

## **Der Naturwald Hainholz im südwestlichen Harzvorland (Niedersachsen): Dynamik und Konstanz der Gefäßpflanzenflora über mehr als 50 Jahre**

Wolfgang SCHMIDT und Katja LORENZ

8 Abbildungen und 3 Tabellen

### **Abstract**

Schmidt, W., Lorenz, K.: The strict forest nature reserve Hainholz in the southwestern Harz foothills (Lower Saxony): Dynamics and constancy of vascular plant flora over more than 50 years. – *Hercynia N. F. 58 (2025): 1–35.*

The Hainholz on the southwestern edge of the Harz mountains is one of the last near-natural beech forest areas in the gypsum karst landscape of the Zechstein formation and is characterized by a high variety of site conditions. Therefore, together with adjacent open land areas, it was placed as nature conservation reserve more than 50 years ago but continues to be managed. With the designation as a strict forest nature reserve in 1996, forestry management was stopped. Due to a summer thunderstorm in 1997, some of the beech stands were thrown over large areas. By setting up a permanent grid system, the changes in the vascular plant flora in the central, 1-hectare grid fields and the total area in three recording periods up to 2024 could then be documented and compared with data from the years 1968–1974. An aerial photo mapping carried out after the storm of 1997 also offered the possibility of relating changes in species diversity and selected species groups to the disturbance intensity in the grid fields. After the large-scale disturbance, the number of species initially increased significantly, but then quickly fell again with the ingrowth of natural regeneration into the shrub and tree layer. This species dynamics is directly related to the decline of light and disturbance indicators or open-land species and neophytes during undisturbed succession. Species of closed forest and the Red List species more closely associated with them were hardly affected by the disturbance and the unmanaged forest. Small-scale differences in disturbance intensity caused large differences in vascular plant diversity in Hainholz, especially in the first decade. Until 2014–2015, grid fields with high proportions of completely thrown stands were significantly more species-rich than stands that were only opened by small gaps. Conversely, species diversity decreased with an increasing proportion of undisturbed stands. Decisive species groups here were again light and disturbance indicators or open land species and neophytes. Species of closed forest, on the other hand, showed a high resistance in that they were consistently represented regardless of the disturbance intensity. An increase in nitrogen indicators occurred mainly until the turn of the millennium and then remained almost unchanged until 2024. Floristic changes that could indicate an influence of climate change were not detectable.

*Key words:* Biodiversity, eutrophication, climate change, nature conservation, neophytes, Red Data Book-species, disturbance, disturbance indicators, forest species, silviculture, indicator values

## 1 Einleitung

Als Ergebnis der langjährigen Konflikte zwischen dem industriellen Gipsabbau und Naturschutz im südwestlichen Harzvorland wurde mit dem so genannten „Gips-Kompromiss“ das Hainholz zusammen mit dem nordwestlich gelegenen Beierstein am 5.10.1967 als Naturschutzgebiet ausgewiesen (BERND et al. 1994, SCHMIDT 2002). Grundlegende floristische und vegetationskundliche Daten über diese Gipsstandorte bietet die Arbeit von SCHÖNFELDER (1978), in der die Darstellung der Verhältnisse im Hainholz eine zentrale Stellung einnimmt. Die forstliche Nutzung durch den Eigentümer (FG Schwiegershausen) unterlag damals keinen Einschränkungen: so zeigt die Vegetationskarte für das Hainholz (SCHÖNFELDER 1978) Kahlschläge in den Buchenwäldern ebenso wie die Aufforstung von angrenzenden Wiesen und Trockenrasen mit Fichten.

Im Rahmen des von 1992 bis 2001 durch das damalige Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit (BMU) geförderten Naturschutzgroßprojekt von gesamtstaatlich repräsentativer Bedeutung „Gipskarstlandschaft Hainholz“ wurde 1996 das Hainholz langfristig („auf 99 Jahre“) angepachtet und aus der Bewirtschaftung genommen (BERND et al. 1994). Mit der Ausweisung der Natura-2000-Gebiete in Niedersachsen wurde das Naturschutzgebiet Hainholz ab 2007 gleichzeitig auch Teil des FFH-Gebiets 133 „Gipskarstgebiet bei Osterode“. Mit dem Sommergewittersturm vom 29. Juni 1997, bei dem in einem Streifen von rund 50 km Länge und bis zu 5 km Breite Waldgebiete zwischen Worbis (Thüringen) und Bad Grund (Niedersachsen) z. T. großflächig, z. T. auch in kleineren Gruppen bis hin zu Einzelbäumen in geschlossenen Beständen geworfen oder gebrochen wurden, entstand auch für das NSG Hainholz eine völlig neue Situation: mit über 15.000 m<sup>3</sup> Windwurfholz war aus dem Hainholz „Kleinholz“ geworden (KOMPA & SCHMIDT 2001, 2005; SCHMIDT 2002, SCHMIDT & HEINRICH 2024).

Neben Nutzungs- und Umweltveränderungen spielen Störungen eine wichtige Rolle in der Dynamik von Waldökosystemen. In Verbindung mit stochastischen Prozessen beeinflussen sie maßgeblich Sukzessionen, deren Ablauf nicht immer vorhersehbar ist. Neben der Artenzusammensetzung vor der Störung und dem lokalen Diasporenpool können edaphische und klimatische Standortfaktoren sowie Unterschiede in der Störungsintensität entscheidend sein (CONNELL & SLAYTER 1977, PICKETT et al. 1987, WHITE & JENTSCH 2001, FRELICH 2002, STEVENS et al. 2015). Nach großflächigen Störungen wie etwa Windwurf, Eisbruch oder Insektenkalamitäten dominieren in einer früh-sukzessionalen Phase häufig kurzlebige Offenlandarten, ehe sie dann in einer spät-sukzessionalen Phase von schattentoleranten Arten abgelöst werden. Gleichzeitig weisen Waldökosysteme aber auch ein hohes Maß an Stabilität auf, indem viele Arten nach einer Störung nicht verschwinden, sondern sogar maßgeblich den Artenreichtum und die Artenzusammensetzung im nachfolgenden Sukzessionsablauf mitbestimmen (BRUELHEIDE & LUGINBÜHL 2009, SMART et al. 2014, MEYER et al. 2021, SCHMIDT & HEINRICH 2024).

Nach der Einstellung der Nutzung 1996 und dem Windwurf 1997 bot sich für das Hainholz die einmalige Chance, die Störungs- und Sukzessionsprozesse auf einem basenreichen Buchenwaldstandort auf einer großen Fläche ohne menschlichen Einfluss wissenschaftlich zu untersuchen. Als eine der wenigen Naturwaldflächen außerhalb der Niedersächsischen Landesforsten wurde das Hainholz daher 1998 in das Naturwaldforschungsprogramm der (heutigen) Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt aufgenommen (SCHMIDT 2002, MEYER et al. 2015, SCHMIDT & HEINRICH 2024).

Zu den bewährten Ansätzen der geobotanischen Naturwaldforschung (mit Schwerpunkt Bodenvegetation) gehört neben einer regelmäßigen Aufnahme der Vegetation auf Dauerflächen an systematisch verteilten Gitternetzpunkten und in thematisch ausgewiesenen Kernflächen auch eine floristische Erfassung der Gefäßpflanzenarten (THOMAS et al. 1995, SCHMIDT 2012). Nach dem Windwurf von 1997 erfolgte diese Kartierung 1998–2001 durch S. Michel und T. Kompa und wurde 2014/15 und

2024 von W. Schmidt wiederholt. Zusammen mit der Gesamt-Florenliste von SCHÖNFELDER (1978) bieten diese Kartierungen die Möglichkeit, Veränderungen in der Gefäßpflanzenflora über 50 Jahre insgesamt qualitativ aufzuzeigen und mit dem Nutzungsverzicht und dem Windwurfereignis zu korrelieren. Die detaillierte qualitative und quantitative Erfassung der Flora auf 1-ha-großen Rasterfeldern im Gitternetzsystem des Naturwaldes ergab außerdem die Möglichkeit, Veränderungen zwischen 1998–2001 und 2024 in der Gefäßpflanzendiversität in Beziehung zur Störungsintensität nach dem Windwurf von 1997 zu setzen, da hierzu in einem gemeinsamen Forschungsprojekt ebenfalls Daten erhoben wurden (SCHMIDT 2002, MEYER et al. 2015).

Im Einzelnen möchten wir dazu folgende Fragen beantworten:

1. Wie hat sich die Diversität und Artenzusammensetzung der Flora verändert?
2. Lassen sich aus den Veränderungen Rückschlüsse auf die veränderte forstliche Nutzung, die Eutrophierung durch Stickstoffeinträge und den Einfluss des Klimawandels ziehen?
3. Welchen Einfluss hat der Windwurf von 1997 mit den kleinräumigen Unterschieden in der Störungsintensität auf die Diversität und ausgewählte Artengruppen?
4. Welche Folgerungen aus den Ergebnissen im Hainholz ergeben sich für die Zukunft aus der Sicht des Naturschutzes und der Forstwirtschaft?

## **2 Material und Methoden**

### **2.1 Untersuchungsgebiet**

#### **Naturräumliche Lage, Klima, Geologie und Böden**

Das Hainholz liegt im südlichen Niedersachsen nahe der Ortschaft Düna (Landkreis Göttingen, MTB 4327/2, 10,270999°E; 51,685347°N) und ist Bestandteil der naturräumlichen Einheit und des forstlichen Wuchsbezirks Südwestliches Harzvorland (HÖVERMANN 1963, GAUER & ALDINGER 2005). Mit Höhen von etwa 240 m im SO bis maximal 283 m im NW (Sommersitz, Bollerkopf) erstreckt sich das Hainholz als Laubwaldstreifen in einer ansonsten durch Grünland (besonders im Norden) und Ackerflächen (besonders im Süden) geprägten Landschaft der Osteroder Kalkberge. Jahresniederschläge um 800 mm und eine Jahresmitteltemperatur um 8°C prägen das subatlantisch geprägte Klima des südwestlichen Harzvorlandes mit dem Hainholz (GLÄSSER 1994).

Bedingt durch seine Lage im Zechsteingürtel des Harzes, wird das Hainholz durch ausstreichende Anhydritschichten geprägt, welche unterschiedlich stark vergipst sind und mit Lagerungen aus Salz und Dolomit wechseln (SCHÖNFELDER 1978, SCHMIDT 2002). Nach der Substrattypenkarte von UNKRIG et al. (1999) sind ca. 70% des Hainholzes als Gips-Standorte anzusprechen, geringere Anteile als Dolomit-Standorte (besonders im Südosten), als Gips/Dolomit-Mischstandorte und als Löss-überdeckte Buntsandstein- bzw. Gips-Standorte.

Vielfältige Karsterscheinungen wie steile Kuppen, weitläufige Karrenfelder (Flächenanteil 7 %), tiefe und teilweise wassergefüllte Dolinen (Flächenanteil 3 %) sowie zwei überregional bekannte Höhlen sind charakteristisch für das Hainholz (BERND et al. 1994, ELLWANGER 1999) und bedingen eine geomorphologische und bodenkundliche Vielfalt. Die Böden der Gipskarst-Standorte sind meist flachgründig (besonders im Bereich der Kuppen) und den Gips-Rendzinen zuzuordnen, welche kleinflächig und z.T. durch Lössbeimengungen (z. B. an Hangfüßen) in Lehm- und Braunerde-Rendzinen übergehen können. Mit zunehmendem Dolomit-Anteil werden die Böden tiefgründiger und damit auch besser wasserversorgt. Insgesamt dominieren unter den klimatischen Voraussetzungen des Harzvorlandes

normal-feuchte, frische Standorte. Besonders charakteristisch für das Hainholz ist aber die weite Spanne mit den Extremen von offenen Wasserflächen (z. B. Pferdeteich) und Quellbereichen bis hin zu exponierten, sehr trockenen, felsigen Kuppen und Steilabstürzen (z. B. Bollerkopf) (UNKRIG et al. 1999, SCHMIDT 2002, KOMPA & SCHMIDT 2005).

### **Nutzungsgeschichte und Windwurf von 1997**

Beim Hainholz handelt es sich um einen alten Waldstandort, dessen Grenzen für die Laubwaldflächen nach den Karten der Kurhannoverschen Landesaufnahme von 1784/1785 im Großen und Ganzen gleichgeblieben sind (SCHÖNFELDER 1978, SCHMIDT 2002). Seit dem Mittelalter bis zur Ablösung der Weiderechte zwischen 1860 und 1900 war Mittelwaldnutzung mit Waldweide vorherrschend. Danach setzte die Überführung der Mittelwälder in Buchenhochwälder ein, die bis zur Einstellung der forstlichen Bewirtschaftung um 1995 vorwiegend im Schirmschlagverfahren, z. T. auch im Kahlschlag naturverjüngt wurden. In Kahlstellen und auf angrenzenden Wiesen und Trockenrasen wurden nach dem Zweiten Weltkrieg Fichten gepflanzt. Mit der langfristigen Anpachtung und dem Verzicht auf weitere forstliche Nutzung wurden nach 1996 auch auf einigen ehemaligen Fichtenaufforstungen, die an das Hainholz angrenzen, die Fichten beseitigt und wieder einer ungestörten Waldsukzession überlassen, z. T. aber in eine extensive Grünland-Nutzung überführt (SCHMIDT 2002). Die meisten Buchen-Bestände waren vor dem Sturm vom 29.06.1997 etwa 120–150 Jahre alt, befanden sich also in der Optimal- oder Wachstumsphase und waren je nach Tiefgründigkeit des Standortes unterschiedlich verjüngungsreich (SCHMIDT 2002, KOMPA & SCHMIDT 2005).

Vom 1997-er Sturm blieben nach der Luftbildkartierung etwa 66 % des Kronendaches der naturnahen Bestände weitestgehend unbeeinflusst (FUCHS & KUNTH 1999). Ein großer Flächenanteil war von lückigem Windwurf betroffen, wobei die allermeisten Lücken (etwa 86 %) unter 250 m<sup>2</sup> groß waren und damit im Bereich von 1–2 Baumkronen lagen. Nur 3 % der Lücken waren über 2.000 m<sup>2</sup> groß, stellten damit aber immerhin 78 % der geworfenen Fläche. Die beiden größten Flächenwürfe (bis maximal 5,5 ha groß) befanden sich im Südosten (Jettenhöhlenbreite) und Nordwesten (Bollerkopf), flächig geworfen wurden aber auch Bereiche im zentralen Teil und an der südwestlichen Flanke des Hainholzes (Abb. 5). Altbestände wurden eindeutig stärker vom Orkan getroffen als Jungbestände.

### **Vegetation vor und nach dem Windwurf**

Um 1970 waren nach der Vegetationskarte von SCHÖNFELDER (1978) naturnahe Buchenwälder die dominierenden Waldgesellschaften im Hainholz. Auf den flachgründigen Gipskarststandorten waren es verschiedene naturnahe Ausprägungen trockener Kalkbuchenwälder (*Carici-Fagetum*, *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, *Convallaria*-Variante, in Anpassung an die heute üblichen synsystematischen Bezeichnungen, u. a. nach DIERSCHKE 1989, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), auf den tiefgründigeren Gips- und/oder Dolomitstandorten des mesophilen bzw. frischen Waldgersten-Buchenwaldes (*Hordelymo-Fagetum typicum* bzw. *circaetosum*), die im Frühjahr häufig vom Bärlauch (*Allium ursinum*-Variante) beherrscht wurden. Kleinflächig fanden sich im südwestlichen Übergangsbereich zum Buntsandstein der Hainsimsen-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) und im Bereich der Dolinen der Bergahorn-Schatthangwald (*Phyllito-Aceretum*, z. B. am Hirschzungen-Erdfall). In feuchten Senken, wie z. B. am Pferdeteich, traten Flutrasen (*Agropyro-Rumicion*) auf, an die sich im Auslauf ein Bach-Eschenwald (*Carici remotae-Fraxinetum*) anschloss.

Auf der Grundlage von Wiederholungsaufnahmen zur Vegetation an systematisch verteilten Gitternetzpunkten (Abb. 1) und zwei Kernflächen mit Flächenwurf besiedelten sich nach dem Sturm

von 1997 die am stärksten gestörten Flächen am schnellsten wieder mit Gehölzen. Diese Entwicklung verlief auf den tiefgründigen Dolomitstandorten rascher als auf den flachgründigen Gipskarstböden. Bereits 2014 gab es für weite Teile im Hainholz wieder ein fast geschlossenes Kronendach, da viele Gehölze aus der Naturverjüngung von 1998-2001 bereits die Baumschichthöhe von mehr als 5 m erreicht hatten. Bis 2024 hat sich der Deckungsgrad der Baumschicht nicht mehr wesentlich verändert. Infolge der zunehmenden Beschattung durch die Gehölzschichten ging der Deckungsgrad der Krautschicht seit 2001 bis 2024 deutlich zurück. Dabei herrschen in der Bodenvegetation heute wieder die Artenkombinationen vor, die vor dem Sturm für das Hainholz typisch waren (SCHÖNFELDER 1978, SCHMIDT 2002, KOMPA 2004, KOMPA & SCHMIDT 2005, 2006, SCHMIDT & HEINRICHS 2024, SCHMIDT & LORENZ Manusk.).

## 2.2 Flora

Die erste Gesamtartenliste der Gefäßpflanzen für das Hainholz stammt von SCHÖNFELDER (1978) und entstand während seiner Geländearbeiten mit Vegetationsaufnahmen und floristischen Notizen zwischen 1969 und 1974. Ergänzt wurde diese Liste, die sich auf das damalige NSG von 69,8 ha bezieht, noch durch Angaben aus der Literatur und der floristischen Kartierung Südniedersachsens (HAEUPLER 1976). Mit der Abgrenzung des 57 ha großen Naturwaldes Hainholz und der Einrichtung einer Gitternetz-Verpflockung im Raster von 50 x 50 m wurden 1998 insgesamt 26 vollständige 1-ha-große Rasterfelder (je 100x100 m) und 44 randliche Rasterfelder ausgewiesen, die kleiner als 1 ha waren (siehe Abb. 1). Auf den vollständigen Rasterfeldern erfolgte 1998–2001 durch S. Michel und T. Kompa, 2014–2015 und 2024 durch W. Schmidt eine Kartierung aller Farn- und Blütenpflanzen. Während S. Michel und T. Kompa alle 44 randlichen Rasterfelder entlang der Gitternetzlinien im 100 x 100 m-Raster einzeln floristisch kartierten, fasste W. Schmidt die randlichen Rasterfelder in drei Bereiche entsprechend der Minutenfeldgrenzen im MTB 4327 zusammen (N: nördlich der Gitternetzlinie 9/RW 28800, SW: westlich der Gitternetzlinie C/HW 87600, südlich der Gitternetzlinie 9/RW 28800, SO: östlich der Gitternetzlinie C/HW 87600, südlich der Gitternetzlinie 9/RW 28800). Beim Vergleich der Gesamtartenlisten werden diese unterschiedlich detailliert erfassten Randbereiche nur zusammengefasst berücksichtigt und den Angaben von SCHÖNFELDER (1978) gegenübergestellt.

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach der Florenliste von Deutschland (HAND et al. 2024). Bei der taxonomischen Fassung der Artengruppen (Aggregat, Sektion) wird überwiegend dem ROTHMALER (MÜLLER et al. 2021) gefolgt. Bei bestimmungskritischen Sippen haben die jeweiligen Kartierer z. T. unterschiedliche Differenzierungen vorgenommen, u. a. auch, weil wichtige morphologische Merkmale zum Kartierungszeitpunkt nicht vorhanden waren oder sich intermediäre Merkmalsausprägungen zeigten. Dies gilt auch für die Abgrenzung von Sammelarten bzw. Kleinarten. Für folgende Sippen trifft dies zu:

*Agrostis gigantea/stolonifera*: Mit Ausnahme der Feuchtgebiete am Pferdeteich oder bei der Marthahöhle (*A. stolonifera*) zeigten die überprüften Exemplare durchgehend unterirdische Ausläufer und waren auch nach der Wuchsform *Agrostis gigantea* zuzuordnen. Allerdings gab es auch häufig schwierig anzusprechende, nicht blühende Schattenformen.

*Arctium lappa/nemorosum*: SCHÖNFELDER (1978) gibt nur *A. nemorosum*, KOMPA (2004) nur *A. lappa* an. 2014/2015 und 2024 (W. Schmidt) fanden sich überwiegend nur die Grundblätter nicht-blühender Exemplare, deren Stiele alle hohl waren, dementsprechend *A. nemorosum* zuzuordnen sind. Nur für die KF I gab es 2024 bei einen Einzelfund eines nicht blühenden Exemplars, dessen Grundblätter ein

gefülltes Mark im Blattstiel aufwies, d. h. *A. lappa* entsprach. Die wenigen blühenden Exemplare folgten in den Merkmalen immer *A. nemorosum*. Daher wurden bei den Auswertungen einheitlich die Merkmale von *A. nemorosum* berücksichtigt. Bastardierungen sind nicht ausgeschlossen.

*Carex pairae*: Soweit Blüten und Früchte vorhanden waren, handelt es sich durchgehend um *C. pairae* aus der Artengruppe *C. muricata* agg.

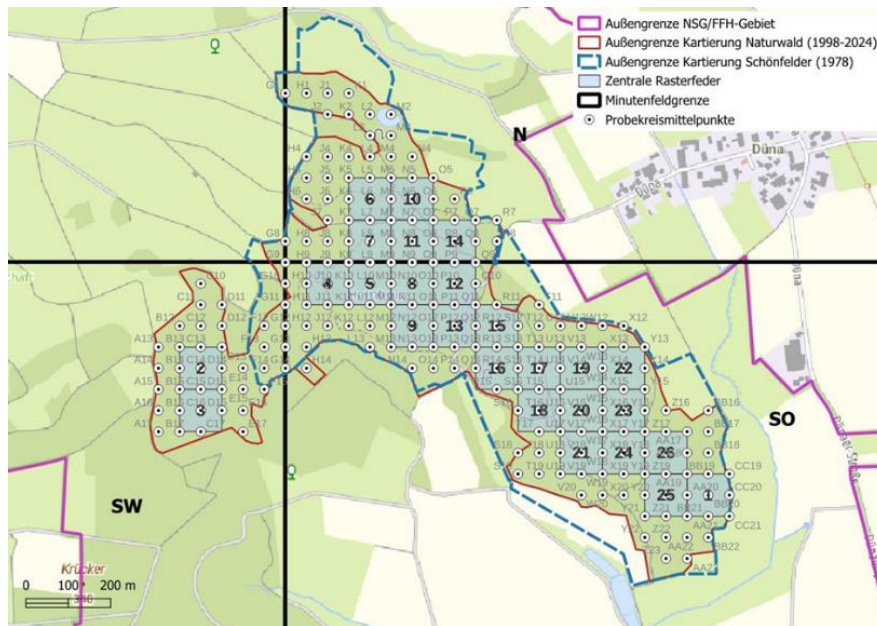


Abb. 1: Floristische Kartierung im Naturwald Hainholz. Die Karte zeigt die Naturwaldaußengrenze als aktuelle Außengrenze der Kartierungen nach dem Windwurf 1998–2024 (rote Umrandung) sowie die Bezugsfläche der Vegetationskartierung mit Florenliste (1968–1974) von SCHÖNFELDER (1978) (blau gestrichelte Linie). Außerdem ist die Gitternetzverpflockung im 50 x 50 m-Raster mit den einzeln kartierten 1-ha-Rasterfeldern (insgesamt 26, hellblau) und den Randflächen (< 1 ha, 1998–2001 einzeln, 2014/15 und 2024 in drei Teilbereichen entlang der Minutenfeld-Grenzen zusammenfassend kartiert, siehe Text) dargestellt. Die violette Umrandung zeigt die Außengrenze des NSG „Gipskarstlandschaft Hainholz“ bzw. des FFH-Gebiets „Gipskarstgebiet bei Osterode“.

Fig. 1: Floristic mapping in the strict forest nature reserve Hainholz. The map shows the strict forest nature reserve outer boundary as the current outer boundary of the mapping after the windthrow 1998–2024 (red border) as well as the reference area of the vegetation mapping with flora list (1968–1974) by SCHÖNFELDER (1978) (blue dashed line). In addition, the grid points are shown in a 50x50 m grid system with the individually mapped 1 ha grid fields (26 in total, light blue) and the border areas (< 1 ha, 1998–2001 individually, 2014/15 and 2024 in three sub-areas along the minute field boundaries, see text). The purple border shows the outer border of the NSG (nature reserve) "Gipskarstlandschaft Hainholz" or the FFH (flora-fauna-habitat) area "Gipskarstgebiet bei Osterode".

*Crataegus spec.*: Die meist nicht blühenden Exemplare in der Strauch- und Krautschicht wurden nach den Blattmerkmalen entweder *C. laevigata* oder *C. monogyna* zugeordnet, in Zweifelsfällen *C. laevigata*. Die Angabe von SCHÖNFELDER (1978) zum Vorkommen von *C. subsphaerica* ist kritisch zu bewerten, da diese Sippe nach GARVE (2004, 2007) und HAND et al. (2024) für Niedersachsen bisher nicht nachgewiesen wurde.

*Festuca ovina* agg.: SCHÖNFELDER (1978) gibt für das Hainholz *F. lemanii* an, nach GARVE (2007), MÜLLER et al. (2021) und HAND et al. (2024) kommt die Sippe aber in Niedersachsen nicht vor. Nach E. Garve (e-mail vom 26.09.14) handelt es sich vermutlich um *F. guestfalica*. T. Kompa gibt neben *F. ovina* agg. noch *F. pallens* an, allerdings ohne Nachbestimmung oder Herbarbeleg. 2014/2015 und 2024 wurde eine genaue Bestimmung der Kleinart nicht vorgenommen. Bei den Auswertungen wurden einheitlich die Merkmale von *F. guestfalica* berücksichtigt.

*Galeobdolon montanum*: Nach den wesentlichen Bestimmungsmerkmalen (vor allem Behaarung, Form der Tragblätter, Blüten pro Wirtel) handelt es sich im Hainholz durchgehend um *G. montanum*, nicht um *G. luteum* (siehe auch SCHÖNFELDER 1978). Auf trockenen Standorten ähnelten einzelne, nicht blühende Exemplare aber auch *G. luteum* (standörtliche Modifikation). Bei den Auswertungen werden durchgehend die Merkmale von *G. montanum* verwendet.

*Hypopitys monotropa* agg.: Alle bis 2015 gefundenen Pflanzen wiesen Merkmale von *H. monotropa* auf (vor allem steife Behaarung an allen Blütenteilen), fanden sich dabei durchgehend im Bereich von Laubbäumen (Fichten kommen/kamen aber im Hainholz vor). 2024 wurde im südlichen Teil der Jettenhöhlenbreite auch eine Population von *H. hypophegea* gefunden, die alle typischen Merkmale dieser Sippe aufwies (völlig kahl, weniger Blüten, kugelige Kapsel).

*Malus sylvestris* agg.: Jungpflanzen in der Kraut- und Strauchschicht ließen sich nicht eindeutig *M. domestica* oder *M. sylvestris* zuordnen, da typische vegetative Merkmale wie die Bedornung meist fehlten. Bei Auswertungen wurde *M. sylvestris* verwendet.

*Quercus robur*: Keimlinge und Sämlinge in der Krautschicht wurden durchgehend *Q. robur* zugeordnet. Eine eindeutige Ansprache ist in diesem Stadium nicht möglich.

*Ranunculus trichophyllus*: Die im trockengefallenen Pferdeteich 2014 gefundenen blühenden Landformen vom Wasserhahnenfuß (subgen. *Batrachium*) wurden von G. WIEGLEB (nicht ganz zweifelsfrei) *R. trichophyllus* zugeordnet.

*Taraxacum* sect. *Ruderalia/Erythrosperma*: 2014/2015 fanden sich durchgehend nicht blühende Exemplare, die nach den Blattmerkmalen allein *Taraxacum* sect. *Ruderalia* zuzuordnen waren. Bei den Aufnahmen 2015 und 2024 in der KF II wurde am Bollerkopf je ein blühendes Exemplar gefunden, welches *Taraxacum* sect. *Erythrosperma* entsprach.

*Verbascum nigrum/thapsus*: Nach vielen blühenden Exemplaren im Zeitraum 1998–2001 fanden sich 2014–2015 und 2024 überwiegend nur die Grundblätter nicht-blühender Exemplare, die auf Grund der vegetativen Merkmale (Blattstiel, Blattrand, Behaarung) nicht immer eindeutig einer der beiden Arten zuzuordnen waren. Bastardierungen sind nicht ausgeschlossen.

*Viola reichenbachiana/V. riviniana*: Die Bestimmung anhand der Spornfarbe und Anhängsel war nicht immer möglich. Bis 2015 wurde davon ausgegangen, dass im Hainholz nur *V. reichenbachiana* vorkommt. 2024 wurde aber auch *V. riviniana* gefunden, dazu auch Exemplare, die sich nicht eindeutig zuordnen ließen. Der Bastard zwischen beiden Sippen *V. bavarica* ist in S-Niedersachsen nicht selten (GARVE 2007).

In Zweifelsfällen erfolgte bei den Auswertungen eine Zuordnung der Taxa bis auf Artniveau gutachterlich durch die Autoren.

### 2.3 Windwurf-Kartierung

Nach dem Windwurf von 1997 wurde anhand von Luftbildern auf einer Fläche von 53,8 ha die Größe und Verteilung der Bestandeslücken bestimmt (FUCHS & KUNTH 1999). Drei Einheiten werden hier anhand der Lückengröße unterschieden: Bestand: <30 m<sup>2</sup> (Flächenanteil: 66 %), Lücke: 30–2000 m<sup>2</sup> (Flächenanteil 8 %), Flächenwurf: >2000 m<sup>2</sup> (Flächenanteil 27 %). 25 der 26 Rasterfelder konnten so mit 99–100 % ihrer Fläche ausgewertet werden, lediglich bei einem Rasterfeld im SO (1, Abb. 1, 5) gab es einen größeren Flächenanteil (27 %), der nicht durch auswertbare Luftbilder abgedeckt war.

### 2.4 Datenauswertung

Entsprechend der Fragestellung konzentriert sich die Auswertung auf zwei Schwerpunkte:

1. Anhand der Gesamtflorenlisten von 1969–1974, 1998–2001, 2014–2015 und 2024 soll ein Überblick über die Flora des Hainholzes und ihre Veränderungen in dieser Zeit gegeben werden, insbesondere um die Verluste und Neuvorkommen von Arten herauszustellen.
2. Mit der detaillierten Kartierung der Flora in den 26 Rasterfeldern 1998–2001, 2014–2015 und 2024 soll geprüft werden, welchen Einfluss die kleinräumige Verteilung der Störungsintensität auf die Diversität und ausgewählte Artengruppen hat und ob sich dies – bei gleichzeitigem Verzicht auf eine forstliche Nutzung – auf den Verlauf der Sukzession nach dem Windwurf auswirkt.

Als Parameter wurden neben der Gesamtartenzahl das Vorkommen von gefährdeten Arten und Neophyten nach der Florenliste für das niedersächsische Berg- und Hügelland (GARVE 2004), für das Vorkommen der Störungszeiger die Zusammenstellung von SCHMIDT (2013) für das *Hordelymo-Fagetum* herangezogen. Außerdem erfolgte eine Einteilung der Gefäßpflanzenarten anhand ihrer Bindung an den Wald basierend auf der Waldartenliste Deutschlands (SCHMIDT et al. 2011). Als Standortparameter wurden aus dem Arteninventar die mittleren Zeigerwerte – ungewichtet nach reiner Artenpräsenz – sowie die Anteile der extremen Gruppen 1–3 und 7–9 nach ELLENBERG et al. (2001) ermittelt. Die Berechnungen und statistische Prüfungen im Vergleich der drei Aufnahmezeiträume erfolgten mit Hilfe des Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test für gepaarte Stichproben (R 4.3.2, Paket `ggpubr`, [www.r-project.org](http://www.r-project.org)). Die floristische Ähnlichkeit der Artenlisten im Vergleich der Kartierungszeiträume wurde anhand des Jaccard-Indexes berechnet (DIERSCHKE 1994).

Der kleinräumige Einfluss der unterschiedlichen Intensität des Windwurfs auf die Diversität der 26 zentralen Rasterfeldern wurde anhand der Gesamtartenzahlen der Jahre 1998–2001, 2014–2015 und 2024 geprüft, indem diese mit den prozentualen Flächenanteilen der drei Störungstypen der Windwurf-Lücken-Kartierung in den jeweiligen Rasterfeldern korreliert wurden. Hierbei erfolgte neben der getrennten Betrachtung des Lücken- oder Flächenwurf-Anteils auch eine Zusammenfassung beider Typen, um diese als gestörte Flächen insgesamt dem ungestörten Bestand gegenüberzustellen. Entsprechend wurde auch an ausgewählten Artengruppen (z. B. Rote-Liste-Arten, Neophyten, Waldarten, Offenlandarten, Lichtzeiger, Schattenzeiger, Störungszeiger) geprüft, ob es einen Zusammenhang zwischen deren Anteil und dem Flächenanteil eines Störungstyps in den Rasterfeldern gibt. Dazu wurde ein lineares Regressionsmodell (OLS) mit der Funktion `lm()` der R-Basisbibliothek `stats` verwendet und mit einem zweiseitigen t-Test geprüft, ob der Regressionskoeffizient signifikant von 0 verschieden ist. Die

Signifikanz wird in Form des p-Werts dargestellt. Wenn nicht anderweitig erwähnt, gilt  $p < 0,05$  als einheitliches Signifikanzniveau.

Um die Dynamik und Konstanz der Gefäßpflanzenflora unter dem Einfluss von Standort, Nutzungsverzicht und Störung nach dem Windwurf von 1997 zusammenfassend zu visualisieren, wurde eine nicht-metrische, multidimensionale Skalierung (NMDS) des Vorkommens von Arten und Artengruppen in einem zweidimensionalen Ordinationsraum, basierend auf der Bray-Curtis-Distanz zwischen den einzelnen Rasterfeldern, durchgeführt und mit den Achsenwerten der NMDS-Ordination korreliert (Funktionen „metaMDS“ und „envfit“ im R-Paket „vegan“, OKSANEN et al. 2019). Mit einer permutierten multivariaten Analyse der Varianz (PERMANOVA) (Funktion „adonis2“ im R-Paket „vegan“, OKSANEN et al. 2019) – ebenfalls basierend auf der Bray-Curtis-Distanz – wurde die Signifikanz der Unterschiede unter dem Einfluss der Umweltvariablen und der Aufnahmejahre getestet, um das visuelle Ergebnis der NMDS statistisch abzusichern.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Die Flora des Hainholzes von 1969–2024: Veränderungen in der Diversität und ausgewählten Artengruppen anhand der Gesamtflora und dem Mittel der 26 Rasterfelder

##### Artenzahlen und Gemeinschaftskoeffizienten

Bei der floristischen Kartierung wurde in den Jahren unmittelbar nach dem Windwurf von 1997 mit insgesamt 340 Gefäßpflanzen-Sippen die höchste Gesamtartenzahl im Hainholz festgestellt (Tab. 1). Bis 2024 ging sie auf 231 Sippen zurück und lag damit deutlich unter der Artenzahl von 287, die SCHÖNFELDER (1978) für das Hainholz angibt. Damals war das Kartierungsgebiet mit 15 ha größer als ab 1998 und umfasste dabei vor allem auch noch angrenzende, landwirtschaftlich genutzte Flächen (Grünland, Acker), die heute außerhalb des Naturwaldes liegen. Nicht einbezogen waren die im Südwesten angrenzenden Flächen, die erst mit der Ausweisung als Naturwald mitkartiert wurden (Abb. 1). Über die drei Kartierungsräume von 1998–2001 bis 2024 nahm nicht nur die Gesamtflora, sondern auch die Flora in den zentralen Rasterfeldern ab. Mit einem Anteil von 84 % der Gesamtflora war er 2014–2015 am höchsten und sank 2024 auf 77 %. Der abnehmende Trend in der Gefäßpflanzenflora spiegelt sich auch beim Vergleich der mittleren Artenzahlen/ha wider. Gegenüber der Erstkartierung 1998–2001 hat sie bis 2024 signifikant abgenommen.

Gut vergleichen lassen sich die Veränderungen in der Artenvielfalt der Gefäßpflanzen, wenn man die  $\alpha$ - und  $\gamma$ -Diversität der Wiederholungsaufnahmen bei vergleichbarer Flächengröße in Relation zur Erstaufnahme als Indexwert darstellt (MEYER et al. 2023, SCHMIDT & HEINRICHS 2024, Abb. 2). Im Vergleich zu den Aufnahmezeitjahren 1998–2001 sank der Index bis 2014–2015 auf 0,79–0,81, bis 2024 auf 0,62–0,68. Dabei gab es zunächst keinen Unterschied zwischen der Gesamtfläche und den zentralen Rasterfeldern, erst 2024 fiel der Artenrückgang in den zentralen Rasterfeldern stärker aus als in der Gesamtfläche mit ihren langen Grenzen zum Offenland.

Der Jaccard-Index als Maß für die Ähnlichkeit der Flora beim Vergleich der einzelnen Aufnahmejahre hat über die gesamte Aufnahmezeit betrachtet stetig abgenommen (Tab. 1). So beträgt der gemeinsame Artenpool der Gesamtfläche beim Vergleich der Erstaufnahme (1969–1974) sowie der Aufnahmejahre 1998–2001 mit dem des Jahres 2024 nur noch 54 %. Am ähnlichsten sind sich noch die Aufnahmen aus den Jahren 2014–2015 und 2024 mit einem Jaccard-Index von 71 %, d. h. in diesem Zeitraum fallen die Artengewinne und -verluste im Verhältnis zu den gemeinsamen Arten am geringsten aus. Diese

Veränderungen treffen bei nahezu gleichen Indexwerten auch für den Vergleich der Aufnahmen in den zentralen Rasterfeldern zu.

### **Standörtliche Unterschiede (Zeigerwerte)**

Bei den mittleren Zeigerwerten nach ELLENBERG et al. (2001) sind die Veränderung bei der Temperatur-, Kontinentalitäts-, Feuchte- und Reaktionszahl minimal (Abb. 3), d. h. es gibt anhand der Gesamtflorenlisten keine Hinweise auf Auswirkungen des Klimawandels oder von Veränderungen in der Bodenversauerung. Trotz der Trockenjahre (2003, 2018) ist die Gefäßpflanzenflora für das Hainholz heute tendenziell mesophiler geprägt als in der Vergangenheit. Die Nährstoffzeiger haben zwischen 1969–1974 und 1998–2001 deutlich zugenommen, danach verdeutlicht der Zeigerwert im Mittel nur noch geringfügige Veränderungen bei aber weiterhin steigender Tendenz. Auch bei der mittleren Lichtzahl zeigen sich deutliche Veränderungen. 1969–1974 und unmittelbar nach dem Windwurf (1998–2001) war der Anteil der Lichtzeiger (L-Zahl 7–9) am höchsten. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass 1969–1974 zu der damals aufgenommen Fläche auch Acker- und Grünlandflächen gehörten, die außerhalb des heutigen Naturwaldes liegen. Aber auch unmittelbar nach dem Windwurf fanden sich im Naturwald Hainholz viele Arten mit Schwerpunkt im Offenland. Dazu gehören z. B. Vertreter der Ruderalgesellschaften (u. a. *Barbarea vulgaris*, *Carduus nutans*, *Daucus carota*, *Erigeron canadensis*, *Lactuca serriola*, *Picris hieracioides*, *Plantago major*, *Sisymbrium officinale*, *Tanacetum vulgare*) oder der Kalkmagerrasen (u. a. *Potentilla verna*, *Scabiosa columbaria*, *Thymus pulegioides*), die bis 2024 verschwunden waren.

Im Vergleich der Gesamtflora des Hainholzes mit der Flora in den zentralen Rasterfeldern zeigte sich nur bei der mittleren Lichtzahl ein eindeutiger Unterschied. Unter Einbezug der Randflächen, die meist an Offenland angrenzen, war der Anteil an Lichtpflanzen immer höher bzw. der Anteil an Schattenpflanzen immer geringer als in der Zentralfläche. Der stärkere Rückgang in der Lichtzahl in den Rasterfeldern seit 1998–2001 kennzeichnet dabei am auffälligsten die veränderten ökologischen Bedingungen für die Gefäßpflanzenflora nach dem Windwurf von 1997. Da sich der Licht-Zeigerwert vor allem auf die Vegetation am Waldboden bezieht (auch für die Gehölzarten kennzeichnet die Lichtzahl ihre Schattentoleranz in der Verjüngung), korreliert dieser Rückgang stark mit der Zunahme im Deckungsgrad der Baum- und Strauchschicht und dem damit verbundenen Rückgang im Lichtangebot für die Krautschicht.

Diese Entwicklung spiegelt sich auch bei selektiver Betrachtung der Artengruppen mit besonders niedrigen (1–3) oder besonders hohen Zeigerwerten (7–9) wider. Sowohl auf der Gesamtfläche als auch in den zentralen Rasterfeldern haben die typischen Lichtzeiger stark abgenommen, während Schattenzeiger in ihrem Anteil nahezu gleichgeblieben sind. Arten mit mittleren Belichtungsansprüchen sind vorherrschend geworden. In Hinblick auf die Feuchtezeiger fand eine gegenläufige Entwicklung statt. Extreme Trockenheitszeiger haben in ihrem Anteil abgenommen, während Arten mit Bindung an feuchte bis nasse Standorte sich in ihrem Anteil nicht verändert haben. Auch hierin wird eine Tendenz zu mesophileren Verhältnissen ersichtlich. In Bezug auf die Nährstoffverhältnisse zeichnet sich eine eindeutige Verschiebung von oligotrophen Arten stickstoffarmer Böden hin zu eutrophen Arten ab, die ihre höhere Konkurrenzkraft auf sehr gut mit Stickstoff versorgten Böden ausspielen können. Alle anderen Werte weisen keine deutlichen Entwicklungstrends auf. Allerdings zeigt sich sowohl beim Kontinentalitäts- wie beim Reaktions-Zeigerwert das deutliche Ungleichgewicht der Artanteile in den Extremgruppen: Auf Grund der geographischen Lage und der Geologie prägen im Hainholz eher atlantisch als kontinental verbreitete Arten und eher Basen- und Kalkzeiger als Säurezeiger die Flora.

### **Waldarten-Bindung**

Im Hainholz bildeten die Arten, die sowohl im Wald als auch im Offenland (Gruppe 2.1) und die Arten, die überwiegend oder nur im Offenland (Gruppe 2.2 und O) vorkommen, vor und unmittelbar nach dem Windwurf die höchsten Anteile an der Gesamtflora (Abb. 4). Bereits 2014–2015 ist ein starker Rückgang bei den typischen Offenlandarten festzustellen, gleichzeitig hat neben der Artengruppe 2.1 auch die Artengruppe mit enger Bindung an den geschlossenen Wald (Gruppe 1.1) zugenommen. Dieser Trend hat sich bis ins Jahr 2024, wenn auch mit geringerer Stärke, fortgesetzt. Der zunehmende Anteil von Arten mit engerer Bindung zum Wald beruht zum einem auf den hohen Anteil an landwirtschaftlichen Flächen mit vielen Offenlandarten, der 1969–1974 von SCHÖNFELDER (1978) bei der Florenliste für das Hainholz mitberücksichtigt wurde, zum anderen durch das rasche Schließen der Baumschicht auf den gestörten, offenen Flächen nach dem Windwurf. Dabei verlief der Rückgang an typischen Offenland-Arten bis 2024 in den zentralen Rasterfeldern etwas stärker als auf der Gesamtfläche mit ihren langen Offenland-Grenzen. Arten des geschlossenen Waldes haben dagegen in vergleichbarer Größenordnung zugenommen.

### **Störungszeiger**

Alle der bei SCHMIDT (2013) aufgeführten 20 Störungszeiger-Arten für das *Hordelymo-Fagetum* wurden im Hainholz mindestens einmal gefunden. Auf Grund der hohen Gesamtartenzahlen mit einer Vielzahl von weiteren Vegetationseinheiten, für die bisher keine Störungszeiger-Arten identifiziert wurden (u. a. das flächenmäßig im Hainholz weit verbreitete *Carici-Fagetum*), liegt ihr Anteil an den Gesamtartenlisten nur bei 6–10 % (Tab. 1). Dabei ergaben sich im zeitlichen Vergleich der Kartierungsperioden sowohl bei den absoluten Zahlen als auch bei den prozentualen Anteilen kaum Unterschiede. Anders verhielt es sich bei der mittleren Zahl an Störungszeiger-Arten/ha in den zentralen Rasterfeldern. Hier war im Hainholz von der ersten Kartierung 1998–2001 bis zur letzten 2024 eine signifikante Abnahme im Auftreten von Störungszeiger-Arten festzustellen.

### **Neophyten**

Während nach der Artenliste von SCHÖNFELDER (1978) nur zwei Arten (*Impatiens parviflora*, *Picea abies* – nicht autochthon im Hainholz!) als nicht-heimisch in Hainholz einzustufen sind, wurden im Zeitraum 1998–2001 insgesamt 19, 2014–2015 insgesamt 14 und 2024 insgesamt 12 Neophyten notiert, d. h. gut 5 % des Gesamt-Artenbestandes entfallen heute auf nicht-heimische Gefäßpflanzen (Tab. 1). Vergleicht man die mittlere Zahl an Neophyten-Arten, die in den zentralen Rasterfeldern auftraten, so nahm diese signifikant ab. Dies bedeutet, dass neophytische Gefäßpflanzenarten sich vor allem in den Randbereichen etablieren konnten, im zentralen Teil dagegen eher durch einheimische Arten zurückgedrängt wurden. Dies gilt auch für *Impatiens parviflora*, den mit Abstand häufigsten Neophyten in der Krautschicht im Hainholz: 2001 wurde die Art in 17 (65 %), 2014 in 12 (46 %) und 2024 in 11 (42 %) der 26 Rasterfelder notiert.

Ansonsten finden sich unter den Neophyten viele nicht-heimische Gehölzarten, die entweder aus forstlichen Anpflanzungen stammen (z. B. *Aesculus hippocastanum*, *Larix decidua*, *Quercus rubra*, *Picea abies*) oder deren Samen durch Tiere aus nahen Anpflanzungen leicht verschleppt werden (z. B. *Cotoneaster divaricatus*, *Prunus serotina*, *Rosa rugosa*, *Symphoricarpos albus*). Windverbreitete Neophyten wie *Epilobium ciliatum* subsp. *adenocaulon*, *Erigeron canadensis* oder *Solidago canadensis*, die offenen Mineralboden zur Keimung benötigen, fanden sich trotz der zahlreichen Wurzelsteller und

Wurfböden nach dem Windwurf von 1997 im Naturwald Hainholz eher selten. Das besonders häufige Auftreten nicht-heimischer, krautiger Pflanzen wie z. B. *Galanthus nivalis*, *Galeobdolon argentatum*, *Melissa officinalis*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Viola odorata* und *Viscaria vulgaris* im Randbereich des Hainholzes steht sicher im Zusammenhang mit dem Verbringen von Gartenabfällen aus den naheliegenden Orten. Auffällig hoch war im Hainholz unmittelbar nach dem Sturm der Anteil an einjährigen landwirtschaftlichen Kulturpflanzen (*Avena sativa*, *Brassica napus*, *Lolium multiflorum*, *Sinapis alba*, *Triticum aestivum*). Sie stammen möglicherweise von Wild-Kirrungen oder wurden durch Wildschweine aus den angrenzenden landwirtschaftlichen Flächen eingeschleppt. 2014–2015 wurden diese unbeständigen Neophyten nicht mehr im Hainholz beobachtet, da ihnen jetzt der offene Boden und ein hohes Lichtangebot zum Keimen fehlten.

### **Rote-Liste-Arten**

Beim Hainholz fällt ein starker Rückgang bei den Rote-Liste-Arten – sowohl absolut als auch prozentual – im Vergleich vor und nach dem Windwurf von 1997 auf (Tab. 1). Die Florenliste von SCHÖNFELDER (1978) aus der Zeit von 1969–1974 umfasste nicht nur eine größere Fläche als der heutige Naturwald (69,8 ha gegenüber 54,7 ha), sondern auch einen höheren Anteil an Nichtwaldflächen. Ordnet man die Rote-Liste-Arten nach den mittleren Zeigerwerten (ELLENBERG et al. 2001, Abb. 3) und ihrer Waldarten-Bindung (SCHMIDT et al. 2011, Abb. 4), so fehlen in den Florenlisten seit 1998 vor allem Arten mit Schwerpunkt im Offenland, die gleichzeitig auch Lichtzeiger sind. *Acinos arvensis*, *Antennaria dioica*, *Asperula cynanchica*, *Gymnadenia conopsea*, *Helianthemum nummularium*, *Helictochloa pratensis*, *Prunella grandiflora* und *Trifolium montanum* kennzeichneten besonders das extensiv genutzte Grünland und die Magerrasen am Rande des Hainholzes, welches bei den Kartierungen ab 1998 nicht mehr berücksichtigt wurde. Alle Rote-Liste-Arten mit engerer Bindung an den Wald (Artengruppe 1.1 und 1.2) wurden dagegen auch nach 1998 noch im Naturwald Hainholz nachgewiesen. Unter den sieben Rote-Liste-Arten, die erstmals 2014–2015 und 2024 im Hainholz gefunden wurden, befinden sich mit *Aconitum lycoctonum*, *Hypopitys hypophegea*, *Hypopitys monotropa* und *Polystichum aculeatum* vier Arten mit engerer Bindung an den geschlossenen Wald (Artengruppe 1.1). Der Rückgang von Rote-Liste-Arten in den zentralen Rasterflächen in den letzten 10 Jahren betraf v. a. Arten, die an Verlichtungen oder ans Offenland gebunden sind, verbunden mit einem entsprechenden Rückgang in den Lichtzeigerwerten. Bei den übrigen Zeigerwerten fällt bis 2014–2015 die Zunahme in der Feuchtezahl auf, die jedoch bis 2024 wieder abgenommen hat, möglicherweise in Folge des Trockenjahres 2018. Zugenommen haben bis 2014–2015 auch die Nährstoffzeiger, danach ist wieder ein leichter Rückgang eingetreten, der seine Ursache im inzwischen erfolgten Abbau leicht mineralisierbarer Totholzmassen nach dem Windwurf und dem gleichzeitigen Aufbau neuer Biomasse des nachwachsenden Bestandes haben kann. Dabei liegen die mittleren Nährstoffzeigerwerte der Rote-Liste-Arten deutlich niedriger, die Reaktionszeigerwerte dagegen deutlich höher als in der Gesamtfloren (Abb. 3), d. h. unter den Rote-Liste-Arten befinden sich verhältnismäßig viele Arten oligotropher (stickstoffarmer), aber kalk- bzw. basenreicher Standorte.

Tab. 1: Gesamtzahl der Gefäßpflanzen-Taxa, Störungszeiger nach M. SCHMIDT (2013), Neophyten und Rote-Liste-Arten nach GARVE (2004) sowie der Präsenz-Gemeinschaftskoeffizient (JACCARD-Index) im Naturwald Hainholz, getrennt für die Gesamtfläche (Rasterfelder plus Randflächen, Flächengröße 1969–1974: 69,8 ha, ab 1996: 54,7 ha) sowie aller vollständigen 1-ha-Rasterfelder (26,0 ha). Bei den 26 Rasterfeldern ist auch die mittlere Artenzahl/ha (jeweils mit Standardfehler, MW±SF) angegeben. Signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Aufnahmejahren sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert ( $p \leq 0,05$ , Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test für gepaarte Stichproben). k. A.: keine Angaben, da nur eine Gesamtartenliste vorliegt.

Table 1: Total number of vascular plant taxa, disturbance indicators according to M. SCHMIDT (2013), alien and red list species according to GARVE (2004) as well as the presence community coefficient (JACCARD-index) in the strict forest nature reserve Hainholz, separately for the total area (grid fields plus border areas, 1969–1974: 69.8 ha, from 1996: 54.7 ha) and all complete 1-ha grid fields (26.0 ha). For the 26 grid fields, the average number of vascular plant species per ha (each with standard error, MW±SF) is given. Significantly different values between the surveyed years are marked by different letters ( $p \leq 0.05$ , Wilcoxon signed rank test). k. A.: no information, as only a complete species list of the total area is available.

Jahr	1969–1974	1998–2001	2014–2015	2024
Jahre ohne Bewirtschaftung	0	2–5	18–19	28
Jahre nach Windwurf	0	1–4	17–18	27
<b>Flora der Gesamtfläche</b>				
Artenzahl in der Gesamtfläche n ( $\gamma$ -Diversität)	287	340	269	231
Störungszeiger in der Gesamtfläche n (%)	19 (6,6 %)	20 (5,9 %)	19 (7,1 %)	20 (8,7 %)
Neophyten in der Gesamtfläche n (%)	2 (0,7 %)	19 (5,6 %)	14 (5,2 %)	12 (5,2 %)
Rote-Liste-Arten in der Gesamtfläche n (%)	39 (13,5 %)	26 (7,6 %)	23 (8,6 %)	17 (7,4 %)
Jaccard-Index 1969–1974	-	61,6	62,1	54,2
Jaccard-Index 1998–2001		-	62,8	53,9
Jaccard-Index 2014–2015			-	70,7
<b>Flora der Rasterfelder</b>				
Artenzahl in den Rasterfeldern n ( $\gamma$ -Diversität, %-Anteil an der Artenzahl in der Gesamtfläche)	k. A.	279 (82,1 %)	226 (84,0 %)	177 (76,6 %)
Störungszeiger in den Rasterfeldern n (%)	k. A.	20 (7,2 %)	18 (8,0 %)	17 (9,6 %)
Neophyten in den Rasterfeldern n (%)	k. A.	14 (5,0 %)	8 (3,5 %)	6 (3,4 %)
Rote-Liste-Arten in den Rasterfeldern n (%)	k. A.	17 (6,1 %)	18 (8,0 %)	11 (6,2 %)
Artenzahl/Rasterfeld (n/ha, MW±SF, $\alpha$ -Diversität)	k. A.	92,0 ± 3,8a	73,9 ± 3,3b	57,4±3,3c
Störungszeiger/Rasterfeld (n/ha, MW±SF)	k. A.	10,8 ± 0,7a	8,5 ± 0,7b	5,8 ± 0,7c
Neophyten/Rasterfeld (n/ha, MW±SF)	k. A.	2,6 ± 0,3a	1,5 ± 0,2b	1,3 ± 0,2b
Rote-Liste-Arten/Rasterfeld (n/ha, MW±SF)	k. A.	2,3 ± 0,3a	2,4 ± 0,4a	1,6 ± 0,3a
Jaccard-Index 1969–1974	-	k. A.	k. A.	k. A.
Jaccard-Index 1998–2001		-	61,9	54,1
Jaccard-Index 2014–2015			-	67,9

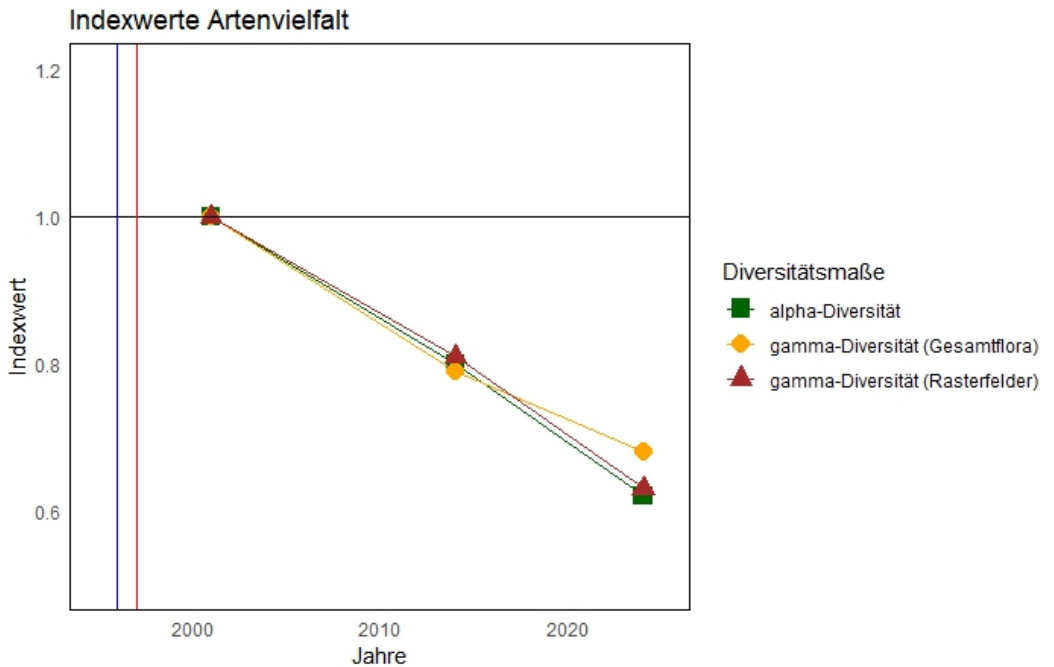


Abb. 2: Veränderung der Artenvielfalt der Gefäßpflanzen im Naturwald Hainholz. Die  $\alpha$ -Diversität (mittlere Artenzahl/ha) und  $\gamma$ -Diversität (Gesamtartenzahl der Gesamtflora bzw. in den Rasterfeldern des Naturwaldes) für 2014/2015 und 2024 sind in Relation zur Erstaufnahme 1998/2001 als Indexwert dargestellt und gegen die Jahre aufgetragen. Der Zeitpunkt der Nutzungsaufgabe ist durch eine blaue Linie (1996), der Zeitpunkt des Windwurfs durch eine rote Linie (1997) markiert.

Fig. 2: Change in the biodiversity of vascular plants in the strict forest nature reserve Hainholz. The  $\alpha$ -diversity (mean number of species/ha) and  $\gamma$ -diversity (total number of species of the complete area or only the grid fields of the strict forest nature reserve) for 2014/15 and 2024 are shown as an index value in relation to the first survey in 1998/2001 and plotted against the years. The time of management cessation is marked by a blue line (1996), the time of windthrow by a red line (1997).

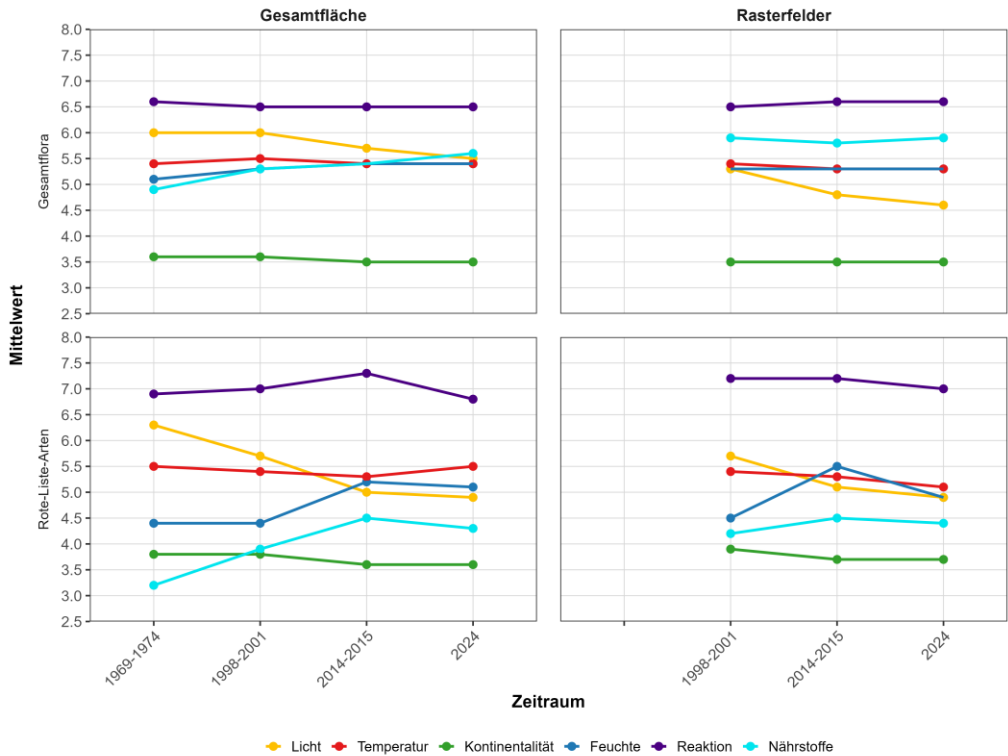


Abb. 3: Mittlere Zeigerwerte (ELLENBERG et al. 2001) der Gesamtflora der Gefäßpflanzenarten (oben) und der Rote-Liste-Arten (GARVE 2004) (unten) im Naturwald Hainholz, getrennt für die Gesamtfläche (Rasterfelder plus Randflächen 1969–1974: 69,8 ha, 1998–2024: 54,7 ha, links) sowie für alle vollständigen 1-ha-Rasterfelder (1998–2024: 26,0 ha, rechts).

Fig. 3: Mean indicator values (ELLENBERG et al. 2001) of the total flora of vascular plant species (top) and of the red list species (GARVE 2004) (bottom) in the strict forest nature reserve Hainholz, separately for the total area (grid fields plus border areas 1969–1974: 69,8 ha, 1998–2024: 54,7 ha, left) as well as for all complete 1-ha grid fields (1998–2024: 26,0 ha, right).

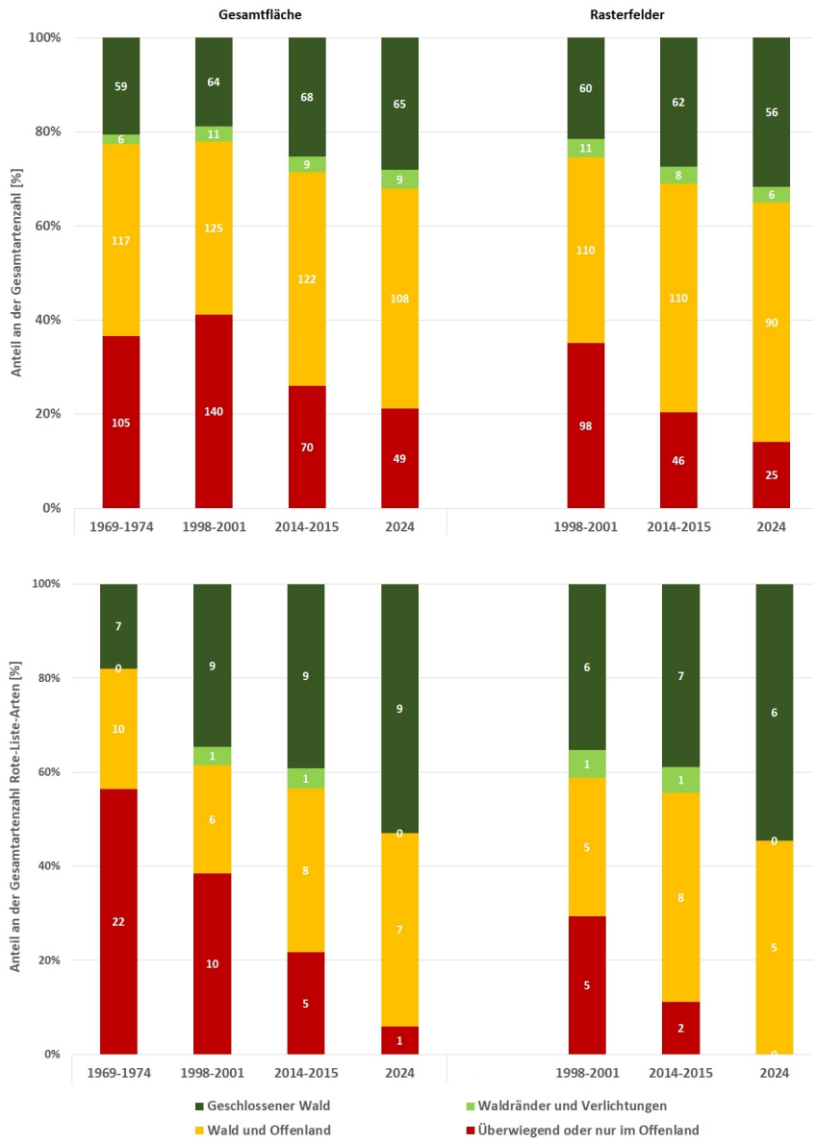


Abb. 4: Prozentualer Anteil der Gefäßpflanzenarten mit unterschiedlicher Waldbindung (SCHMIDT et al. 2011) an der Gesamtflora (oben) und den Rote-Liste-Arten (GARVE 2004, unten) im Hainholz – getrennt für die Gesamtfläche (links, 1969–1974: 69,8 ha, ab 1996: 54,7 ha) und den zentralen Rasterfeldern (rechts, 26 ha). Die Ziffern zeigen die absoluten Artenzahlen. Siehe auch Tab. 1.

Fig. 4: Percentage of vascular plant species (top) and red list species according to GARVE (2004) (bottom) bound to different forest habitats (Schmidt et al. 2011) within the flora of the strict forest nature reserve Hainholz – separated for the total area (left, grid fields plus border areas 1969-1974: 69.8 ha, from 1996: 54.7 ha) and the central grid fields (right, 26 ha). The digits show the absolute number of species. See also Tab. 1.

### **3.2 Die Flora des Hainholzes und ihre kleinräumige Beziehung zur Störungsintensität nach dem Windwurf von 1997**

#### **Entwicklung der Diversität und ausgewählter Artengruppen in Abhängigkeit von der Störungsintensität**

Besonders auffällig im Hainholz ist die große Spanne bei den Gesamtartenzahlen in den 26 Rasterfeldern: Unmittelbar nach dem Windwurf von 1997 (1998–2001) lag sie bei 61–138 Gefäßpflanzenarten/ha, 27 Jahre danach (2024) reichte sie von 24–91 Arten/ha (Abb. 5). Als Ursachen für diese große Heterogenität wurde zunächst geprüft, ob dafür edaphische Standortfaktoren wie z. B. die Anzahl, die Gleichverteilung (Evenness) oder der Flächenanteil an Substrattypen oder Wasserhaushaltsstufen in den Rasterfeldern entscheidend sind. Hierzu konnten aber keinen gesicherten Beziehungen gefunden werden, auch nicht im Vorkommen ausgewählter Artengruppen. Dagegen wirkte sich die ungleiche Verteilung von gestörten und ungestörten Flächen kleinräumig stark auf die Diversität bzw. die Häufigkeit bestimmter Artengruppen in den einzelnen Aufnahmejahren aus.

Mit dem zunehmenden Anteil gestörter Flächen nach dem Windwurf von 1997 nahm in den 1-ha-Rasterfeldern auch die Artenzahl zu (Tab. 3). Gesichert ist diese Beziehung allerdings nur beim Flächenwurf im Jahr 2014, bei einer Gesamtbetrachtung der gestörten Flächen (Flächenwurf und Lücke) gilt dies neben 2014 auch für die Artenzahlen aus dem Jahr 2001. Im Jahr 2024 ist dieser Zusammenhang immer noch deutlich erkennbar, aber nicht mehr signifikant. Umgekehrt ergibt sich eine negative Beziehung zwischen den Artenzahlen/ha und dem Anteil an lückigen bzw. weitgehend ungestörten Bestandsflächen. Aber auch hier ist die Beziehung wie beim Flächenwurf nur bei ungestörten Bestandsflächen im Jahr 2014 statistisch gesichert. Unabhängig von der Störungsintensität gilt für alle Beziehungen, dass unmittelbar nach dem Sturm (2001) die Diversität in den Rasterfeldern am höchsten, 2024 dagegen am niedrigsten war.

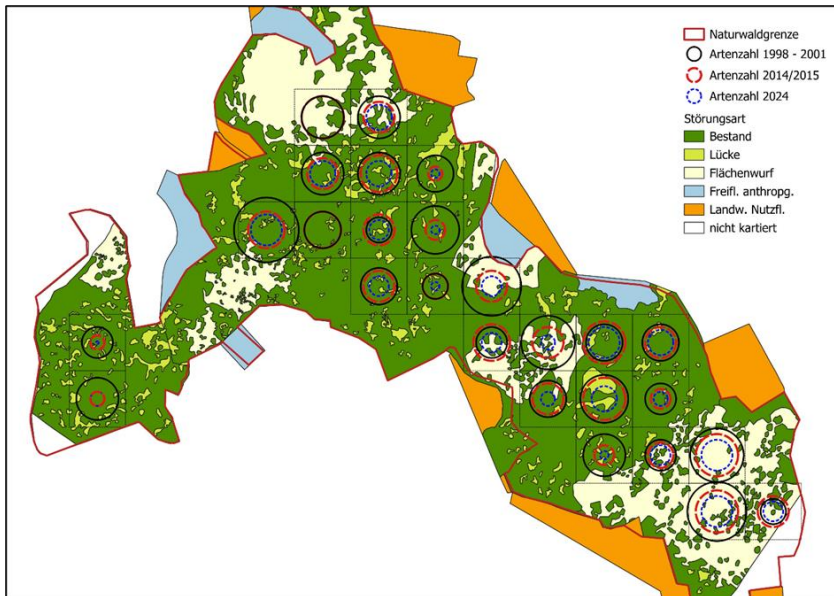


Abb. 5: Veränderung der Zahl an Gefäßpflanzenarten in den 26 Rasterfeldern im Naturwald Hainholz. Die Artenzahl spiegelt sich relativ in der Kreisgröße wider und steht in Bezug zu den Störungsarten nach der Luftbildkartierung von FUCHS & KUNTH (1999).

Fig. 5: Change in the number of vascular plant species in the 26 grid fields in the strict forest nature reserve Hainholz. The number of species is reflected relatively in the size of the circle and is related to the types of disturbance according to the aerial photo mapping by FUCHS & KUNTH (1999).

Tab. 2: Lineare Regression zum Einfluss unterschiedlicher Störungsintensitäten nach dem Windwurf von 1997 auf die Diversität der Gefäßpflanzenarten im Naturwald Hainholz in den Jahren 2001, 2014 und 2024. Signifikante Korrelationen zwischen den Artenzahlen/ha (Zielgröße y) und dem %-Flächenanteil der Störungsintensitäten in den 1-ha-Rasterfeldern (Einflussgröße x) sind fett markiert ( $p < 0,05$ ,  $n = 26$ ).

Table 2: Linear regression on the impact of different types of disturbance intensities after the windthrow of 1997 on the diversity of vascular plant species in the strict forest nature reserve Hainholz in the years 2001, 2014, and 2024. Significant correlations between the species numbers/ha (target variable y) and the % area proportion of the disturbance intensities in the 1 ha grid fields (influencing variable x) are marked in bold ( $p < 0.05$ ,  $n = 26$ ).

Aufnahmejahr	Störungsintensität	Gleichung	r	p
2001	Flächenwurf	$y = 86,58 + 0,24 x$	0,356	0,074
<b>2014</b>	<b>Flächenwurf</b>	<b><math>y = 68,04 + 0,26 x</math></b>	<b>0,434</b>	<b>0,027</b>
2024	Flächenwurf	$y = 53,34 + 0,18 x$	0,308	0,126
2001	Lücke	$y = 93,92 - 0,22 x$	0,086	0,678
2014	Lücke	$y = 77,02 - 0,38 x$	0,168	0,412
2024	Lücke	$y = 59,30 - 0,22 x$	0,099	0,631
<b>2001</b>	<b>Flächenwurf u. Lücke</b>	<b><math>y = 81,84 + 0,33 x</math></b>	<b>0,401</b>	<b>0,042</b>
<b>2014</b>	<b>Flächenwurf u. Lücke</b>	<b><math>y = 63,47 + 0,34 x</math></b>	<b>0,468</b>	<b>0,016</b>
2024	Flächenwurf u. Lücke	$y = 49,97 + 0,24 x$	0,339	0,090
2001	Bestand	$y = 108,58 - 0,24 x$	0,312	0,121
<b>2014</b>	<b>Bestand</b>	<b><math>y = 93,69 - 0,29 x</math></b>	<b>0,432</b>	<b>0,027</b>
2024	Bestand	$y = 71,79 - 0,21 x$	0,313	0,119

Tab. 3: Lineare Regression zum Einfluss unterschiedlicher Störungsintensitäten (%-Flächenanteil in den 1-ha-Rasterfeldern, Einflussgröße x) nach dem Windwurf von 1997 auf ausgewählte Artengruppen (Anzahl n/ha, Zielgröße y) im Naturwald Hainholz in den Jahren 2001, 2014 und 2024. Aufgeführt sind nur Artengruppen mit signifikanten Korrelationen ( $p < 0,05$ ,  $n = 26$ ). Negative Beziehungen sind rot markiert.

Table 3: Linear regression of the influence of different types of disturbance intensities (% area proportion in the 1 ha grid fields, influencing variable x) after the windthrow of 1997 on selected species groups (number n/ha, target size y) in the strict forest nature reserve Hainholz in 2001, 2014, and 2024. Only species groups with significant correlations ( $p < 0.05$ ,  $n = 26$ ) are listed. Negative relationships are marked in red.

Artengruppe, Aufnahmejahr	Störungsintensität	Gleichung	r	p
Störungszeiger 2001	Flächenwurf	$y = 9,29 + 0,07 x$	0,579	0,002
Störungszeiger 2014	Flächenwurf	$y = 6,47 + 0,09 x$	0,720	< 0,001
Störungszeiger 2024	Flächenwurf	$y = 4,55 + 0,06 x$	0,440	0,024
Störungszeiger 2001	Flächenwurf u. Lücke	$y = 8,11 + 0,09 x$	0,594	0,001
Störungszeiger 2014	Flächenwurf u. Lücke	$y = 5,02 + 0,11 x$	0,749	< 0,001
Störungszeiger 2024	Flächenwurf u. Lücke	$y = 3,54 + 0,07 x$	0,476	0,014
Störungszeiger 2001	Bestand	$y = 16,25 - 0,08 x$	0,583	0,002
Störungszeiger 2014	Bestand	$y = 15,51 - 0,10 x$	0,736	< 0,001
Störungszeiger 2024	Bestand	$y = 10,27 - 0,07 x$	0,451	0,021
Lichtzeiger 2001	Flächenwurf	$y = 24,91 + 0,21 x$	0,569	0,002
Lichtzeiger 2014	Flächenwurf	$y = 14,18 + 0,15 x$	0,479	0,013
Lichtzeiger 2001	Flächenwurf u. Lücke	$y = 21,23 + 0,27 x$	0,608	0,001
Lichtzeiger 2014	Flächenwurf u. Lücke	$y = 11,50 + 0,19 x$	0,524	0,006
Lichtzeiger 2001	Bestand	$y = 45,10 - 0,23 x$	0,535	0,005
Lichtzeiger 2014	Bestand	$y = 28,91 - 0,17 x$	0,483	0,012
Offenlandarten 2001	Flächenwurf	$y = 10,76 + 0,20 x$	0,659	< 0,001
Offenlandarten 2014	Flächenwurf	$y = 3,28 + 0,08 x$	0,467	0,016
Offenlandarten 2001	Flächenwurf u. Lücke	$y = 7,55 + 0,25 x$	0,683	< 0,001
Offenlandarten 2014	Flächenwurf u. Lücke	$y = 1,55 + 0,12 x$	0,546	0,004
Offenlandarten 2001	Bestand	$y = 29,85 - 0,22 x$	0,624	< 0,001
Offenlandarten 2014	Bestand	$y = 12,67 - 0,11 x$	0,555	0,003
Neophyten 2014	Flächenwurf	$y = 1,06 + 0,02 x$	0,626	< 0,001
Neophyten 2001	Flächenwurf u. Lücke	$y = 1,79 + 0,03 x$	0,435	0,027
Neophyten 2014	Flächenwurf u. Lücke	$y = 0,78 + 0,02 x$	0,637	< 0,001
Neophyten 2001	Bestand	$y = 4,20 - 0,02 x$	0,397	0,044
Neophyten 2014	Bestand	$y = 2,87 - 0,02 x$	0,630	< 0,001

Schaut man sich die Artengruppen an, die für die Unterschiede in der Beziehung zwischen den Artenzahlen und den Störungsintensitäten entscheidend verantwortlich sind, so gibt es in den gestörten Flächen (Flächenwurf bzw. Flächenwurf und Lücke) eine positiv gesicherte Korrelation zu Störungs- und Lichtzeigern sowie den Offenlandarten in den Jahren 2001 und 2014, bei den Störungszeigern auch noch im Jahr 2024 (Tab. 3). Für die Neophyten trifft dies für den Flächenwurf allein für das Jahr 2014 zu, unter Einbeziehung der lückigen Bestände wiederum für die Jahre 2001 und 2014. Umgekehrt verhält es sich wieder bei den ungestörten Bestandsflächen: Je höher nach dem Sturm von 1997 ihr Flächenanteil in den Rasterfeldern war, desto geringer war der Anteil an Störungszeigern (signifikant 2001, 2014, 2024), Lichtzeigern, Offenlandarten und Neophyten (jeweils signifikant 2001, 2014). Besonders bemerkenswert

ist, dass es keinen gesicherten Zusammenhang zwischen der Zahl an Schattenpflanzen bzw. Waldarten und den unterschiedlichen Störungstypen gibt, d. h. auch auf den gestörten Flächen (Flächenwurf, Lücke) hat sich ihr Vorkommen in den Rasterfeldern nach dem Sturm von 1997 nicht verändert. Dies deutet auf eine hohe Resistenz dieser beiden weitgehend identischen Artengruppen gegenüber Störungen hin. Auch bei den Rote-Liste-Arten fanden sich zwischen 2001 und 2024 keine gesicherten Beziehungen zwischen ihrer Zahl/ha und dem Flächenanteil der unterschiedlichen Störungstypen in den Rasterfeldern.

### Zusammenfassende Darstellung der floristischen Veränderungen nach dem Windwurf von 1997

Die Ordination der floristischen Daten visualisiert die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der Artenzusammensetzung der einzelnen Rasterfelder innerhalb und zwischen den Aufnahmejahren. Sie ermöglicht so eine zusammenfassende Darstellung und Charakterisierung der floristischen Veränderun-

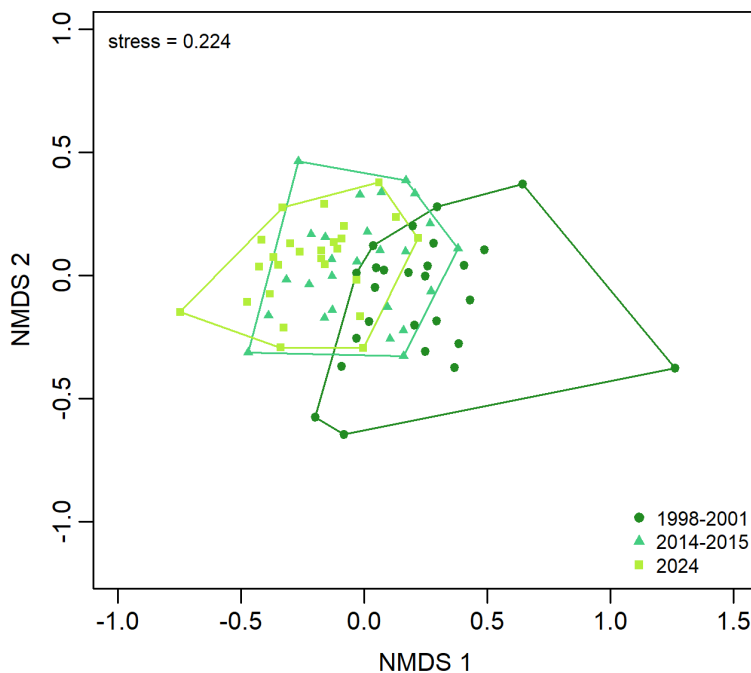


Abb. 6: Zweidimensionale, nicht-metrische multidimensionale Skalierung (NMDS) der Gefäßpflanzenflora in den 26 zentralen 1-ha-Rasterfeldern im Naturwald Hainholz, getrennt nach den Aufnahmejahren 1998–2001, 2014–2015 und 2024. Die Flächen begrenzen die Randpunkte der einzelnen Rasterfelder im zweidimensionalen Raum der NMDS, getrennt nach den Aufnahmejahren. Der Stresswert („stress“) gibt Auskunft über die Qualität des Modells.

Fig. 6: Two-dimensional, non-metric multidimensional scaling (NMDS) of the vascular plant flora in the 26 central 1 ha grid fields in the strict forest nature reserve Hainholz, separated by the resurveyed years 1998–2001, 2014–2015, and 2024. The areas delimit the boundary points of the individual grid fields in the two-dimensional space of the NMDS, separated according to the resurveyed years. The stress score provides information about the quality of the model.

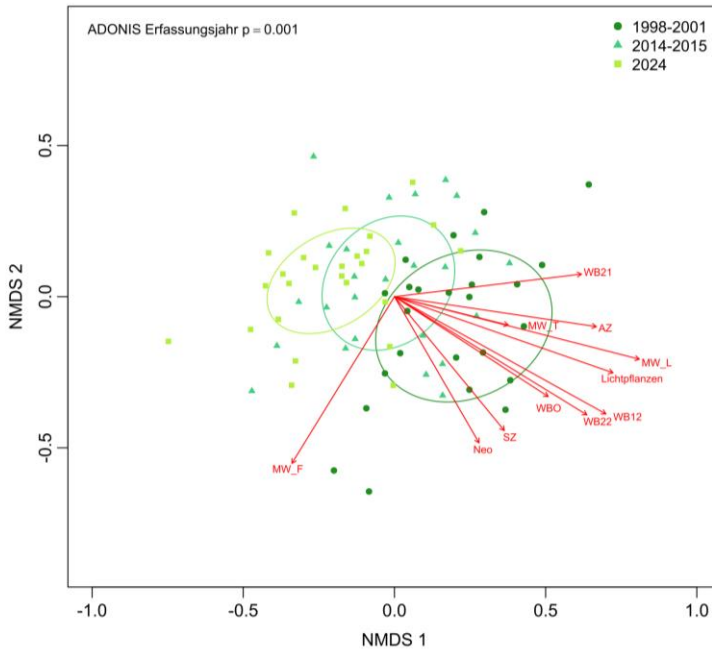


Abb. 7: Zweidimensionale NMDS-Ordination der Gefäßpflanzenflora in den 26 zentralen 1-ha-Rasterfeldern im Naturwald Hainholz, getrennt nach den Aufnahmejahren 1998–2001, 2014–2015 und 2024. Die Ellipsen stellen die gruppenspezifische Streuung der Stichproben im zweidimensionalen NMDS-Ordinationsraum dar. Sie entsprechen Standardabweichungs-Ellipsen (1 SD) um den jeweiligen Gruppenzentroid und basieren auf der Varianz-Kovarianz-Struktur der NMDS-Scores. Verschiedene Variablen wurden mit den Achsenwerten der Aufnahmejahre in Beziehung gesetzt und als Vektoren dargestellt, wenn die Beziehung zu den Achsenwerten signifikant war ( $p < 0,05$ ). Mittlere ELLENBERG-Zeigerwerte: MW\_L = Lichtzahl, MW\_T = Temperaturzahl, MW\_F = Feuchtezahl, Lichtpflanzen = Anzahl an Arten/ha mit einem Lichtzeigerwert von 7–9, AZ = Artenzahl/ha, Neo = Anzahl an Neophyten-Arten/ha, SZ = Anzahl an Störungszeiger-Arten/ha, Waldarten-Bindung: WB12 = Anzahl an Arten/ha der Waldlichtungen, WB21 = Anzahl an Wald- und Offenland-Arten/ha, WB22 = Anzahl an Offenland-Arten (überwiegend)/ha, WBO = Anzahl an Offenland-Arten (ausschließlich)/ha.

Fig. 7: Two-dimensional NMDS ordination of the vascular plant flora in the 26 central 1 ha grid fields in the strict forest nature reserve Hainholz, separated according to the resurveyed years 1998–2001, 2014–2015, and 2024. The ellipses represent the group-specific dispersion of samples in the two-dimensional NMDS ordination space. They correspond to standard deviation ellipses (1 SD) around the respective group centroid and are based on the variance–covariance structure of the NMDS scores. Various variables were related to the axis values of the resurveyed years and represented as vectors if the relationship to the axis values was significant ( $p < 0.05$ ). Mean ELLENBERG indicator values: MW\_L = mean light indicator value, MW\_T = mean temperature indicator value, MW\_F = mean moisture indicator value, light plants = number of species/ha with a light indicator value of 7–9, AZ = number of species/ha, Neo = number of alien species/ha, SZ = number of disturbance indicator species/ha, forest habitat species: WB12 = number of species/ha of forest clearings, WB21 = number of forest and open land species/ha, WB22 = number of open land species (predominantly)/ha, WBO = number of open-land species (exclusive)/ha.

gen nach dem Windwurf unter den Bedingungen einer fehlenden Bewirtschaftung, aber einer progressiven Sukzession (Abb. 6). 1998–2001 war die Variabilität zwischen den Rasterfeldern am größten und hat bis 2014–2015 bereits deutlich abgenommen. Gleichzeitig erfolgte eine gerichtete Verschiebung in der Gefäßpflanzenflora.

Dies wird noch deutlicher, wenn man die gruppenspezifische Streuung der Stichproben in Form von Standardabweichungs-Ellipsen um den Gruppenzentroiden betrachtet, in dem sich die Arten in den drei Aufnahme-Zeiträumen verteilen (Abb. 7). Danach liegt der Überlappungsbereich zwischen 1998–2001 und 2014–2015 nur noch bei ca. 25% und nimmt bis 2024 nochmals um gut die Hälfte ab. Zwischen 1998–2001 und 2024 fehlt eine gemeinsame Fläche, d. h. es besteht eine hohe floristische Unähnlichkeit zwischen den Rasterfeldern im Vergleich der Jahre unmittelbar nach dem Windwurf und mehr als zwei Jahrzehnte danach.

Alle Veränderungen der als signifikant getesteten Variablen verlaufen im Wesentlichen entgegengesetzt zur Verschiebung der Schwerpunktverkommen in der Artenzusammensetzung, d. h. weisen eine Abnahme im Untersuchungszeitraum auf (Abb. 7). Neophyten, Störungszeiger, Arten der Waldränder und des Offenlandes waren mit dem abklingenden Einfluss des Sturmwindereignisses von 1997 bis 2024 immer weniger zu finden. Der zunehmende Kronenschluss drückt sich darin ebenso aus wie der Rückgang der typischen Lichtzeiger und der mittleren Lichtzahl nach ELLENBERG et al. (2001). Auch der schwache, aber noch signifikante Rückgang bei der mittleren Temperaturzahl deutet auf ein etwas kühleres, mesophileres Waldinnenklima hin. Dagegen spricht der mittlere Feuchtwert, der sich ebenfalls signifikant, aber deutlich davon abweichend auf die Artenverteilung auswirkt, sich in seinem Einfluss über den Aufnahmezeitraum aber nicht verändert hat (Abb. 3).

Insgesamt belegen diese Darstellungen nochmals den bereits beschriebenen Zusammenhang der Artenabnahme mit den veränderten Umweltbedingungen nach dem Windwurf, der vor allem durch das veränderte Lichtangebot am Waldboden bestimmt wird. Dies wird besonders deutlich, wenn man die Veränderungen der mittleren Lichtzeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) der Rasterfelder in einer NMDS-Ordination mit den Aufnahmejahren in Beziehung setzt (Abb. 8). Nach dem Windwurf verschiebt sich die Artenkombination gleichmäßig entlang der ersten Achse zu immer geringer werdenden mittleren Lichtzahlen. Bei allen übrigen Umweltparametern, die über die ELLENBERG-Zeigerwerte geprüft wurden (T, K, F, R, N), konnte keine entsprechend starke und/oder eindeutig-gerichtete Veränderung festgestellt werden.

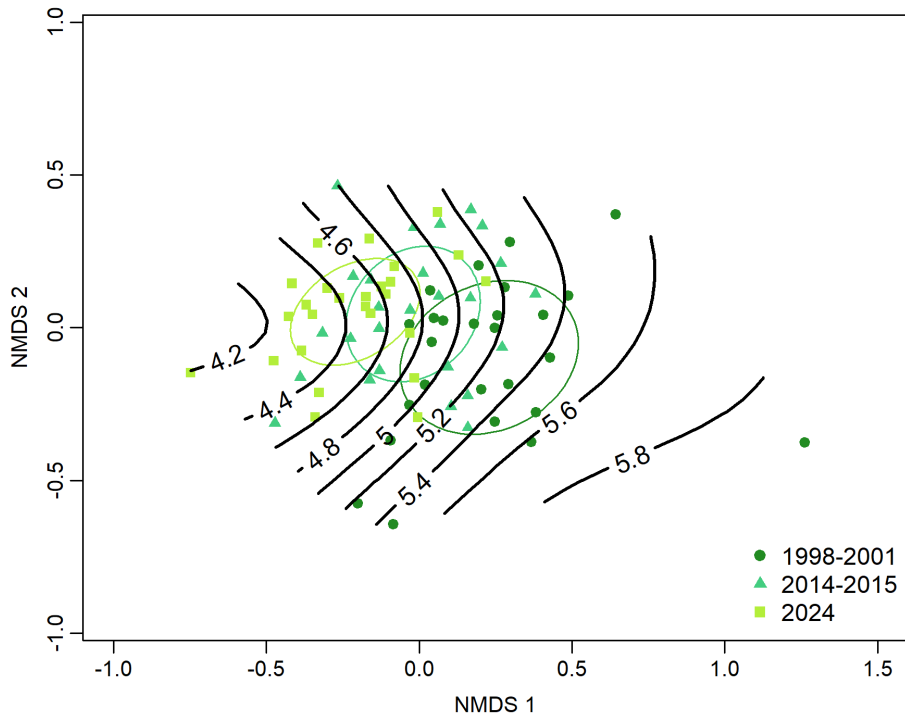


Abb. 8: NMDS-Ordination der Gefäßpflanzenflora in den 26 zentralen 1-ha-Rasterfelder im Naturwald Hainholz in Beziehung mit den mittleren Lichtzeigerwerten nach ELLENBERG et al. (2001), getrennt nach den Aufnahmejahren 1998–2001, 2014–2015 und 2024.

Fig. 8: NMDS ordination of the vascular plant flora in the 26 central 1 ha grid fields in the strict forest nature reserve Hainholz in relation to the mean light indicator values according to ELLENBERG et al. (2001), separated by the resurveyed years 1998–2001, 2014–2015, and 2024.

#### 4 Diskussion

Die Ergebnisse vermitteln einen Einblick in die starken Veränderungen, die die Gefäßpflanzenflora des von Buchenwäldern auf basenreichen Standorten dominierten Hainholz in den letzten 50 Jahren erfahren hat. Bei der Bewertung der Ergebnisse sind allerdings einige methodische Einschränkungen zu berücksichtigen: Die Artenliste von SCHÖNFELDER (1978) umfasst nicht alle Teile des heutigen Naturwaldes, dafür aber auch Nichtwald-Flächen (vor allem Halbtrockenrasen und Grünland), die heute nicht mit zum Naturwald gehören. Die Ausweisung zum Naturwald mit der Einstellung der forstlichen Nutzung 1996 fällt zudem zeitlich fast zusammen mit dem Sturm 1997, d. h. Effekte, die auf die Nutzungsaufgabe bzw. die Störung zurückgehen, sind kaum zu trennen – es handelt sich nicht um ein BACI-Experiment (before-after-control-impact, EBERHARDT 1976, EBERHARDT & THOMAS 1991,

STEWART-OATEN & BENCE 2001)! Die von 1998 bis heute erfolgten Veränderungen lassen sich allerdings auf Grund des unmittelbar nach dem Sturm entwickelten Forschungsansatzes mit einer Rasterfeld-Kartierung aller Gefäßpflanzenarten methodisch einwandfrei vergleichen und in den Ergebnissen statistisch gut absichern.

Trotz einer geringeren Fläche und der Nicht-Einbeziehung von Offenland-Flächen lag die Gesamtartenzahl nach dem Windwurf 1998–2001 deutlich höher als 1969–1974. Ein erhöhtes Lichtangebot nach einer großflächigen Störung führt auch in unbewirtschafteten Buchenwäldern zu einer erhöhten  $\gamma$ -Diversität, wie sie u.a. KNAPP & JESCHKE (1998) aus dem Schutzgebiet „Heilige Hallen“ im Müritz-Nationalpark, SCHMIDT (2010) aus dem Nationalpark Kellerwald-Edersee, HEINRICHS et al. (2012) aus der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ in Nordrhein-Westfalen, SCHMIDT & HEINRICHS (2012, 2024) aus dem Naturwald „Königsbuche“ in Niedersachsen und MEYER et al. (2021) aus dem Naturwaldreservat „Weiherkopf“ in Hessen beschreiben. Lichtzeiger sind häufig auch gleichzeitig Störungszeiger, Arten des Offenlandes und Neophyten. Buchenwälder wie im Naturwald Hainholz besitzen aber auch eine hohe Resistenz (BRUELHEIDE & LUGINBÜHL 2009, MEYER et al. 2021), d. h. die genannten Artengruppen können sich nicht langfristig etablieren und verschwinden mit der starken Zunahme im Deckungsgrad der Baum- und Strauchschicht rasch wieder, insbesondere wenn hier der Anteil der schattenerzeugenden und -toleranten Buchen stark zunimmt (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, SCHMIDT & HEINRICHS 2013). Der Rückgang der Lichtzeigerwerte und der genannten Artengruppen im Naturwald Hainholz ist aber sicher nicht allein auf die natürliche Sukzession nach dem Windwurf zurückzuführen, sondern auch der fast gleichzeitig erfolgten Einstellung der forstlichen Nutzung geschuldet. Der damit verbundene Rückgang in der Gefäßpflanzendiversität auch ohne großflächige Störungen ist inzwischen durch zahlreiche floristische und vegetationskundliche Einzelstudien mitteleuropäischer Buchenwälder belegt, sei es durch den direkten Vergleich von bewirtschafteten und unbewirtschafteten Wäldern (u.a. HÄRDTLE et al. 2001, OHEIMB 2003, MEYER et al. 2004, SCHMIDT 2005, SCHMIDT & SCHMIDT 2007, DURAK 2012, BOCH et al. 2013, SCHMIDT & HEINRICHS 2015, LEIDINGER et al. 2020, SCHALL et al. 2020) oder durch Zeitreihen nach Beendigung der Nutzung (u.a. SCHMIDT 2005, 2013, FISCHER et al. 2009, HEINRICHS et al. 2011, 2023, DURAK 2012, MÖLDER et al. 2014, SCHMIDT & HEINRICHS 2016, 2024, DIERSCHKE & BECKER 2020, MEYER et al. 2023). Ursache ist wie bei der Sukzession nach Windwurf oder Eisbruch vor allem der zunehmende Kronenschluss der Baumschicht und der damit verbundenen geringere Lichtgenuss für die Waldbodenflora. Im Vergleich zu bewirtschafteten Buchenwäldern fehlt im Naturwald Hainholz heute auch die mit den forstlichen Eingriffen verbundene Störung des Waldbodens, die insbesondere neben Licht- und Bodenverdichtungszeigern auch Neophyten wie z. B. *Impatiens parviflora* als Störungszeiger begünstigt (SCHMIDT 2010, SCHMIDT 2013) und für eine höhere Artenvielfalt sorgt. Diese Artengruppen zeigen im Naturwald Hainholz in den zentralen Rasterfeldern einen deutlich stärkeren Rückgang als in der Gesamtfläche mit seinen langen Außengrenzen zum Offenland. Entsprechende Beobachtungen zum starken menschlichen Einfluss auf die Flora der Randbereiche sind auch aus anderen Naturwäldern bekannt: Im Naturwald „Limker Strang“ im Solling sorgen z. B. angrenzende Forststraßen mit Auflichtungen und dem Eintrag von kalkreichem Wegebaumaterialien für das Auftreten von Arten, die im zentralen Bereich des Naturwaldes fehlen (SCHMIDT & HEINRICHS 2024).

Die kleinräumigen Unterschiede in der  $\alpha$ -Diversität der zentralen Rasterfelder werden stark von der Störungsintensität und dem Zeitraum nach der Störung beeinflusst. Lückige Störung allein reichte nicht aus, um die Diversität nach dem Sturm signifikant zu erhöhen. Erst Flächenwurf, besonders aber ein gleichzeitiger Anteil an flächig und lückig gestörten Flächen gemeinsam mit ungestörten Bestandsflächen

in einem Rasterfeld sorgten für mehr Artenvielfalt gegenüber einem hohen Anteil allein an ungestörten Beständen. Gleichzeitig war dieser Effekt 2014–2015 am stärksten ausgeprägt, d. h. beides unterstützt damit die „intermediate disturbance theory“ von CONNELL (1978), nach der bei mittlerer Störungsintensität bzw. in einer mittleren Phase nach dem Eintritt der Störung die höchste Artenvielfalt festzustellen ist. Daneben sind die Störungszeiger die einzige der unterschiedenen Artengruppen, deren Artenzahl auch noch 2024 einen positiven Zusammenhang mit dem Anteil gestörter Flächen (Flächenwurf, Flächenwurf und Lücke) und einen negativen Zusammenhang mit dem Anteil ungestörter Bestandsflächen nach dem Windwurf von 1977 aufweist. Neben Konkurrenzeffekten spielt bei Gefäßpflanzen auch die forstliche Vorgeschichte der Bestände („Das Erbe der Vergangenheit“) eine wichtige Rolle bei den Veränderungen in der Artenvielfalt im Verlauf der Sukzession (MEYER et al. 2021, HEINRICHS et al. 2023).

Neben den veränderten Lichtverhältnissen fällt vor allem im Zeitraum von 1969–1974 bis 2014 die starke Zunahme der mittleren Nährstoff- (Stickstoff-) Zeigerwerte bei der Gesamtflora auf, ein in vielen Wäldern Mitteleuropas beobachtetes Phänomen (VERHEYEN et al. 2012, VILD et al. 2024). Ursächlich verantwortlich dürften im Hainholz neben der Berücksichtigung von zahlreichen oligotrophen Kalkmagerrasen-Arten bei SCHÖNFELDER (1978) aber vor allem die hohen atmosphärischen Stickstoffeinträge gewesen sein, die zwischen 1950 bis 1990 europaweit stark angestiegen sind, um danach wieder abzunehmen, aber immer noch 3–4-mal höher liegen als um 1900 (FAGERLI & AAS 2008, MEESENBURG et al. 2009, ENGHARDT et al. 2017). Wiederholungsaufnahmen, die nach dem Sturm von 1997 erfolgten, zeigen in den zentralen Rasterfeldern keine weitere Zunahme der Stickstoffzeiger, d. h. depositionsbedingte Einträge und die durch die Mineralisation nach dem Windwurf freigesetzten Stickstoffmengen dürften hier kaum noch eine Rolle spielen, da sie weitgehend durch den aufwachsenden Bestand aufgenommen werden (VERHEYEN et al. 2012, SMART et al. 2014, DIRNBÖCK et al. 2014). Bei der Flora des Gesamtgebiets hat aber der mittlere Stickstoffzeigerwert noch bis 2024 weiter zugenommen, möglicherweise verursacht durch Düngungseinträge von den angrenzenden, landwirtschaftlich genutzten Flächen, die das Hainholz umschließen.

Bei den übrigen Zeigerwerten (T, K, F, R) sind die Veränderungen sehr gering und lassen sich kaum in Beziehung mit einem Wechsel in den Standortverhältnissen bringen. Dies gilt auch für die klimarelevanten Zeigerwerte für die Temperatur und Kontinentalität und bestätigt, dass der Klimawandel sich bisher nur wenig auf das Arteninventar ausgewirkt hat, da Temperaturanstiege beim Makroklima mit milderem Wintern und trockenen Sommern durch das Mikroklima am Waldboden in Mitteleuropa stark abgepuffert werden (HUWER & WITTIG 2012, DE FRENNE et al. 2013, 2019, JANTSCH et al. 2013, ZELLWEGER 2019). Dies steht im Gegensatz zu Untersuchungsergebnissen von STEVENS et al. (2015), die entlang eines Klimagradients in Kalifornien einer zunehmenden Zahl an Wärmezeigern fanden (Thermophilisation), je stärker die Wälder durch Auflichtung und Feuer gestört waren. Dass im Vergleich dazu den atmosphärischen Stickstoffeinträgen in den letzten Jahrzehnten in Europa eine wesentlich stärkere Bedeutung zukommt, zeigt auch eine Studie von SANCZUK et al. (2024), nach der eine Arealverschiebung bei Waldpflanzen in den vergangenen Jahrzehnten vor allem der Stickstoffdepositionen entlang eines Ost-West-Gradienten gefolgt ist, nicht aber der Verschiebung in den Temperaturzonen nach Norden oder in der Meereshöhe.

Der Diversitätsverlust bei den Gefäßpflanzenarten nach der Einstellung der forstlichen Nutzung und der Störung durch den Windwurf findet sich fast durchgehend, wenn auch in unterschiedlicher Intensität in allen betrachteten Artengruppen. Eine Ausnahme bildet die Artengruppe, die durch eine enge Bindung an den geschlossenen Wald gekennzeichnet ist. Diese typischen Waldarten sind nach der Störung nicht

verschwunden und haben auch in den zentralen Rasterfeldern im Vergleich zu den übrigen Artengruppen absolut nur wenige Arten verloren, gleichzeitig aber ihren Anteil an der Gesamtartenzahl deutlich erhöht. Bei dieser Artengruppe handelt es sich meist um langlebige, ausdauernde Arten, die auch nicht vollständig verschwinden, wenn das Kronendach nach einer Störung über einen Zeitraum von ein bis zwei Jahrzehnten mehr Licht zum Waldboden durchlässt und in Verbindung mit dem offenen Boden etwa durch Wurzelstörungszeiger, Waldlichtungs- und Offenlandarten als Konkurrenten auftreten. Dies unterstreicht die hohe Resistenz der Gefäßpflanzenflora der Buchenwälder auch nach großflächigen Störungen, aber ohne forstliche Bewirtschaftung (BRUELHEIDE & LUGINBÜHL 2009, SCHMIDT et al. 2018, MEYER et al. 2021, SCHMIDT & HEINRICHS 2024).

Ob der Diversitätsverlust an Gefäßpflanzenarten im Hainholz mit der Aufnahme von 2024 bereits gestoppt ist oder in Zukunft wieder ein Anstieg zu erwarten ist, muss offenbleiben. Bei zwei im Göttinger Wald gelegenen, nicht mehr bewirtschafteten Kalkbuchenwäldern (*Hordelymo-Fagetum*, ohne Grenzen zum Offenland hin), war nach 40 Jahren in beiden Fällen kein weiterer Rückgang in der  $\gamma$ -Diversität mehr festzustellen. Bei der  $\alpha$ -Diversität war dies aber nur im Naturwald Hünstollen der Fall, wo kleinflächige Kronenauflichtungen durch Trockenheit und einzelnen Windwürfen im Zeitraum 2012–2021 dafür sorgten, dass die Artenzahlen im Vergleich zum davorliegenden Zeitraum nicht weiter abnahmen (HEINRICHS et al. 2023, SCHMIDT & HEINRICHS 2024).

Der Naturwald Hainholz zählt zu den Wäldern mit natürlicher Entwicklung, die in Deutschland 2020 nach den Zielen der Nationalen Strategie zur biologischen Vielfalt 5 % der Gesamtfläche und 10 % der Fläche des öffentlichen Waldes ausmachen sollten, tatsächlich aber erst 3,1 % der Gesamtfläche erreichten (STEINACKER et al. 2023). Während Artengruppen wie Pilze, Moose, Flechten, Totholz-Käfern, Fledermäusen und Vögel von der fehlenden Bewirtschaftung dieser Wälder deutlich profitieren (MEYER et al. 2004, 2023, PAILLET et al. 2010, SCHMIDT & HEINRICHS 2016, LEIDINGER et al. 2020), unterbrechen bei den Gefäßpflanzen selbst großflächige Störungen den Diversitätsverlust nach Einstellung der Bewirtschaftung nur kurzzeitig. Mit zunehmender Fortdauer der Nichtbewirtschaftung und fortschreitender Sukzession verbunden ist aber ein steigender Anteil an Arten des geschlossenen Waldes bei gleichzeitigem Rückgang an Offenlandarten, Störungszeigern und Neophyten. Dies wird aus der Sicht des Naturschutzes als Zunahme der Naturnähe überwiegend positiv bewertet (REIF & WALENTOWSKI 2008, SCHMIDT 2010, SCHMIDT 2012). Zur Erhaltung einer hohen Vielfalt an Gefäßpflanzenarten im Wald, die als Primärproduzenten auch wichtige Ökosystemfunktionen in der mitteleuropäischen (Wald-)Kulturlandschaft erfüllen (GILLIAM 2007, HÄRDTLE 2024), sollten deshalb nicht nur diese Tabuflächen mit natürlicher Entwicklung und auch nach großflächigen Störungen gehören, sondern ein breites Spektrum an unterschiedlichen Waldbewirtschaftungsformen. Dazu gehört die Reaktivierung der Mittel- und Niederwaldwirtschaft mit ihren massiven Eingriffen in kurzen Zeiträumen ebenso wie ein Nebeneinander an Flächen mit naturnaher Waldbewirtschaftung, unterschiedlicher Eingriffsstärke und Baumarten (WALENTOWSKI et al. 2010, WALENTOWSKI 2011, BOCH et al. 2013, SCHULZE et al. 2016, AMMER et al. 2017, ZOLLNER et al. 2019, LEIDINGER et al. 2020, SCHALL et al. 2020, HEINRICHS et al. 2023).

## 5 Zusammenfassung

Schmidt, W., Lorenz, K.: Der Naturwald Hainholz im südwestlichen Harzvorland (Niedersachsen): Dynamik und Konstanz der Gefäßpflanzenflora über mehr als 50 Jahre. – *Hercynia N. F.* 58 (2025): 1–35.

Das Hainholz am südwestlichen Harzrand ist eines der letzten naturnahen Buchenwaldgebiete in der Gipskarstlandschaft des Zechsteins und zeichnet sich durch eine hohe standörtliche Vielfalt aus. Daher wurde es zusammen mit angrenzenden Offenlandflächen bereits vor mehr als 50 Jahren unter Naturschutz gestellt, aber weiterhin bewirtschaftet. Mit der Ausweisung als Naturwald erfolgte 1996 die Einstellung der forstlichen Nutzung. Durch einen Sommergewittersturm 1997 wurden die Buchenbestände z.T. großflächig geworfen. Durch die Einrichtung eines permanenten Gitternetzsystems konnten danach die Veränderungen der Gefäßpflanzenflora in den zentralen, 1-ha-großen Rasterfeldern sowie der Gesamtfläche in drei Aufnahmezeiträumen bis 2024 dokumentiert und mit Angaben aus dem Jahren 1968–1974 verglichen werden. Eine nach dem Sturm von 1997 erfolgte Luftbildkartierung bot gleichzeitig die Möglichkeit, Veränderungen in der Artendiversität und ausgewählten Artengruppen in Beziehung zur Störungsintensität in den Rasterfeldern zu setzen. Nach der großflächigen Störung stieg die Artenzahl zunächst deutlich an, sank danach aber rasch wieder mit dem Einwachsen der Naturverjüngung in die Strauch- und Baumschicht. Diese Artendynamik steht im direkten Zusammenhang mit dem Rückgang von Licht- und Störungszeigern bzw. Offenland-Arten und Neophyten im Verlauf der ungestörten Sukzession. Arten des geschlossenen Waldes und die mit ihnen enger verbundenen Rote-Liste-Arten waren durch die Störung und den Nutzungsverzicht kaum betroffen. Kleinräumige Unterschiede in der Störungsintensität sorgten im Hainholz insbesondere im ersten Jahrzehnt für große Unterschiede in der Gefäßpflanzendiversität. Rasterfelder mit hohen Anteilen an flächig geworfenen Beständen waren bis 2014–15 signifikant artenreicher als Bestände, die nur lückig geworfen waren. Umgekehrt nahm mit zunehmendem Anteil an ungestörten Beständen die Artendiversität ab. Entscheidende Artengruppen waren hier wiederum Licht- und Störungszeiger bzw. Offenlandarten und Neophyten. Arten des geschlossenen Waldes zeigten dagegen eine hohe Resistenz, indem sie unabhängig von der Störungsintensität durchgehend vertreten waren. Eine Zunahme von Stickstoffzeigern erfolgte vor allem bis zur Jahrtausendwende und blieb dann bis 2024 fast unverändert. Florenveränderungen, die auf einen Einfluss des Klimawandels hindeuten könnten, waren nicht nachweisbar.

**Schlagwörter:** Biodiversität, Eutrophierung, Klimawandel, Naturschutz, Neophyten, Rote-Liste-Arten, Störung, Störungszeiger, Waldarten, Waldbau, Zeigerwerte

## 6 Danksagung

Stefan Michel und Thomas Kompa führten die floristischen Kartierungen unmittelbar nach dem Windwurf (1998–2001) durch. Eckhard Garve (gest. 2020), Klaus Lewejohann und Gerhard Wiegleb gaben wichtige Hinweise zum Vorkommen einzelner Pflanzenarten im Hainholz und überprüften Herbarbelege. Peter Meyer und Marcus Schmidt (Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt Göttingen) unterstützten die Untersuchungen im Gelände und stellten Daten zum Naturwald Hainholz zur Verfügung. Jonas Hagge und Anna Nehr Korn halfen bei den statistischen Auswertungen und Graphiken mit Hilfe von R. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

## 7 Literatur

- AMMER, C., SCHALL, P., GOBNER, M.M., FISCHER, M. (2017): Waldbewirtschaftung und Biodiversität: Vielfalt ist gefragt! – *AFZ-DerWald* 72: 20–25.
- BERND, T., SCHLICHT, R., SCHLIMME, H., VLADI, F. (1994): Errichtung und Sicherung schutzwürdiger Teile von Natur und Landschaft mit gesamtstaatlicher repräsentativer Bedeutung. – Projekt: Gipskarstlandschaft Hainholz; Niedersachsen. – *Natur u. Landschaft* 69: 337–342.
- BOCH, S., PRATI, D., MÜLLER, J., SOCHER, S., BAUMBACH, H., BUSCOT, F., GOCKEL, S., HEMP, A., HESSENMÖLLER, D., KALKO, E.K.V., LINSENMAIR, E., PFEIFFER, S., POMMER, U., SCHÖNING, I., SCHULZE, E.-D., SEILWINDER, C., WEISSER, W.W., WELLS, K., FISCHER, M. (2013): High plant species richness indicates management-related disturbances rather than the conservation status of forests. – *Bas. Appl. Ecol.* 14: 496–505. (doi.org/10.1016/baae.2013.06.001)
- BRUELHEIDE, H., LUGINBÜHL, U. (2009): Peeking at ecosystem stability: making use of a natural disturbance experiment to analyze resistance and resilience. – *Ecology* 90: 1314–1325. (<https://www.jstor.org/stable/25592623>)
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1310.
- CONNELL, J.H., SLATYER, R.O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. – *Am. Nat.* 111: 1119–1144.
- DE FRENNE, P., RODRIGUEZ-SÁNCHEZ, F., COOMES, D.A., BAETEN, L., VERSTRAETEN, G., VELLEND, M., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BROWN, C.D., BRUNET, J., CORNELIUS, J., DECOCQ, 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, F.J.G., NAAF, T., NEWMAN, M., PETERKEN, G., PETŘÍK, P., SCHULTZ, J., SONNIER, G., VAN CALSTER, H., WALLER, D.M., WALTHER, G.-R., WHITE, P.S., WOODS, K.D., WULF, M., GRAAE, B.J., VERHEYEN, K. (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. – *PNAS* 110: 18561–18565. (doi: 10.1073/pnas.1311190110)
- DE FRENNE, P., ZELLWEGER, F., RODRIGUEZ-SÁNCHEZ, F., SCHEFFERS, B., HYLANDER, K., LUOTO, M., VELLEND, M., VERHEYEN, K., LENOIR, J. (2019): Global buffering of temperatures under forest canopies. – *Nature Ecology & Evolution* 3: 744–749. (doi: 10.1038/s41559-019-0842-1)
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* 1: 107–148.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- DIERSCHKE, H., BECKER, T. (2020): 37 Jahre Dauerflächenuntersuchungen in einem Kalkbuchenwald – eine Zeitreihe 1980–2001–2016. *Tuexenia* 40: 71–99. (doi: 10.14471/2020.40.003)
- DIRNBÖCK, T., GRANDIN, U., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BEUDERT, B., CANULLO, R., FORSIUS, M., GRABNER, M.-T., HOLMBERG, M., KLEEMOLA, S., LUNDIN, L., MIRTL, M., NEUMANN, M., POMPEI, E., SALEMAA, M., STARLINGER, F., STASZEWSKI, T., UZIĘBŁO, A.K. (2014): Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. – *Global Change Biology* 20: 429–440. (doi: 10.1111/gcb.12440).
- DURAK, T. (2012): Changes in diversity of the mountain beech forest herb layer as a function of the forest management method. – *For. Ecol. Manage.* 276: 154–164. (doi: 10.1016/j.foreco.2012.03027)
- EBERHARDT, L.L. (1976): Quantitative ecology and impact assessment. – *J. Environmental Management* 4: 27–70.

- EBERHARDT, L.L., THOMAS, J.M. (1991): Designing environmental field studies. – *Ecol. Monogr.* 61: 53–73.
- ELLENBERG, H., LEUSCHNER, C. (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – *Scripta Geobot.* 18: 9–166.
- ELLWANGER, G. (1999): Zur Bedeutung des vorgeschlagenen FFH-Gebietes „Gipskarstgebiet bei Osterode“ für das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. – *Göttinger Naturkundl. Schriften* 5: 169–178.
- ENGHARDT, M., SIMPSON, D., SCHWIKOWSKI, M., GRANAT, L. (2017): Deposition of sulphur and nitrogen in Europe 1900–2050. Model calculations and comparison to historical observations. – *Tellus B*: 2017, 69: 1328945. (doi: 10.1080/16000889.2017.1328945)
- FAGERLI, H., AAS, W. (2008): Trends of nitrogen in air and precipitation: model results and observations at EMEP sites in Europe, 1980–2003. – *Environmental Pollution* 154: 448–461. (doi: 10.1016/j.envpol.2008.01024)
- FISCHER, C., PARTH, A., SCHMIDT, W. (2009): Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. – *Hercynia* 42: 45–68.
- FRELICH, L.E. (2002): *Forest Dynamics and Disturbance Regimes*. – Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FUCHS, H., KUNTH, S. (1999): Erfassung der Bestandesstrukturen und Störungsarten in Beziehung zu den Standorts- und Vegetationseinheiten im Naturschutzgebiet Hainholz mit Hilfe von Luftbilddauswertung und GIS. – Abschlussbericht Inst. f. Forsteinrichtung u. Ertragskunde Univ. Göttingen: 21 S.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – *Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen* 24: 1–76.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – *Naturschutz u. Landschaftspflege in Niedersachsen* 43: 506 S.
- GAUER, J., ALDINGER, E. (Hrsg.) (2005): *Waldökologische Naturräume Deutschlands*. – *Mitt. D. Vereins f. Forstl. Standortkunde und Forstpflanzenzüchtung* 43: 1–324.
- GILLIAM, F.S. (2007): The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. – *BioScience* 57: 845–858. (<http://dx.doi.org/10.1641/B571007>)
- GLÄSSER, R. (1994): *Das Klima des Harzes*. – Kovac, Hamburg.
- HÄRDTLE, W. (2024): *Biodiversität, Ökosystemfunktionen und Naturschutz*. – Springer Spektrum, Berlin. 911 S.
- HÄRDTLE, W., OHEIMB v., G., WESTPHAL, C. (2001): Vergleichende Untersuchungen zur Struktur und Vegetation von Natur- und Wirtschaftswäldern des Tieflandes auf Grundlage räumlich expliziter Vegetationsmodelle. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* 13: 183–196.
- HAEUPLER, H. (1976): *Atlas zur Flora von Südniedersachsen. Verbreitung der Gefäßpflanzen*. – *Scripta Geobotanica* 10: 1–367.
- HAND, R., THIEME, M. & MITARBEITER (2024): *Florenliste von Deutschland (Gefäßpflanzen)*, begründet von Karl Peter Buttler, Version 14 – (<https://www.florenliste-deutschland.de>).
- HEINRICHS, S., DÖLLE, M., WALENTOWSKI, H., SCHMIDT, W. (2023): Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald – Fortführung einer Zeitreihe von 1981 bis 2021. – *Tuexenia* 43: 37–68. (doi: 10.14471/2023.43.009)

- HEINRICHS, S., SCHMIDT, W. 2013: Windwurf und Eisbruch im Buchenwald: Eine Chance für Eiche und andere Baumarten? Ergebnisse aus vier Naturwaldreservaten. – Forstarchiv 84: 181–197. (doi: 10.4432/0300-4112-84-181)
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. 2011: Veränderung der Buchenwaldvegetation durch Klimawandel? – Ergebnisse aus ausgewählten Naturwaldzellen Nordrhein-Westfalens. – Forstarchiv 82: 48–61.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. (2012): Eisbruch im Buchenwald – Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen). – Tuexenia 32: 7–29.
- HÖVERMANN, J. (1963): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 99 Göttingen. Geographische Landesaufnahme 1:200.000 – Bundesanstalt f. Landeskunde u. Raumordnung. Bonn-Bad Godesberg: 35 S.
- 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. (doi:10.1127/0340-269X/2012/0042-0525)
- 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, Germany. – Folia Geobot. 48: 467–491. (doi:10.1007/s12224-012-9148-7)
- KNAPP, H.D., JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. – Schriftenr. Vegetationskde. 21: 21–54.
- KOMPA, T. (2004): Die Initialphase der Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchen-Wäldern auf Zechstein- und Buntsandstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Diss. Univ. Göttingen. (<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2005/kompa/index.html>)
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2001): Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchenwäldern des südwestlichen Harzvorlandes. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 13: 251–255.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2005): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Zechstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Hercynia N.F. 38: 233–261.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2006): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. – Forstarchiv 77: 3–19.
- KOWALSKI, T., SCHUMACHER, J., KEHR, R. (2010): Das Eschentriebsterben in Europa – Symptome, Erreger und Empfehlungen für die Praxis. – Jahrb. Baumpflege 2010: 184–195.
- LEIDINGER, J., WEISSER, W.W., KIENLEIN, S., BLASCHKE, M., JUNG, K., KOZAK, J., FISCHER, A., MOSANDL, R., MICHLER, B., EHRHARDT, M., ZECH, A., SALER, D., GRANER, M., SEIBOLD, S. (2020): Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. – Biological Conservation 242: e108437. (doi: 10.1016/j.biocon.2020.108437)
- MEESENBURG, H., EICHHORN, J. & MEIWES, K.J. (2009): Atmospheric Deposition and canopy interactions. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies 208: 265–302.
- MEYER, P., BÜCKING, W., SCHMIDT, S., SCHULTE, U., WILLIG, J. (2004): Stand und Perspektiven der Untersuchung von Naturwald-Vergleichsflächen. – Forstarchiv 74: 167–179.

- MEYER, P., FELDMANN, E., HAGGE, J., KEYE, C., LORENZ, K., NAGEL, R., MÖLDER, A., ROSCHAK, C., SCHMIDT, M., SCHMIDT, W., SINGER, D., ZELLER, L. (2023): Fünf Jahrzehnte Naturwaldforschung in Niedersachsen. – AFZ-DerWald 13/2023: 14–18.
- MEYER, P., LORENZ, K., MÖLDER, A., STEFFENS, R., SCHMIDT, W., KOMPA, T., WEVELL VON KRÜGER, A. (2015): Naturwälder in Niedersachsen, Schutz und Forschung – Band 2 (Bergland). – Leinebergland-Druck, Alfeld (Leine).
- MEYER, P., SCHMIDT, M., FELDMANN, E., WILLIG, J., LARKIN, R. (2021): Long-term development of species richness in a central European beech (*Fagus sylvatica*) forest affected by windthrow – Support for the intermediate disturbance hypothesis? – Ecology and Evolution 11: 12801–12815. (doi: 10.1002/ece3.8028)
- MÖLDER, A., STREIT, M., SCHMIDT, W. (2014): When beech strikes back: How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in Central European deciduous forests. – For. Ecol. Manage. 319: 51–61. (doi: 10.1016/j.foreco.2014.01.049)
- MÜLLER, F., RITZ, C.M., WELK, E., WESCHE, K. (Eds.) (2021): Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband. – 22. Aufl., Springer Spektrum, Heidelberg.
- OHEIMB, G. v., ELLENBERG, H., HEUVELDOP, J., KRIEBITZSCH, W.-U. (1999): Einfluss der Nutzung unterschiedlicher Waldökosysteme auf die Strauch- und Krautschicht unter besonderer Berücksichtigung von Aspekten des Naturschutzes und des Verbissdruckes durch Wild. – Mitt. Bundesforschungsanstalt Forst- u. Holzw. 195: 279–450.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGLINN, D., MINCHIN, P.R., O’HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H., SZOECES, E., WAGNER, H. (2019): vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5–6. (<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>)
- PAILLET, Y., BERGÈS, L., HJÄLTÉN, J., ÓDOR, P., AVON, C., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BIJLSMA, R.-J., DE BRUYN, L., FUHR, M., GRANDIN, U., KANKA, R., LUNDIN, L., LUQUE, S. MAGURA, R., MATESANZ, S., MÉZÁROS, I., SEBASTIÀ, M.-T., SCHMIDT, W., STANDOVÁR, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., UOTILA, A., VALLADARES, F., VELLAK, K., VIRTANEN, R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. – Conservation Biology 24: 101–112. (doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x)
- PAUTASSO, M., AAS, G., QUELOZ, K., HOLDENRIEDER, O. (2013): European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. – Biol. Conserv. 158: 37–49. (doi: 10.1016/j.biocon.2012.08.026)
- PICKETT, S.T.A., COLLINS, S.L., ARMESTO, J.J. (1987): Models, mechanisms and pathways of succession. – Bot. Rev. 53: 335–371.
- PICKETT, S.T.A., WHITE, P.S. (1985): The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics. – Academic Press Inc., San Diego, London.
- REIF, A., WALENTOWSKI, H. (2008): The assessment of naturalness and its role for nature conservation and forestry in Europe. – Waldökologie, Landschaftsforschung u. Naturschutz 6: 63–76.
- SANCZUK, P., VERHEYEN, K., LENOIR, J., ZELLWEGER, F., LEMBRECHTS, J.J., RODRIGUEZ-SANCHEZ, F., BAETEN, L., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., DE PAUW, K., VANGANSBEKE, P., PERRING, M.P., BERKI, I., BJORKMAN, A., BRUNET, J., CHUDOMELOVÁ, M., DE LOMBAERDE, E., DECOCQ, G., DIRNBÖCK, T., DURAK, T., GREISER, C., HÉDL, R., HEINKEN, T., JANDT, U., JAROSZEWICZ, B., KOPECKÝ, M., LANDUYT, D., MACEK, M., MÁLIŠ, F., NAAF, T., NAGEL, T.A., PETŘÍK, P., RECYŃSKA, K., SCHMIDT, W., STANDOVÁR, T., STAUDE, I., ŚWIERSKOSZ, K., TELEKI, B.,

- VANNESTE, T., VILD, O., WALLER, D., DE FRENNE, P. (2024): Unexpected westward range shifts in European forest plants links to nitrogen deposition. – *Science* 386: 193–198. (doi:10.1126/science.ado0878)
- SCHALL, P., HEINRICHS, S., AMMER, C., AYASSE, M., BOCH, S., BUSCOT, F., FISCHER, M., GOLDMANN, K., OVERMANN, J., SCHULZE, E.-D., SIKORSKI, J., WEISSER, W.W., WUBET, T., GOSSNER, M.M. (2020): Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? – *J. Appl. Ecol.* 57: 1363–1375. (doi: 10.1111/1365-2664.13635)
- SCHMIDT, M. (2010): Nationalpark Kellerwald-Edersee – Wie naturnah und artenreich ist die Waldvegetation? – *AFZ-DerWald* 17/2010: 10–12.
- SCHMIDT, M. (2013): Vegetationsentwicklung in Buchenwäldern nach Aufgabe der forstlichen Nutzung. – *AFZ-DerWald* 24/2013: 14–15.
- SCHMIDT, M., BEDARFF, U., MEYER, P. (2018): Einfluss von Störungen auf die Vegetation von Buchenwäldern. – *AFZ-Der Wald* 20/2018: 20–22.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U., EWALD, J. (2011): Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. – *BfN-Skripten* 299: 1–111.
- SCHMIDT, M., SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – *Forstarchiv* 78: 205–214.
- SCHMIDT, W. (2002): Die Naturschutzgebiete Hainholz und Staufenberg am Harzrand – Sukzessionsforschung in Buchenwäldern ohne Bewirtschaftung (Exkursion E) – *Tuexenia* 22: 151–214.
- SCHMIDT, W. (2012): Wie naturnah sind Naturwaldreservate? Neophyten und Therophyten als geobotanische Indikatoren. – *Forstarchiv* 83: 93–108.
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S. (2012): 13 Jahre nach dem Sturm – Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen). – *Hercynia N.F.* 45: 81–110.
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S. (2015): Umwelt- und Nutzungswandel im Kalkbuchenwald (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – *Hercynia N.F.* 48: 21–50.
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S. (2016): Struktur und Artenreichtum der Vegetation in Naturwaldreservaten von Rheinland-Pfalz – Einfluss von Schalenwild und früherer Bewirtschaftung. – *Forstarchiv* 87: 182–193. (doi: 10.4432/0300-4112-87182)
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S. (2024): Buchenwälder ohne Bewirtschaftung, aber mit Störungen – Wie reagiert die Gefäßpflanzenflora? – *Floristische Rundbriefe* 57/58 (im Druck).
- SCHMIDT, W., LORENZ, K. (Manuskript): Vegetationsdynamik nach Windwurf und Nutzungsverzicht – Ungestörte Sukzession im Naturwald Hainholz in der Gipskarstlandschaft im südwestlichen Harzvorland.
- SCHÖNFELDER, P. (1978): Vegetationsverhältnisse auf Gips im südwestlichen Harzvorland – Eine vergleichende Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung der Naturschutzprobleme. – *Naturschutz u. Landschaftspflege in Nds.* 8: 1–110.
- SCHULZE, E.-D., AAS, G., GRIMM, G.W., GOSSNER, M.M., WALENTOWSKI, H., AMMER, C., KÜHN, I., BOURLAND, O., VON GADOW, K. (2016): A review on plant diversity and forest management of European beech forests. – *Eur. J. Forest Res.* 135: 51–67. (doi: 10.1007/s10342-015-0922-y)

- SMART, S.M., ELLISON, A.M., BUNCE, R.G.H., MARRS, R.H., KIRBY, K.J., KIMBERLEY, A., SCOTT, A.W., FOSTER, D.R. (2014): Quantifying the impact of an extreme climate event on species diversity in fragmented temperate forests: the effect of the October 1987 storm on British broadleaved woodlands. – *J. Ecol.* 102: 1273–1287. (doi: 10.1111/1365-2745.12291)
- STEINACKER, C., ENGEL, F., MEYER, P. (2023): Natürliche Waldentwicklung in Deutschland: auf dem Weg zum „5 %-Ziel“ der Nationalen Biodiversitätsstrategie. – *Natur u. Landschaft* 98: 545–552.
- STEWART-OATEN, A., BENCE, J.R. (2001): Temporal and spatial variation in environmental impact assessment. – *Ecol. Monogr.* 71: 305–339.
- STEVENS, J.T., SAFFORD, H.D., HARRISON, S., LATIMER, A.M. (2015): Forest disturbance accelerates thermophilization of understory plant communities. *J. Ecol.* 103: 1253–1263. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12426>.
- THOMAS, A., MRÖTZEK, R., SCHMIDT, W. (1995): Biomonitoring in Buchenwäldern. Aufgaben, Methoden und Organisation eines koordinierten Biomonitoringsystems in naturnahen Waldökosystemen der Bundesrepublik Deutschland. – *Angew. Landschaftsökol.* 6: 1–150.
- UNKRIG, W., MENCH, A., KAHLE, M. (1999): Waldkundliche Auswertung terrestrisch aufgenommener Probekreise im Rahmen des Untersuchungsauftrages „Sukzession auf Windwurfflächen im Naturschutzgroßprojekt Gipskarstlandschaft Hainholz“. – Abschlußbericht Inst. f. Forsteinrichtung u. Ertragskunde Univ. Göttingen: 15 S.
- VERHEYEN, C., BAETEN, L., DE FRENNE, P., BERNHARDT-RÖRMERMANN, 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. (doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01928.x)
- VILD, O., CHUDOMELOVÁ, M., MACEK, M., KOPECKÝ, M., PRACH, J., PETŘÍK, P., HALAS, P., JUŘÍČEK, M., SMYČKOVÁ, M., ŠEBESTA, J., VOJÍK, M., HÉDL, R. (2024): Long-term shift toward shady and nutrient-rich habitats in Central European temperate forests. *New Phytol.* 242: 1018–1028. <https://doi.org/10.1111/nph.19587>.
- WALENTOWSKI, H., BUHLER, H., BERGMEIER, E., BLASCHKE, M., FINKELDEY, R., GOSSNER, M.M., LITT, T., MÜLLER-KROEHLING, S., PHILIPPI, G., POP, V.V., REIF, A., SCHULZE, E.-D., STRÄTZ, C., WIRTH, V. (2010): Sind die deutschen Waldnaturschutzkonzepte adäquat für die Erhaltung der buchenwaldtypischen Flora und Fauna? Eine kritische Bewertung basierend auf die Herkunft der Waldarten des mitteleuropäischen Tief- und Hügellandes. – *Forstarchiv* 81: 195–217. (doi: 10.2376/0300-4112-81-195)
- WALENTOWSKI, H. (2011): Sowohl bewirtschaftete als auch unbewirtschaftete Wälder nötig. – *AFZ-DerWald* 22/2011: 25–27.
- WHITE, P.S., JENTSCH, A. (2001): The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. – *Progress in Botany* 62: 399–450.
- ZELLWEGER, F., COOMES, D., LENOIR, J., DEPAUW, L., MAES, S.L., WULF, M., KIRBY, K., BRUNET, J., KOPECKÝ, M., MALIS, F., SCHMIDT, W., HEINRICH, S., DEN OUDEN, J., JAROSZEWICZ, B., BUYSE, G., SPICHER, F., VERHEYEN, K., DE FRENNE, P. (2019): Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. – *Global Ecology and Biogeography* 28: 1774–1786. (doi: 10.1111/geb.12991)

ZOLLNER, A., MÜLLER-KROEHLING, S. & KUDERNATSCH, T. (2019): Wälder und ihre Biodiversität. Wie die Vielfalt unserer Wälder langfristig erhalten werden kann. – LWF aktuell 3: 6–12.

*Manuskript angenommen:*

Anschrift der Verfasser:

Prof. i.R. Dr. Wolfgang Schmidt (e-mail: [wschmid1@gwdg.de](mailto:wschmid1@gwdg.de))

Orcid iD: <https://orcid.org/0000-0001-5356-4684>

Abt. Waldbau und Waldökologie der Gemäßigten Zonen

Georg-August-Universität Göttingen

Büsgenweg 1

D-37077 Göttingen

Katja Lorenz (e-mail: [Katja.Lorenz@nw-fva.de](mailto:Katja.Lorenz@nw-fva.de))

Abteilung Waldnaturschutz

Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt

Prof.-Oelkers-Str. 6

D-34346 Hann. Münden