

Veränderungen der Waldvegetation im Elbe-Havelwinkel von 1960 bis 2015

Vegetation change in the forests between the Elbe and Havel rivers (NE Germany) from 1960 to 2015

Kerstin Günther^{1,2}, Marcus Schmidt³ , Heinz Quitt⁴ & Thilo Heinken^{1,*} 

¹Lehrinheit Allgemeine Botanik, Institut für Biochemie und Biologie, Universität Potsdam,
Maulbeerallee 3, 14469 Potsdam, Deutschland;

²Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei, Abt. Experimentelle Limnologie,
Alte Fischerhütte 2, 16775 Stechlin OT Neuglobsow, Deutschland;

³Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Abteilung Waldnaturschutz, Sachgebiet Arten- und
Biotopschutz, Professor-Oelkers-Str. 6, 34346 Hann. Münden, Deutschland;

⁴Am Lustgarten 38, 38855 Wernigerode, Deutschland

*Korrespondierender Autor, E-Mail: heinken@uni-potsdam.de

Zusammenfassung

Waldökosysteme unterliegen vielfältigen Einflüssen wie forstlicher Bewirtschaftung, Stickstoffdeposition, Veränderung des Grundwasserspiegels oder der Einwanderung invasiver Arten. Die Wiederholung historischer Vegetationsaufnahmen ist ein wichtiges Mittel, um Veränderungen der Pflanzengesellschaften zu dokumentieren und mögliche Hauptursachen (Treiber) zu bestimmen. Wir haben 2015 den Vegetationswandel auf 140 semi-permanenten Plots in Wirtschaftswäldern der Elbtalniederung im Nordostdeutschen Tiefland (Sachsen-Anhalt, Brandenburg) untersucht. Die Erstaufnahme erfolgte von 1956 bis 1963. Die Vegetationsaufnahmen decken ein fast einzigartig breites Spektrum unterschiedlicher Waldstandorte ab, das von Feuchtwäldern (Au-, Bruch- und Moorwäldern des *Alnion incanae*, *Alnion glutinosae* und *Betulion pubescentis*) über bodensaure Eichen-Mischwälder (*Quercion roboris*) bis hin zu bodensauren, meist trockenen Kiefernwäldern mit unterschiedlicher Nährstoffausstattung (*Dicrano-Pinion*) reicht.

Die Veränderungen der Vegetation haben wir mit Hilfe von Bestandesdaten, Gewinner- und Verliererarten, der α - und β -Diversität sowie der Ellenberg-Zeigerwerte für Stickstoff, Reaktion, Feuchte und Licht analysiert. Dabei wurden, anders als in den meisten bisherigen Wiederholungsuntersuchungen, auch Flächen berücksichtigt, auf denen bis zur Zweitaufnahme ein vollständiger Bestandeswechsel stattgefunden hatte.

Insbesondere in den Feuchtwäldern und den bodensauren Wäldern mit mäßig guter Nährstoffversorgung sind Wechsel der Hauptbaumarten zu verzeichnen; außerdem wurden viele Kiefernbestände zwischenzeitlich neu begründet. Die Artenzahl hat insgesamt und in fast allen Waldtypen abgenommen, die β -Diversität ist jedoch unverändert geblieben bzw. hat sich erhöht. Die Zeigerwerte deuten auf eine Abnahme der Bodenfeuchte in den Au-, Bruch-, und Moorwäldern hin, während insbesondere die bodensauren Kiefernwälder dunkler, nährstoffreicher und feuchter geworden sind. Die Anzahl der Verlierer-Arten ist mehr als doppelt so hoch wie die der Gewinner-Arten, jedoch mit unterschiedlicher Entwicklung in den einzelnen Waldtypen. Insbesondere die nassen und feuchten Wälder, die bodensauren Eichen-Mischwälder und die Flechten-Kiefernwälder haben die meisten ihrer charakteristischen Arten verloren.

Veränderungen der Vegetation in den Feuchtwäldern gehen v. a. auf lokal gesunkene Grundwasserspiegel und eine dadurch gestiegene Nährstoffverfügbarkeit zurück; die Artenzusammensetzung der Auwälder wurde zudem sehr stark durch forstliche Eingriffe beeinflusst. Ursachen für den Trend zu feuchteren und nährstoffreicheren Bedingungen in ehemals trockenen bodensauren Kiefern- und Eichenwäldern sind Stickstoffeinträge sowie eine Sukzession nach Aufgabe historischer Waldnutzungsformen (Streunutzung, Waldweide). Obwohl sich die einzelnen Waldtypen unterschiedlich entwickelt haben, sind Eutrophierung, sinkende Grundwasserspiegel und Waldbaumaßnahmen insgesamt die wichtigsten Ursachen für die beobachteten Vegetationsveränderungen. Forstliche Eingriffe wie Kahlschlag und Bestandesumbau mit Baumartenwechsel sind zugleich die Hauptursache dafür, dass es trotz Nivellierung des Standortgradienten, gemessen an der β -Diversität, nicht zu einer Homogenisierung der Vegetation gekommen ist.

Abstract

Forest ecosystems are subject to a variety of influences such as forest management, nitrogen deposition, changes in the groundwater level or the immigration of invasive species. The repetition of historical relevés is an important means of documenting the resulting changes in plant communities and determining their main drivers. In 2015, we examined the vegetation change in 140 semi-permanent plots in managed forests in the Elbe valley in the NE German lowlands (Saxony-Anhalt, Brandenburg). The first survey took place from 1956 to 1963. The relevés cover an almost uniquely broad spectrum of different site conditions, ranging from wet forests (alluvial, swamp and bog forests of *Alnion incanae*, *Alnion glutinosae* and *Betulion pubescentis*) to acidic mixed oak forests (*Quercion roboris*) up to acidic, mostly dry pine forests with different nutrient status (*Dicrano-Pinion*).

We analyzed the changes in the vegetation with the help of forest stand data, winner and loser species, α - and β -diversity as well as the Ellenberg indicator values for nitrogen, reaction, moisture and light. In contrast to previous resurvey studies, areas were also taken into account on which a complete change of forest stand had taken place before the second survey.

Particularly in the wet forests and acidic forests with a moderately good nutrient supply, changes in the main tree species have been recorded, and many pine stands have been newly established in the meantime. The species richness has decreased overall and in almost all forest types, but the β -diversity has remained unchanged or has increased. The Ellenberg values indicate a decrease in soil moisture in the wet forests, while the acidic pine forests in particular have become darker, richer in nutrients and more humid. The number of loser species is more than twice as high as that of the winner species, but with different developments in the individual forest types. In particular, the wet forests, the acidic mixed oak forests and the lichen-pine forests have lost most of their characteristic species.

The resurvey after more than 50 years shows a different development of the individual forest types. Vegetation changes in the wet forests are mainly due to local groundwater level drawdown and the resulting increased availability of nutrients. The alluvial forests were also strongly influenced by forest interventions. The reasons for the trend towards more humid and more nutrient-rich conditions in formerly dry acidic pine and oak forests are nitrogen depositions and a succession after the abandonment of historical forms of forest use (litter raking, forest pasture). Although the individual forest types have developed differently, eutrophication, falling groundwater levels and silviculture are the most important causes for the changes in vegetation. Silvicultural interventions such as clear cutting and stand conversion with a change of tree species are at the same time the main reason why the vegetation has not been homogenized despite the leveling of the site gradient as measured by the β -diversity.

Keywords: environmental gradient, eutrophication, falling groundwater level, homogenisation, phyto-diversity, silviculture, vegetation change

1. Einleitung

Die Vegetation Mitteleuropas galt in der Pflanzensoziologie lange als etwas weitgehend Feststehendes, das auf der Grundlage von Vegetationsaufnahmen mit einem hierarchischen System von Pflanzengesellschaften beschrieben werden kann (ELLENBERG 1996). Nachdem über „unechte Zeitreihen“ zunächst häufig aus dem räumlichen Nebeneinander verschiedener Vegetationstypen auf deren zeitliche Abfolge geschlossen wurde („space-for-time substitution“), fand ab den 1970er Jahren die Analyse von Vegetationsveränderungen auf der Grundlage von Wiederholungsaufnahmen verstärkt Anwendung (SCHMIDT 1974, DIERSCHKE 1994). In Wäldern rückte der Vergleich historischer und aktueller Vegetationsaufnahmen seit den 1980er Jahren mit der Diskussion um das „Waldsterben“ in den Vordergrund (SCHMIDT 1999). Vor diesem Hintergrund sah ELLENBERG (1996) die Dauerflächenbeobachtung als wichtigste Gegenwartsaufgabe der Vegetationsökologie. Die gezielte Anlage markierter Dauerbeobachtungsflächen in Wäldern erfolgte in Deutschland in größerem Umfang im Rahmen des intensiven europäischen Umweltmonitorings ab 1986 (SCHULZE et al. 2000). In der Naturwaldforschung, deren Methoden heute auch in zahlreichen Großschutzgebieten (Nationalparke, Biosphärenreservate) Anwendung finden (z. B. SCHMIEDEL et al. 2019), wurden kurze Zeit später ebenfalls Konzepte entwickelt, mit denen die Vegetation unbewirtschafteter und bewirtschafteter Wälder im Rahmen eines Dauerflächenmonitorings vergleichend erfasst werden kann (SCHMIDT & SCHMIDT 2007). Vor den 1980er Jahren angelegte Dauerbeobachtungsflächen in Wäldern sind hingegen sehr selten (SCHMIDT 1999).

Um dennoch belastbare Aussagen über den unübersehbaren Vegetationswandel treffen zu können, der in den letzten Jahrzehnten in den mitteleuropäischen Wäldern stattgefunden hat (LEUSCHNER & ELLENBERG 2017), wurden in jüngerer Zeit verstärkt lokale oder regionale vegetationskundliche Untersuchungen nach mehreren Jahrzehnten wiederholt, auch wenn die ihnen zugrundeliegenden Erstaufnahmen nicht fest vermarktet worden waren. Dabei konnte häufig mit „quasipermanenten Plots“ gearbeitet werden, die über Karteneintragungen relativ genau wiederauffindbar waren (z. B. HEINRICHS et al. 2014). Selbst mit nur grob relokalisierbaren Aufnahmen ließen sich Ergebnisse erzielen, die sich in ihrer Aussagekraft von denen punktgenauer Wiederholungen nicht nennenswert unterscheiden (KOPECKÝ & MACEK 2015, DITTMANN et al. 2018).

Die meisten in diesen Wiederholungsuntersuchungen beschriebenen Trends (Abnahme von lichtliebenden Arten und Magerkeitszeigern, Zunahme von Stickstoffzeigern u. a.) lassen sich auf folgende Treiber zurückführen:

- Bewirtschaftungsänderungen: Hierzu gehört insbesondere die Aufgabe historischer Waldnutzungsformen (Nieder- und Mittelwald, Waldweide und Streunutzung). Aber auch veränderte Holzerntetechniken (Maschineneinsatz) oder verschiedene Waldumbaumaßnahmen haben starken Einfluss auf die Änderung der Artenzusammensetzung der Wälder (LEUSCHNER & ELLENBERG 2017, PETZOLD et al. 2018).
- Stickstoff-Einträge: Auch wenn die hauptsächlich durch Landwirtschaft, Industrie und Straßenverkehr induzierte Stickstoff-Belastung der Waldökosysteme in jüngerer Zeit leicht rückläufig ist (SCHAAP et al. 2018), konnte eine Unterschreitung der ökologischen Belastungsgrenzen („critical loads“) bis 2020 als Zielstellung der Nationalen Biodiversitätsstrategie (BMU 2007) nicht erreicht werden.
- Klimawandel: Veränderungen des Temperatur- und Niederschlagsregimes wirken sich bereits spürbar auf die Waldbestände aus (DE FRENNE et al. 2013, DIETZ et al. 2020). Insbesondere die beiden aufeinander folgenden Trockensommer 2018 und 2019 in Kombina-

tion mit vorausgegangenen Sturmereignissen haben zu großen Störungsflächen geführt (SCHULDT et al. 2020), und regional haben Waldbrände zugenommen (BLE 2020).

- Gestiegener Schalenwildeinfluss: Der seit den 1930er Jahren dokumentierte starke Anstieg der Schalenwildpopulationen (AMMER et al. 2010) hält bundesweit weiter an (www.jagdverband.de). Ein Einfluss der Schalenwildichte auf Diversitätsänderungen in Wäldern ist z. B. durch BERNHARDT-RÖMERMANN et al. (2015) sowie DÖLLE et al. (2016) belegt.
- Ausbreitung invasiver Arten: Gebietsfremde Arten gewinnen auch in Wäldern an Bedeutung (BERG et al. 2017). Dabei können großflächige Störungen durch Stürme und Schadorganismen, aber auch forstliche Maßnahmen (z. B. aktiver Waldumbau, Holzernte, Bodenschutzkalkung) beschleunigend wirken (THORN & SEIDL 2016).

Die beschriebenen Trends und ihre Auswirkungen auf die Waldvegetation sind inzwischen für das norddeutsche Tiefland durch die Untersuchungen von NAAF & WULF (2010), REINECKE et al. (2011, 2014), NAAF & KOLK (2016), KÜHN & HEINKEN (2017), DITTMANN et al. (2018), PETZOLD et al. (2018) sowie HEINKEN (2019) und STRUBELT et al. (2019) sehr gut belegt. Dennoch gibt es hier nur wenige Wiederholungsstudien, die größere Naturräume und ein breites Spektrum von Waldstandorten abdecken. Diese Möglichkeit eröffnete sich für die Wälder des Elbe-Havelwinkels, die von Heinz Quitt ab 1956 vegetationskundlich bearbeitet wurden.

Heinz Quitt (*1928) studierte bis 1953 an der Forstwirtschaftlichen Fakultät der Humboldt-Universität zu Berlin in Eberswalde. Großen Einfluss auf seinen weiteren Werdegang hatte dort der Vegetationskundler Prof. Dr. Alexis Scamoni (1911–1993). Nach Abschluss seines Studiums arbeitete Heinz Quitt mehrere Jahre in Genthin. In dieser Zeit konnte er zwischen 1956 und 1963 Vegetationsaufnahmen in verschiedensten, forstlich genutzten Waldtypen des Elbe-Havelwinkels durchführen. Da Heinz Quitt ab 1963 nach Wernigerode ging, unterblieb eine Veröffentlichung dieser Daten.

Die Vegetationsdaten decken innerhalb des untersuchten Landschaftsausschnitts einen Standortsgradienten von nass bis trocken und von nährstoffreich bis -arm ab. Sie umfassen dabei, ähnlich wie im südlich anschließenden Forst Magdeburgerforth (DITTMANN et al. 2018), Feucht- und Bruchwälder, Birken-Eichenwälder sowie verschiedene Typen von Sand-Kiefernwäldern. Damit ist neben der Erfassung der qualitativen und quantitativen Veränderungen der Vegetationszusammensetzung auch eine Analyse der Veränderungen entlang von Standortsgradienten möglich.

Alle Bestände wurden vom Zeitpunkt der Ersterfassung bis in die Gegenwart bewirtschaftet. Zum Teil fanden im Zeitraum von im Mittel 55 Jahren zwischen der Erst- und Zweituntersuchung (2015) Bestandeswechsel und -neubegründungen statt, deren Anteil an den Vegetationsveränderungen hier näher betrachtet werden kann. Solche forstlich bedingten Veränderungen wurden nach unserer Kenntnis bisher nicht mit Wiederholungsuntersuchungen dargestellt.

In unserer Studie sollen die folgenden Fragen untersucht und insbesondere auch im Zusammenhang mit den forstlichen Eingriffen diskutiert werden: (1) Welche generellen Trends der Bestandes- und Vegetationsentwicklung sind in den Wäldern des Elbe-Havelwinkels zu erkennen? (2) Welche Unterschiede in den Entwicklungstrends gibt es zwischen den untersuchten Waldtypen? (3) Welche Treiber der Vegetationsveränderungen können identifiziert werden?

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (UG) liegt im Nordostdeutschen Tiefland und hier im östlichen Sachsen-Anhalt sowie im westlichen Brandenburg. Von Nord nach Süd erstreckt sich das UG (52,327°–52,808° N; 11,907–12,308° E) über ca. 50 km, von West nach Ost über maximal 30 km. Fast alle Aufnahmeflächen liegen in den waldökologischen Naturräumen Schollener Platte, Elbe-Havelwinkel-Niederung sowie Premnitzer Talsand und Platten (Abb. 1). Es handelt sich dabei um den Abschnitt des Elbtals zwischen dem Durchbruch der Elbe durch den Südlichen Landrücken (Fläming) und dem Unterlauf der Havel.

In diesem durch die Eiszeiten geformten Teil des Elbtals mündeten die Urströme der Weichselvereisung, deren Wasser zur Nordsee abfloss. Die Elbe hat hier im Spätglazial und Altholozän ihren glazialen Talboden tief zerschnitten und diesen später durch die Akkumulation von 10 bis 12 m mächtigen Kiesen, Sanden und zuletzt ein bis zwei Meter mächtigen Auelehmen wieder aufgefüllt. Wiederholte Durchbrüche der Elbe zur Havel haben die Talsandflächen segmentiert und so ein Mosaik von jungen, schlickbedeckten Auen, ebenen, mit Dünen besetzten Talsandflächen sowie unterschiedlich großen Diluvialinseln geschaffen (MEYNEN et al. 1961). Aus dieser, an den tiefsten Stellen 25 m ü. NN gelegenen Landschaft ragt als markante Diluvialinsel die Schollener Platte heraus, die vorwiegend aus glazifluvialen Bildungen der Saale-Kaltzeit besteht und von N nach SE von einer im Norden bis 110 m hohen Endmoräne durchzogen wird.

Klimatisch ist das UG subkontinental beeinflusst. Die mittleren Jahresniederschläge betragen 490 bis 550 mm; die mittlere Jahresdurchschnittstemperatur liegt bei 8,6–8,8 °C mit Jahresschwankungen von 17,9–18,3 °C (Daten der klimatischen Normalperiode 1961–1990). Aufgrund der geringen Niederschläge kann es auf Standorten ohne Grundwasseranschluss während der Vegetationsperiode zu Engpässen bei der Wasserversorgung kommen (GAUER & ALDINGER 2005).

Das UG weist einen Waldanteil von 31 % auf und liegt damit in der gleichen Größenordnung wie der Bundesdurchschnitt. Mit einem Anteil von 91,5 % dominieren Nadelwälder. Laub- und Laub-/Nadel-Mischwälder erreichen Anteile von 5,4 % bzw. 3,1 %. Knapp die Hälfte (48 %) der heutigen Wälder besteht seit mehreren hundert Jahren und kann somit als historisch alter Waldstandort gelten (berechnet nach Daten von GLASER & HAUKE 2004). Dabei überwiegt der Anteil alter Waldstandorte in den Naturräumen Elbe-Havelwinkel-Niederung sowie Premnitzer Talsand und Platten, während auf der Schollener Platte und in der Magdeburg-Wittenberger Elbaue jüngere Aufforstungen dominieren.

3. Methoden

3.1 Datengrundlage

Die Grundlage der Untersuchung bilden die 1956 bis 1963 (nachfolgend auch „um 1960“) von Heinz Quitt durchgeführten Vegetationsaufnahmen. Die Lage der Aufnahmeflächen (Plots) war bei der Erstaufnahme punktgenau auf topografischen Karten im Maßstab 1:25.000 vermerkt worden. Die Aufnahmebögen sind mit Lagebeschreibungen, meist auch mit Zusatzinformationen und Fotos versehen. Zur Relokalisation wurden die historischen topografischen Karten im Geoinformationssystem QGIS (QGIS DEVELOPMENT TEAM 2015) georeferenziert und die Koordinaten der Plots berechnet. Von den ursprünglich 152 Vegetationsaufnahmen konnten so 2015 140 wiederholt werden; die übrigen waren nicht zugänglich.

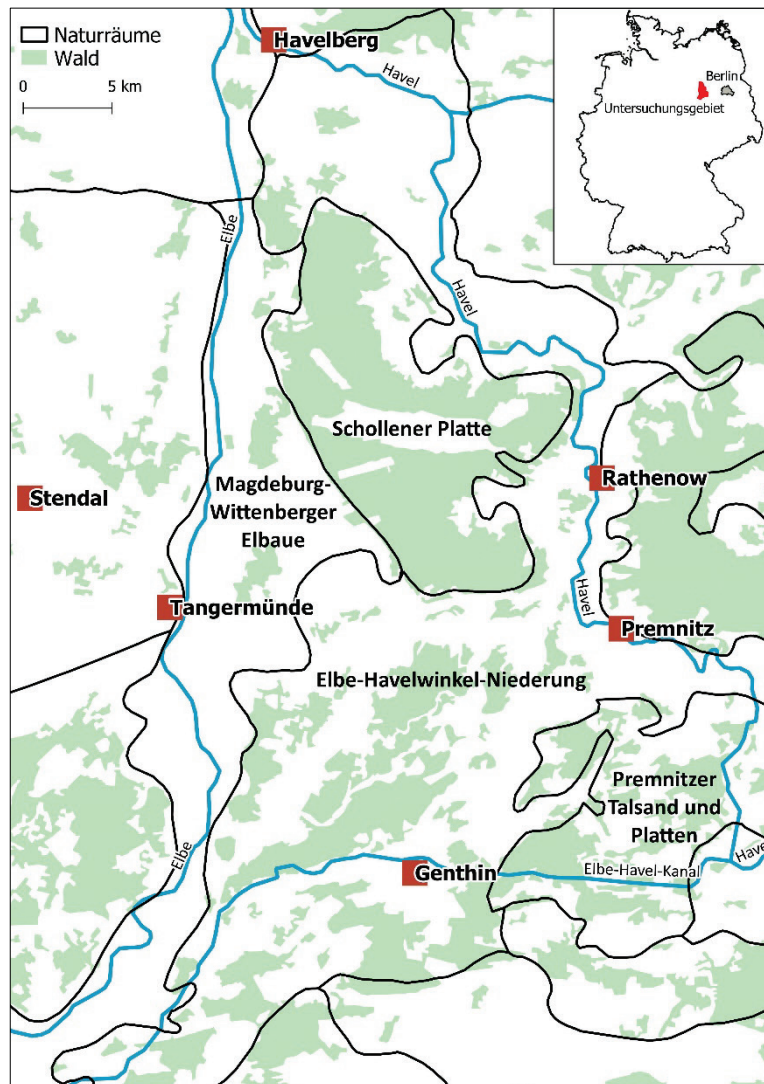


Abb. 1. Das Untersuchungsgebiet zwischen der Elbe und der unteren Havel. Waldökologische Naturräume nach GAUER & ALDINGER (2005).

Fig. 1. The study area between the Elbe and Havel rivers. Forest ecological regions according to GAUER & ALDINGER (2005).

Die Größe der Aufnahmeflächen betrug in der Regel 400 m²; auf feuchten und nassen Standorten oft nur 100 m², und entsprach derjenigen der Erstaufnahme. Die Deckungseinschätzung der einzelnen Arten erfolgte zu beiden Zeitpunkten nach der siebenstufigen Artmächtigkeitsskala von Braun-Blanquet (s. DIERSCHKE 1994). Es wurden erste und zweite Baumschicht, Strauch-, Kraut- und Mooschicht unterschieden. Die Altersangaben der Baumschicht (Hauptwirtschaftsbaumart) wurden den Angaben von Quitt entnommen und entsprechend fortgeschrieben. Wo ein Bestandeswechsel erkennbar war, wurde das aktuelle Bestandesalter anhand von Standortangaben, mittlerer Höhe und Brusthöhdurchmesser unter Zuhilfenahme von für das nordostdeutsche Tiefland gängiger Ertragstafeln (LANDESBETRIEB FORST BRANDENBURG 2004, LEMBCKE et al. 2000) geschätzt.

3.2 Aufbereitung der Daten

Um Bearbeitereffekte bei der Bestimmung und Erfassung der Pflanzenarten zu minimieren und dem teilweise nur vegetativen Vorkommen einiger Taxa Rechnung zu tragen, wurden einige Sippen zusammengefasst:

- *Crataegus laevigata*, *C. monogyna* und *C. x media*: *Crataegus laevigata et monogyna*
- *Dactylis glomerata* und *D. polygama*: *Dactylis glomerata* agg.
- *Dryopteris carthusiana* und *D. dilatata*: *Dryopteris carthusiana* agg.
- *Galeopsis bifida* und *G. tetrahit* (häufig nur vegetativ): *Galeopsis tetrahit* agg.
- *Hypnum cupressiforme* und *H. jutlandicum*: *Hypnum cupressiforme* agg. (in armen Kiefernwäldern wohl häufig *H. jutlandicum*)

Die Nomenklatur der Arten folgt mit Ausnahme der Brombeeren (*Rubus fruticosus* agg.) der taxonomischen Referenzliste für Botanische Funddatenbanken in Deutschland GermanSL (<https://germansl.infinitenature.org/> [Zugang am 24.03.2021]). Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften folgt, wenn nicht anders angegeben, BERGMEIER (2020).

Für die Ermittlung von Bestandeswechsellern wurde die Hauptbaumart anhand des Deckungsgrades in der Baumschicht für beide Untersuchungszeitpunkte ermittelt. Hatten zwei Baumarten den gleichen Deckungsgrad, war die Dominanz in der oberen Baumschicht ausschlaggebend.

3.3 Einteilung der Vegetationstypen

Um die Veränderungen der Vegetation in Abhängigkeit verschiedener Waldtypen zu analysieren, wurde eine Vegetationsgliederung auf Basis der Vegetationsaufnahmen von 1960 mit der Software JUICE 7.0 (TICHÝ 2002) vorgenommen. Dabei wurde zunächst mit Hilfe einer modifizierten Twinspan-Analyse auf Basis der Jaccard-Unähnlichkeit eine vorläufige Sortierung der historischen Vegetationsaufnahmen erreicht. Mit dieser Einteilung wurde unter Berücksichtigung aktueller pflanzensoziologischer Gliederungen (BERG et al. 2004 für Bruch- und Feuchtwälder, HÄRDTLE et al. 1997 für bodensaure Eichen-Mischwälder, HEINKEN 2008 für Kiefernwälder) manuell weitergearbeitet. Zur Differenzierung der Waldtypen wurden diagnostisch wichtige Arten auf Basis der Gesellschaftstreue (Fidelity) nach dem *Phi*-Koeffizienten auf dem 5 %-Signifikanzniveau ermittelt. Hierzu wurde ein Exakter Test nach Fisher auf Basis von Präsenz-Absenz-Daten im Vergleich mit allen anderen Gruppen gerechnet (CHYTRÝ et al. 2002). Als diagnostische Arten werden Arten mit *Phi*-Koeffizient über 0,25, signifikanter Gesellschaftstreue und mit einer minimalen Frequenz von über 20 % bezeichnet. Entsprechend wurden *Phi*-Koeffizienten auch für die zu den Waldtypen der Erstaufnahme gehörenden Vegetationsaufnahmen von 2015 ermittelt.

3.4 Statistik

Die Datenanalyse wurde mit dem Programmpaket R (R CORE TEAM 2019) durchgeführt. Die Daten wurden mit dem Shapiro-Wilk-Test auf Normalverteilung getestet. Aufgrund gepaarter Stichproben im Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen kamen vor allem der gepaarte t-Test (normalverteilte Daten) und der Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test (Daten nicht normalverteilt, kleines *n*) zur Anwendung. Für Analysen, die die Deckung der Arten mit einbeziehen, wurden die Werte der Braun-Blanquet-Skala in Anlehnung an VAN DER MAAREL (1979) in eine Ordinalskala umgewandelt (mit $r = 1; + = 2, 1 = 3, 2a = 3,5, 2 = 4, 2b = 4,5, 3 = 5, 4 = 6, 5 = 7$).

Zur Bestimmung der α -Diversität und ihrer Veränderung wurden die Gesamtartenzahl pro Plot sowie die Artenzahlen der einzelnen Vegetationsschichten analysiert. Die β -Diversität als Maß für den Unterschied in der Artenvielfalt zwischen verschiedenen, räumlich in einer Landschaft verteilten Lebensgemeinschaften wurde anhand des Morisita-Horn-Index (HORN 1966) für Abundanzdaten (vegdist, R-Paket vegan: OKSANEN et al. 2020) sowie des Lennon-Index (KOLEFF et al. 2003) für Frequenzdaten (designdist, R-Paket vegan: OKSANEN et al. 2020) berechnet. Beide Indizes reagieren

wenig sensitiv auf Unterschiede in der Größe der Aufnahme­fläche und auf das Vorhandensein von Arten mit sehr geringen Abundanzen und sind damit auch unempfindlich gegenüber methodischen Unterschieden verschiedener Bearbeiter (WOLDA 1981).

Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) für Licht (L), Bodenreaktion (R), Bodenfeuchte (F) und Boden-Stickstoff (N) wurden als gewichtete arithmetische Mittel der transformierten Deckungsgradskala berechnet und ihre Veränderungen dargestellt. Für die Moose wurden die Zeigerwerte nach HILL et al. (2007) verwendet, da hier aufgrund der Skala eine bessere Vergleichbarkeit mit den Feuchtezeigerwerten der Gefäßpflanzen besteht und bei ELLENBERG et al. (2001) keine Stickstoffzahl für Moose angegeben ist. Die Baum- und Strauchschicht wurde nicht in die Berechnung der Zeigerwerte einbezogen, da ihre Artenzusammensetzung i. d. R. stark waldbaulich geprägt ist.

Für die Analyse der **Gewinner- und Verlierer-Arten** wurden nur Arten verwendet, die in mindestens fünf Erst- oder Wiederholungsaufnahmen vorkamen. Als Gewinner gelten Arten, deren Abundanz oder Frequenz signifikant zugenommen, als Verlierer-Arten solche, deren Abundanz oder Frequenz signifikant abgenommen hat. Sonderfälle beider Kategorien sind „Einwanderer“ und „Abwesende“, die bei der Erst- bzw. Zweitaufnahme vollständig fehlten. Signifikante Veränderungen in der Frequenz wurden mit Hilfe des Exakten Tests nach Fisher ermittelt. Für signifikante Unterschiede im Deckungsgrad wurde der Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test verwendet.

4. Ergebnisse

4.1 Waldtypen zum Zeitpunkt der Erstuntersuchung

Die um 1960 erstellten Vegetationsaufnahmen lassen sich acht Waldtypen zuordnen (s. Beilage S1, Vegetationsaufnahmen s. Anhang E1–E2). Dies sind vier von Laubholz dominierte Waldtypen auf nassen (grundwasserbeeinflussten organischen und mineralischen) bis frischen (grundwasserfernen) Standorten sowie vier von Nadelholz (*Pinus sylvestris*) dominierte Typen, die auf frischen bis trockenen, grundwasserfernen Sandstandorten vorkommen. Rund zwei Drittel der Aufnahme­flächen befinden sich auf historisch alten Waldstandorten, gut ein Drittel auf ehemaligen Acker- oder Heideflächen. In den meisten Waldtypen gibt es ähnlich hohe Anteile historisch alter und junger Waldstandorte; nur in den beiden Feuchtwaldtypen waren fast alle Plots mindestens seit dem 18. Jahrhundert durchgängig Wald.

Die 12 Vegetationsaufnahmen des *Carici elongatae-Alnetum glutinosae* Schwickerath 1933 (*Alnion glutinosae* Malcuit 1929, Sp. 1) waren um 1960 in der Baum- und Strauchschicht von *Alnus glutinosa* dominiert. Daneben traten auch *Betula pubescens* und *Fraxinus excelsior* auf. Zu den zahlreichen Kenn- und Trennarten der Erlen-Bruchwälder in der Kraut- und Moos­schicht gehörten *Carex acutiformis*, *C. elongata*, *Cirsium palustre*, *Galium palustre*, *Hylocomium splendens*, *Iris pseudacorus*, *Lycopus europaeus*, *Peucedanum palustre* und *Thelypteris palustris*; auch *Anemone nemorosa* war häufig. Mit dem *Alnion incanae* (s. u.) hatte das *Carici-Alnetum* mit *Deschampsia cespitosa*, *Humulus lupulus*, *Lysimachia vulgaris*, *Mnium hornum*, *Plagiomnium undulatum*, *Rubus idaeus* und *Urtica dioica* zahlreiche Arten gemeinsam. Die Aufnahme­flächen konzentrieren sich am Südwestrand der Scholener Platte und im Südwesten des UG (Abb. 2a), häufig in ehemaligen Elbdurchbrüchen.

Die ebenfalls durch 12 Vegetationsaufnahmen belegten Feuchtwälder des *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928 (Sp. 2) waren um 1960 in der Baumschicht durch *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* und/oder *Quercus robur* geprägt. In der artenreichen Strauchschicht waren *Crataegus* spp. und *Sambucus nigra* kennzeichnend, in der Kraut- und Moos­schicht *Atrichum undulatum*, *Galium aparine*, *Lysimachia nummularia*, *Milium effusum*,

Rubus fruticosus agg. und *Stachys sylvatica*. Die Aufnahme­flächen der in ihrer Arten­zusammensetzung relativ heterogenen Bestände liegen häufig jenen des *Carici-Alnetum* benachbart, außerdem am Nordrand der Schollener Platte (Abb. 2b).

Im nassen und stark nährstofflimitierten ***Betulion pubescentis*** Lohmeyer et Tx. ex Oberd. 1957 (Sp. 3) fehlte zum Zeitpunkt der Erstaufnahme nach einer 1945–1948 durchgeführten Hiebsmaßnahme auf drei von fünf Flächen die zuvor von *Pinus sylvestris* geprägte Baumschicht; auf den beiden anderen wurde sie von *Betula pubescens* und *Quercus robur* aufgebaut. In der Strauchschicht trat *Frangula alnus* auf. Kennzeichnende Arten der Kraut- und Moos­schicht waren *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Potentilla erecta*, *Molinia caerulea* und *Sphagnum* sp. Beide Gebiete mit Beständen des *Betulion pubescentis* liegen in abflusslosen Senken im Zentrum des UG (Abb. 2a).

Das ***Betulo-Quercetum*** Tx. 1930 nom. inv. (*Quercion roboris* Malcuit 1929, 11 Vegetationsaufnahmen, Sp. 4) war um 1960 in der Baumschicht von *Quercus robur* dominiert. Kenn- und Trennarten waren *Hieracium laevigatum* und *Melampyrum pratense*. Weitere häufige Arten im Unterwuchs waren *Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Dryopteris carthusiana* agg., *Festuca ovina* agg., *Frangula alnus*, *Holcus mollis*, *Hypericum perforatum*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum*, *Quercus robur*, *Pseudoscleropodium purum* und *Sorbus aucuparia*, die zumeist auch in den ebenfalls grundwasserferne Standorte besiedelnden Kiefernwäldern weit verbreitet waren. Aufnahme­flächen des *Betulo-Quercetum* verteilen sich über fast das gesamte UG, fehlen aber im nördlichen Teil der Schollener Platte (Abb. 2b).

Die folgenden vier in der Baumschicht von *Pinus sylvestris* dominierten Waldtypen gehörten zu den Sand-Kiefernwäldern des *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962. Mit *Betula pendula*, *Calluna vulgaris*, *Carex arenaria*, *C. pilulifera*, *Deschampsia flexuosa*, *Dicranum polysetum*, *Festuca ovina* agg., *Hypnum cupressiforme*, *Leucobryum glaucum*, *Pinus sylvestris*, *Pleurozium schreberi* und *Quercus robur* wiesen sie zahlreiche gemeinsame Arten auf.

Als einziger Kiefernwaldtyp war die ***Deschampsia-Pinus-Gesellschaft*** (43 Vegetationsaufnahmen, Sp. 5) um 1960 durch eine Strauchschicht gekennzeichnet, meist aus *Betula pendula* und/oder *Frangula alnus*. Wichtigste Trennarten gegenüber den übrigen *Dicrano-Pinion*-Gesellschaften waren *Calamagrostis epigejos*, *Dryopteris carthusiana* agg., *Epilobium angustifolium*, *Holcus mollis*, *Rubus idaeus* und *Pseudoscleropodium purum*. Aufnahme­flächen der Gesellschaft sind – zumeist in den ausgedehnten Kiefernforsten der Diluvialinseln – im gesamten UG verteilt (Abb. 2c).

Mit dem durch 42 Vegetationsaufnahmen belegten ***Leucobryo-Pinetum*** W. Matuszkiewicz 1962 (Sp. 6) hatte die *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft um 1960 gemeinsame Arten der Kraut- und Moos­schicht, die gegen das *Cladonio-Pinetum* trennen, u. a. *Pleurozium schreberi* und *Rumex acetosella*. Umgekehrt grenzten z. B. *Calluna vulgaris* und *Dicranum polysetum* die beiden anderen Waldtypen des *Dicrano-Pinion* gegen die *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft ab (vgl. HEINKEN 2008). Die Aufnahme­flächen sind ähnlich denen der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft im UG verteilt (Abb. 2d).

Gut durch eigene diagnostische Arten gekennzeichnet waren die Flechten-Kiefernwälder des ***Cladonio-Pinetum*** Juraszek 1927 (13 Vegetationsaufnahmen, Sp. 7). Zu diesen zählten *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Dicranum spurium*, *Leucobryum glaucum* und *Pohlia nutans* (vgl. HEINKEN 2008). Aufnahme­flächen des *Cladonio-Pinetum* liegen insbesondere auf den Dünenzügen in Elbnähe sowie im Süden der Schollener Platte (Abb. 2c).

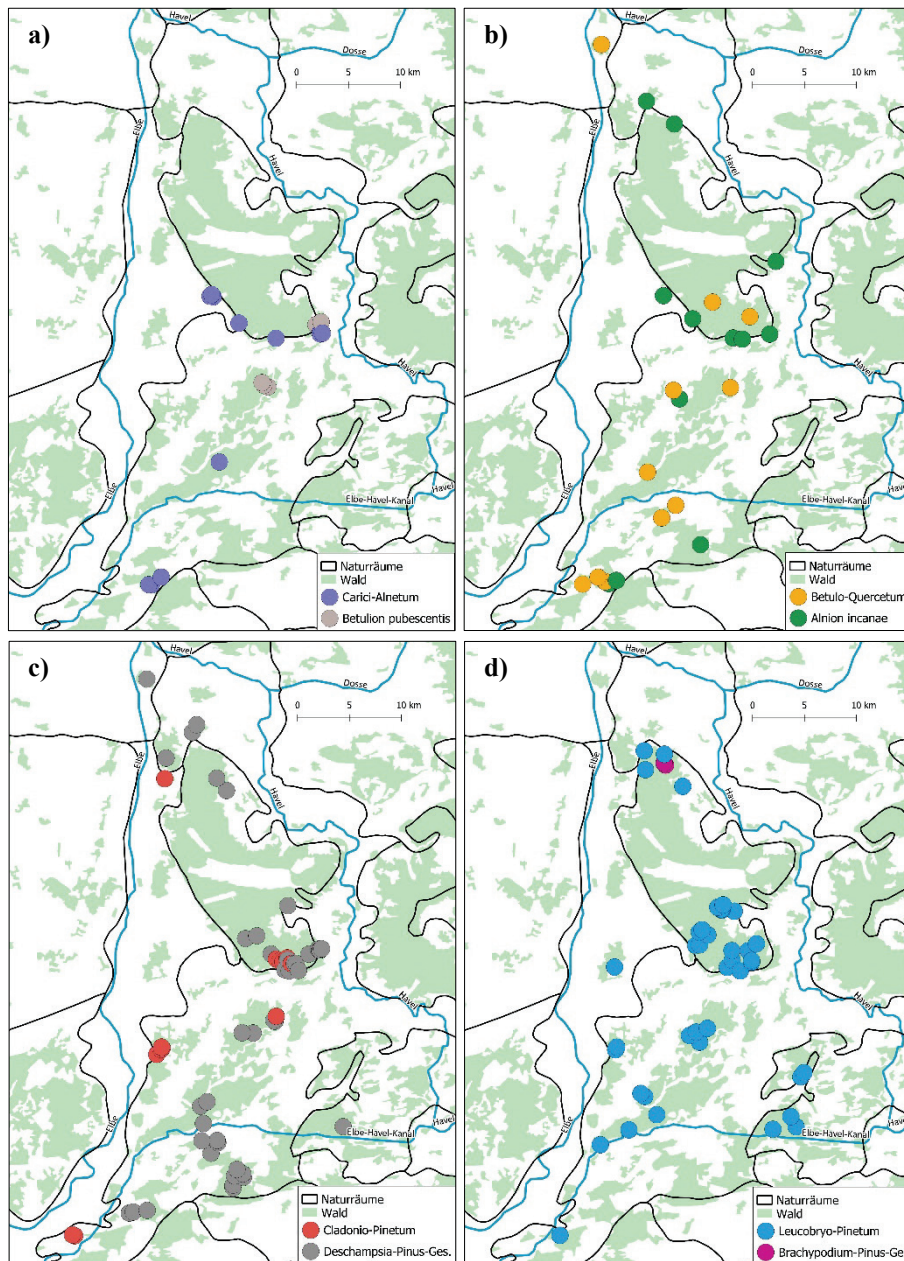


Abb. 2. Lage der wiederholten Vegetationsaufnahmen unterteilt nach Waldtypen zum Zeitpunkt der Erstaufnahme um 1960. **a)** *Carici-Alnetum* und *Betulion pubescentis*, **b)** *Alnion incanae* und *Betulo-Quercetum*, **c)** *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft und *Cladonio-Pinetum*, **d)** *Leucobryo-Pinetum* und *Brachypodium-Pinus*-Gesellschaft.

Fig. 2. Location of the studied plots subdivided according to forest types at the time of the first recording around 1960. **a)** *Carici-Alnetum* and *Betulion pubescentis*, **b)** *Alnion incanae* and *Betulo-Quercetum*, **c)** *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft and *Cladonio-Pinetum*, **d)** *Leucobryo-Pinetum* and *Brachypodium-Pinus*-Gesellschaft.

Zwei Aufnahme­flächen (Aufn. 139–140 in Anhang E1) von Kiefern­wäldern auf den Endmoränen im Norden der Schollener Platte („Frau Harken­berg“, Abb. 2d) wiesen zusätz­lich zur *Galium verum*-Gruppe (s. u.) zahl­reiche Arten basenreicher Magerrasen (*Festuco-Brometea*) wie *Brachypodium pinnatum*, *Pulsatilla vulgaris* und *Stachys recta* auf, Aufn. 139 auch *Stipa pennata*. Die Bestände werden hier als **Brachypodium-Pinus-Gesellschaft** bezeichnet. In die quantitative Auswertung konnten die Daten der beiden im 18. Jh. noch unbewaldeten Flächen nicht einbezogen werden.

Eine durch zahlreiche auch in Magerrasen verbreitete Arten gekennzeichnete Untereinheit war jeweils im *Betulo-Quercetum* (6 Aufnahmen), in der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft (7 Aufnahmen) sowie im *Leucobryo-Pinetum* (9 Aufnahmen) erkennbar (vgl. Anhang E1). Diese im Folgenden als **Galium verum-Gruppe** bezeichnete Trennartengruppe setzte sich u. a. aus *Campanula rotundifolia*, *Euphorbia cyparissias*, *Galium verum*, *Hieracium pilosella*, *Linaria vulgaris*, *Poa pratensis* und *Veronica officinalis* zusammen.

4.2 Veränderungen der Waldvegetation bis 2015

4.2.1 Bestockungswandel

Die meisten Aufnahme­flächen wiesen 2015 noch die gleiche Hauptbaumart auf wie bei der Erstaufnahme (Abb. 3). In den bereits um 1960 heterogenen *Alnion incanae*-Beständen ist der Ausfall von *Fraxinus excelsior* als Hauptbaumart auffällig. Eine Reihe von *Betulo-Quercetum*-Beständen ist seit 1960 in von Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris*) oder Rotbuche (*Fagus sylvatica*) dominierte Bestände umgewandelt worden. Sand-Kiefern­wälder auf besser

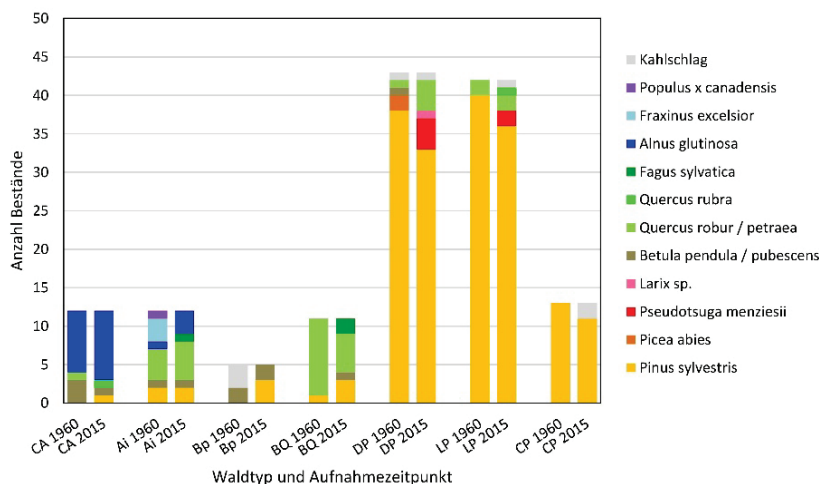


Abb. 3. Vergleich der Hauptbaumarten der 138 Aufnahme­flächen von sieben untersuchten Waldtypen der Elbtalniederung um 1960 und 2015. Abkürzungen der für 1960 identifizierten Waldtypen: CA *Carici-Alnetum*, AI *Alnion incanae*, BP *Betulion pubescentis*, BQ *Betulo-Quercetum*, DP *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft, LP *Leucobryo-Pinetum*, CP *Cladonio-Pinetum*.

Fig. 3. Change of the main tree species in the 138 plots of seven examined forest types of the Elbe valley 1960 and 2015. Abbreviations of forest types identified for 1960: CA *Carici-Alnetum*, AI *Alnion incanae*, BP *Betulion pubescentis*, BQ *Betulo-Quercetum*, DP *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft, LP *Leucobryo-Pinetum*, CP *Cladonio-Pinetum*.

wasser- und nährstoffversorgten Standorten (*Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft, seltener auch *Leucobryo-Pinetum*) wurden zum Teil in von Stiel- oder Trauben-Eiche (*Quercus robur*, *Q. petraea*) sowie von Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), Rot-Eiche (*Quercus rubra*) oder Lärche (*Larix* sp.) dominierte Bestände umgebaut, während dies auf den ärmsten Standorten des *Cladonio-Pinetum* nicht stattfand. Einige der einstigen Kiefernwälder waren 2015 unbestockte Kahlschläge oder junge Aufforstungen ohne Baumschicht, während der einstige Kahlschlag im *Betulion pubescentis* (wieder) mit *Pinus sylvestris* bestockt war.

Bestandeswechsel (Abb. 4) liegen vor, wenn Aufnahmeflächen 2015 mit einer anderen Hauptbaumart bestockt waren als um 1960. Sie fanden auf 36 Flächen (26 %) statt. Diese Zahl ist höher als die Summe der Wechsel von Hauptbaumarten in Abbildung 3, weil innerhalb eines Waldtyps auch gegenläufige Wechsel vorkamen. Dabei gingen 26 auf forstliche Neubegründung (Pflanzung oder Saat) und zehn wohl auf Sukzessionsprozesse (Naturverjüngung) zurück. Neununddreißig Plots (28 %) waren 2015 zwar mit der gleichen Hauptbaumart wie um 1960 bestockt, doch waren die Bestände neu begründet (bei Kahlschlägen erst vor kurzem). Weniger als die Hälfte (63) der untersuchten Bestände wies eine Bestandeskontinuität auf; sie waren somit ca. 55 Jahre älter als bei der Erstaufnahme. Der stärkste Wechsel war im *Alnion incanae* zu verzeichnen; hier wurden acht der 12 Bestände forstlich neu begründet. Vor allem im *Betulo-Quercetum*, *Alnion incanae* und *Carici-Alnetum* etablierte sich die neue Hauptbaumart ohne forstliche Neubegründung (meist Kiefer→Eiche, Eiche→Buche, Esche→Erle oder Birke→Erle). Bei den Kiefernwäldern der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft und des *Leucobryo-Pinetum* waren ca. 30 % der Bestände seit der Erstaufnahme wieder mit Kiefern forstlich neu begründet worden, beim *Cladonio-Pinetum* sogar 60 %.

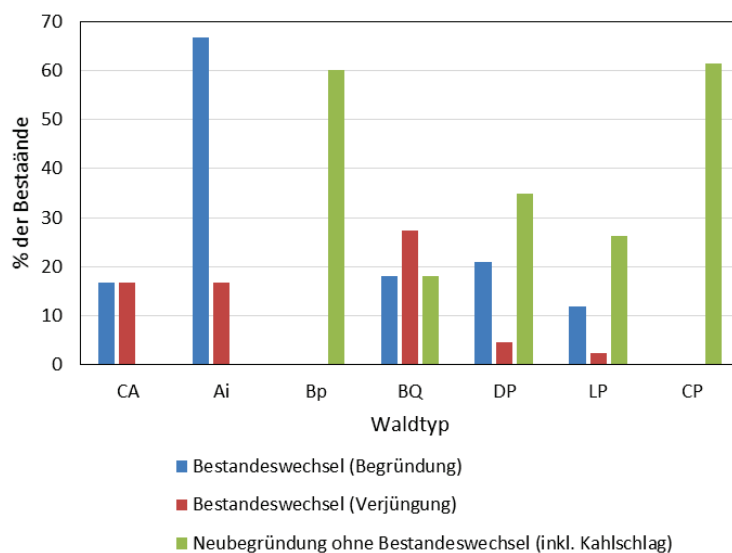


Abb. 4. Bestandeswechsel durch Pflanzung, Saat oder Naturverjüngung und forstliche Neubegründungen ohne Bestandeswechsel in den 138 Aufnahmeflächen von sieben für 1960 identifizierten Waldtypen der Elbtalniederung zwischen 1960 und 2015.

Fig. 4. Change of main tree species by planting, sowing or natural regeneration and new forest plantations without changing the main tree in the 138 plots of seven forest types identified for 1960 of the Elbe valley between 1960 and 2015.

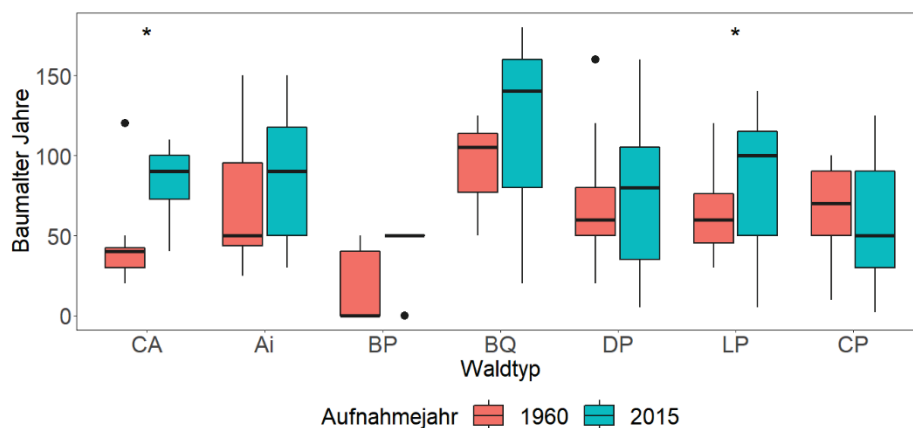


Abb. 5. Vergleich des Bestandesalters der 138 Aufnahme­flächen zwischen 1960 und 2015. Signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren nach einem Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test sind gekennzeichnet (* $p < 0,05$). Abkürzungen der Waldtypen s. Abbildung 3.

Fig. 5. Change in the distribution of the tree stand age of the 138 plots between 1960 and 2015. Significant differences between the years of investigation according to a Wilcoxon sign-rank test are marked (* $p < 0.05$). For Abbreviations of the forest types see figure 3.

Trotz der forstlichen Eingriffe waren die Waldbestände der Untersuchungsflächen 2015 – gemessen am Alter der Hauptwirtschaftsbaumart – im Mittel signifikant älter als um 1960 (Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test, $Z = -3,546$, $p < 0,001$). Bezogen auf die einzelnen Waldtypen war dies nur für das *Carici-Alnetum* und das *Leucobryo-Pinetum* der Fall (s. Abb. 5, Tab. 2). Einzig im *Cladonio-Pinetum* nahm das Bestandesalter tendenziell ab.

4.2.2 Vegetationswandel in den einzelnen Waldtypen bis 2015

Wenn auch im *Carici-Alnetum* 2015 etwa *Carex elongata* und *C. acutiformis* noch eine hohe Stetigkeit aufwiesen, kam die Mehrzahl der kennzeichnenden Arten nicht oder kaum vor (s. Beilage S1, Sp. 8). Dafür waren neben *Impatiens parviflora* nun Arten wie *Galium aparine*, *Glechoma hederacea* und *Milium effusum* kennzeichnend, die bei der Erstaufnahme nur im *Alnion incanae* vorkamen und eine Entwicklung in diese Richtung andeuten. Auch die Feuchtwälder des *Alnion incanae* verloren viele ihrer ehemals kennzeichnenden Arten, was in einem deutlichen Rückgang ihrer Stetigkeit zum Ausdruck kommt (Sp. 9). Dies betraf sowohl Gehölze wie *Fraxinus excelsior*, *Prunus padus* und *Crataegus* spp. als auch viele Arten der Krautschicht, vor allem Feuchtezeiger. Die ehemaligen *Betulion pubescentis*-Bestände waren 2015 feuchte Kiefern- bzw. Moor-Birkenwälder, u. a. mit *Molinia caerulea* und *Thelypteris palustris*, die nach dem Verschwinden von *Erica tetralix* und der *Sphagnum*-Arten nicht mehr den Moorwäldern des *Betulion pubescentis* zugeordnet werden können (Sp. 10).

Das *Betulo-Quercetum* hatte 2015 mit Ausnahme von *Quercus robur* alle kennzeichnenden Arten verloren; stattdessen traten *Fagus sylvatica* und *Stellaria holostea* stärker hervor (Sp. 11). Weniger Stetigkeitsveränderungen häufiger Arten gab es in der *Deschampsia-Pinus-Gesellschaft* (Beilage S1, Sp. 12). Dass hier 2015 kaum noch diagnostische Arten vorhanden waren, lag an deren Zunahme in anderen Waldtypen, vor allem im ehemaligen *Leucobryo-Pinetum*, dessen Bestände sich 2015 insgesamt nur noch wenig von

denen der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft unterschieden (Sp. 13). Auch das ehemalige **Cladonio-Pinetum** hatte fast alle charakteristischen Arten verloren, so dass es 2015 keine Flechten-Kiefernwälder mehr im Datensatz gab (Sp. 14). Die Bestände des *Cladonio-Pinetum* hatten sich floristisch denen des *Leucobryo-Pinetum* und der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft angenähert; *Hypnum cupressiforme* agg. (wohl meist *H. jutlandicum*) und *Leucobryum glaucum* zeigten aber, dass hier weiterhin die ärmsten Standorte zu finden waren. Schließlich war 2015 die **Galium verum-Gruppe** weitgehend aus den Vegetationsaufnahmen der bodensauren Eichen- und Sand-Kiefernwälder verschwunden. In den Plots der *Brachypodium-Pinus*-Gesellschaft waren die oben genannten kennzeichnenden Arten 2015 nicht mehr vorhanden, doch hoben sie sich mit Arten wie *Euphorbia cyparissias* und *Pimpinella saxifraga* noch deutlich von den übrigen Kiefernwäldern ab.

4.2.3 Gewinner- und Verliererarten

Insgesamt stehen 55 Verliererarten (50 Arten auf der Basis der Frequenzdaten, 54 Arten auf der Basis von Deckungsgraddaten) nur 22 Gewinnerarten (Frequenz: 17, Deckung: 22) gegenüber (Tab. 1). Von den krautigen Pflanzen sind 11 als Gewinnerarten (Frequenz: 9, Deckung: 11) und 39 als Verliererarten (Frequenz: 34, Deckung: 39) einzustufen. Zu den Gewinnern zählen neben – oft neophytischen – Gehölzen wie *Prunus serotina* konkurrenzstarke, teils stickstoffliebende Arten mit breiter ökologischer Amplitude wie *Calamagrostis epigejos*, *Deschampsia flexuosa*, *Rubus*-Arten und der Neophyt *Impatiens parviflora*. *Chaerophyllum temulum* als Art stickstoffreicher und feuchter Standorte ist eingewandert. Zu den Verliererarten gehören Arten saurer, nährstoffarmer und oft lichtreicher Waldstandorte wie *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina* agg., *Galium saxatile*, *Hieracium laevigatum* und *Holcus mollis* sowie fast alle Arten der *Galium verum*-Gruppe. Außerdem sind als weitere markante Arten Feuchte- und Nässezeiger wie *Cirsium palustre*, *Molinia caerulea*, *Lycopus europaeus*, *Peucedanum palustre* und *Potentilla erecta* zurückgegangen bzw. konnten nicht mehr nachgewiesen werden. Daneben gibt es aber auch Verliererarten wie *Epilobium angustifolium*, die sich nicht einer dieser Gruppen zuordnen lassen.

Von den Moosen und Flechten sind fünf als Gewinnerarten (Frequenz: 3, Deckung: 5) einzustufen, denen bezogen auf Frequenz und Deckung 13 oftmals gefährdete Verliererarten gegenüberstehen. Letztere sind vor allem Arten der lichten Wälder grundwasserferner Standorte (*Betulo-Quercetum* und *Dicrano-Pinion*-Gesellschaften). *Cladonia*-Arten als konkurrenzschwache Spezialisten nährstoffarmer Standorte sind verschwunden; Moose nährstoffarmer Standorte wie *Leucobryum glaucum* zeigen ebenfalls einen deutlichen Rückgang. Pleurokarpe, konkurrenzkräftige Moose wie *Pleurozium schreberi* und *Pseudoscleropodium purum* haben dagegen in ihrer Deckung zugenommen und *Aulacomnium androgynum* ist eingewandert.

4.2.4 α - und β -Diversität

Im Gesamtdatensatz ist ein deutlicher Rückgang der Gesamtartenzahlen zu erkennen. Im Rahmen der historischen Vegetationsaufnahmen wurden insgesamt 279 Pflanzenarten erfasst, darunter 244 Phanerogamen und 35 Kryptogamen. In den Wiederholungsaufnahmen konnten nur noch 204 Pflanzenarten, davon 170 Phanerogamen und 34 Kryptogamen, nachgewiesen werden. Das ergibt eine deutliche Reduzierung um 75 Arten (74 Phanerogamen- und eine Kryptogamenart) bzw. um rund 27 %.

Tabelle 1. Gewinner- (G) und Verliererarten (V) in den 138 Aufnahme­flächen in Wäldern des Elbe-Havelwinkels nach Frequenz (F) (zweiseitiger Fisher-Test, $p < 0,05$) und Deckung (D) (Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test, $p < 0,05$) zwischen 1960 und 2015. Blau: Neophyten; rot: Arten der Roten Liste-Deutschlands (LUDWIG et al. 2011, METZING et al. 2018) einschließlich von Arten mit anzunehmender Gefährdung und der Vorwarnliste; E: eingewandert; A: abwesend.

Table 1. Winner (Gewinner, G) and loser species (Verlierer, V) in the 138 forest plots between the Elbe and Havel rivers in frequency (F) (two-sided Fisher test, $p < 0.05$) or cover (D) (Wilcoxon signed-rank test, $p < 0.05$) in the whole dataset of relevés. Blue; neophytes; red: red list species in Germany (LUDWIG et al. 2011, METZING et al. 2018) including ‘threatened of unknown scale’ and ‘near threatened’ species; E: immigrated; A: absent).

Gewinner			Verlierer		
Art	F	D	Art	F	D
Gehölze			Gehölze		
<i>Fagus sylvatica</i>	G	G	<i>Betula pubescens</i>	V	--
<i>Prunus serotina</i>	G	G	<i>Rosa</i> sp.	V	V
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	G	G	<i>Salix cinerea</i>	A	A
<i>Quercus petraea</i>	G	G			
<i>Quercus rubra</i>	G	G	Krautige		
<i>Sorbus aucuparia</i>	--	G	<i>Agrostis capillaris</i>	V	V
			<i>Anthoxanthum odoratum</i>	V	V
Krautige			<i>Calamagrostis arundinacea</i>	V	V
<i>Arrhenatherum elatius</i>	G	G	<i>Calluna vulgaris</i>	V	V
<i>Calamagrostis epigejos</i>	G	G	<i>Calystegia sepium</i>	V	V
<i>Chaerophyllum temulum</i>	E	E	<i>Campanula rotundifolia</i>	V	V
<i>Deschampsia flexuosa</i>	G	G	<i>Carex ericetorum</i>	V	V
<i>Dryopteris filix-mas</i>	G	G	<i>Carex hirta</i>	V	V
<i>Geranium robertianum</i>	G	G	<i>Cirsium palustre</i>	V	V
<i>Glechoma hederacea</i>	--	G	<i>Corynephorus canescens</i>	--	V
<i>Impatiens parviflora</i>	G	G	<i>Danthonia decumbens</i>	V	V
<i>Poa trivialis</i>	G	G	<i>Deschampsia cespitosa</i>	--	V
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	--	G	<i>Epilobium angustifolium</i>	V	V
<i>Rubus idaeus</i>	G	G	<i>Euphorbia cyparissias</i>	V	V
Moose und Flechten			<i>Festuca ovina</i> agg.	V	V
<i>Aulacomnium androgynum</i>	E	E	<i>Galeopsis tetrahit</i> agg.	V	V
<i>Brachythecium rutabulum</i>	G	G	<i>Galium saxatile</i>	A	A
<i>Pleurozium schreberi</i>	--	G	<i>Galium verum</i>	A	A
<i>Polytrichum formosum</i>	--	G	<i>Hieracium lachenalii</i>	A	A
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	G	G	<i>Hieracium laevigatum</i>	V	V
			<i>Hieracium pilosella</i>	V	V
			<i>Holcus mollis</i>	V	V
			<i>Hypericum perforatum</i>	V	V
			<i>Linaria vulgaris</i>	A	A
			<i>Lonicera perichlymenum</i>	--	V
			<i>Luzula pilosa</i>	V	V
			<i>Lycopus europaeus</i>	A	A
			<i>Lysimachia nummularia</i>	V	V
			<i>Lysimachia vulgaris</i>	V	V
			<i>Maianthemum bifolium</i>	--	V
			<i>Molinia caerulea</i>	--	V
			<i>Peucedanum palustre</i>	A	A
			<i>Pimpinella saxifraga</i>	A	A
			<i>Potentilla erecta</i>	V	V
			<i>Rumex acetosella</i>	V	V
			<i>Solidago virgaurea</i>	A	A

Gewinner			Verlierer		
Art	F	D	Art	F	D
			<i>Veronica chamaedrys</i>	V	V
			<i>Veronica officinalis</i>	V	V
			<i>Viola canina</i>	V	V
Moose und Flechten					
			<i>Ceratodon purpureus</i>	A	A
			<i>Cladonia arbuscula</i>	A	A
			<i>Cladonia spec.</i>	A	A
			<i>Cladonia rangiferina</i>	A	A
			<i>Dicranum scoparium</i>	V	V
			<i>Dicranum spurium</i>	V	V
			<i>Dicranum polysetum</i>	V	V
			<i>Hylocomium splendens</i>	A	A
			<i>Leucobryum glaucum</i>	V	V
			<i>Mnium hornum</i>	V	V
			<i>Plagiomnium undulatum</i>	V	V
			<i>Pohlia nutans</i>	V	V
			<i>Polytrichum juniperinum</i>	A	A

Die mittlere Artenzahl je Plot ist ebenfalls signifikant zurückgegangen (Abb. 6a, Tab. 2), nämlich um rund 20 % von 19 auf 15. Am deutlichsten hat die mittlere Artenzahl in der Krautschicht abgenommen (um rund 30 % von 17 auf 12). Hier konnten lediglich noch 162 Arten nachgewiesen werden, während es in den historischen Aufnahmen 223 Arten waren, auch damals schon oft nur in geringer Anzahl vorhanden. In der Strauch- und Mooschicht ist die α -Diversität ebenfalls signifikant zurückgegangen. Lediglich in der Baumschicht war keine Abnahme zu verzeichnen.

Die geringsten mittleren Artenzahlen fanden sich um 1960 bei den stark nährstofflimitierten Vegetationstypen (*Cladonio-Pinetum*, *Leucobryo-Pinetum* und *Betulion pubescentis*), während die Artenzahlen in den besser nährstoff- und wasserversorgten Waldtypen deutlich höher lagen (maximal im *Alnion incanae* und *Betulo-Quercetum*). Während im *Cladonio-Pinetum* und *Betulion pubescentis* bis 2015 keine signifikante und im *Leucobryo-Pinetum* eine zwar signifikante, aber nur relativ leichte Abnahme zu verzeichnen war, war diese in den Feucht- und Bruchwäldern sowie im *Betulo-Quercetum* und in der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft stark und signifikant (Abb. 6b, Tab. 2). Dabei hatten Bestände des *Betulo-Quercetum* fast die Hälfte ihrer Arten verloren. Im Ergebnis waren die standortbedingten Unterschiede der Diversität 2015 zwar noch erkennbar, doch hatten sich die einzelnen Waldtypen hinsichtlich ihrer mittleren Artenzahlen angenähert. Die starken Veränderungen der Artenzahlen betreffen vor allem die Krautschicht (Abb. 6e). Während die Artenzahl der Mooschicht im Standortsgradienten abnehmender Wasser- und Nährstoffversorgung der *Dicrano-Pinion*-Kiefernwälder zunehmend stärker abnahm, war in der Krautschicht ein gegensätzlicher Trend zu verzeichnen (Abb. 6e–f). Der Rückgang der Diversität in der Strauchschicht betrifft vor allem die hier ehemals artenreichen Bruch- und Feuchtwälder; in den Kiefernforsten war dagegen keine Abnahme zu verzeichnen.

In der Gesamtaufnahme zeigen der Morisita-Horn-Index und der Lennon-Index zwischen 1960 und 2015 eine hoch signifikant zunehmende Unähnlichkeit. Bei den einzelnen Vegetationstypen lassen beide Indizes eine deutliche Standortsabhängigkeit erkennen (Abb. 7). Die nährstofflimitierten Waldtypen *Betulion pubescentis*, *Leucobryo*- und *Cladonio-Pinetum*

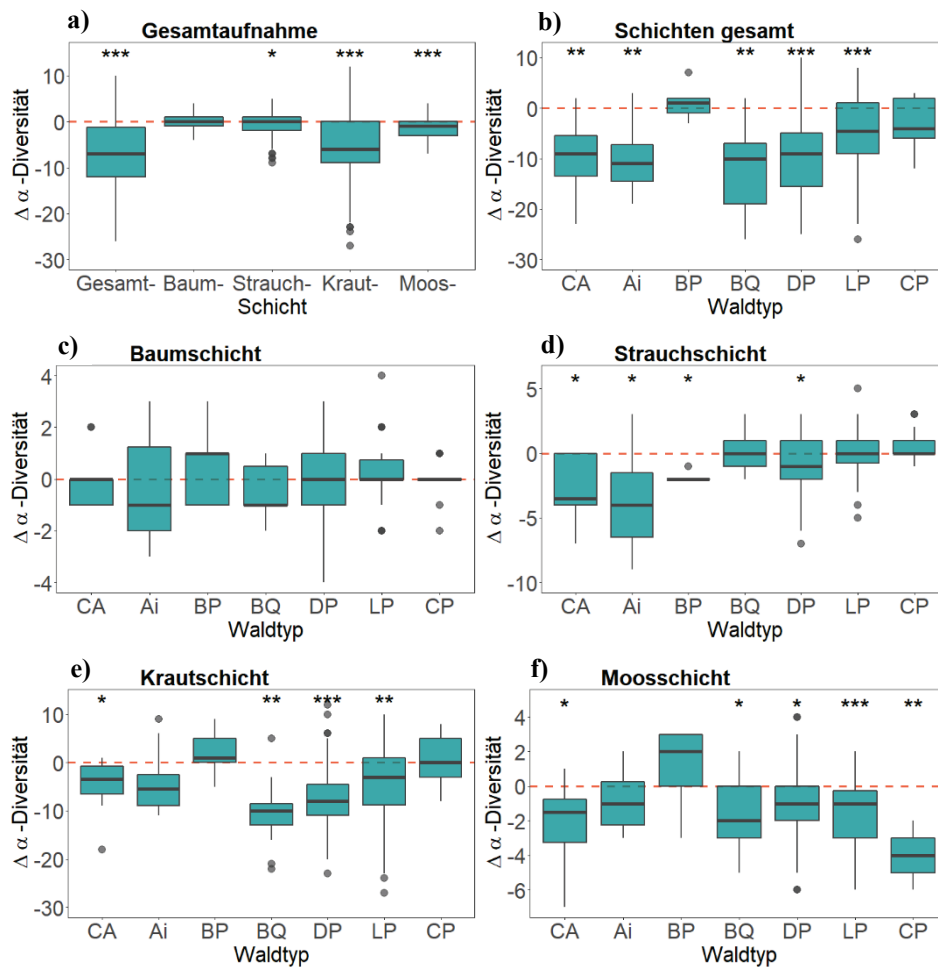


Abb. 6. Veränderung der α -Diversität (Artenzahl) von historischen (um 1960) zu rezenten Vegetationsaufnahmen (2015) für die Vegetationsschichten des Gesamtdatensatzes **a)** sowie die Schichten der einzelnen Waldtypen (**b–f**). **b)** Anzahl aller Arten, **c)** Artenzahl der Baumschicht, **d)** Artenzahl der Strauchschicht, **e)** Artenzahl der Krautschicht, **f)** Artenzahl der Moose und Flechten. Signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren nach einem gepaarten t-Test oder Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test sind gekennzeichnet ($p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Abkürzungen der Waldtypen s. Abbildung 3.

Fig. 6. Change in α -diversity (species richness) between historical (around 1960) and recent plots (2015) for the vegetation layers of the overall data set **a)** and the vegetation layers of the individual forest types (**b–f**). **b)** total number of plants species, **c)** species number in the tree layer, **d)** species number in the shrub layer, **e)** species number in the herb layer, **f)** number of bryophytes and lichen species. Significant differences between the censuses, according to a paired t-test or a Wilcoxon signed-rank test, are indicated ($p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). For abbreviations of forest types see Figure 3.

Tabelle 2. Zusammenfassung der Ergebnisse der statistischen Analysen zur Veränderung von Bestandesalter, α -Diversität, β -Diversität und Ellenberg-Zeigerwerten innerhalb der einzelnen Waldtypen zwischen 1960 und 2015. Abkürzungen der Waldtypen: CA – *Carici-Alnetum*, Ai – *Alnion incanae*, BP – *Betulion pubescentis*, BQ – *Betulo-Quercetum*, DP – *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft, LP – *Leucobryo-Pinetum*, CP – *Cladonio-Pinetum*. Gewichtete mittlere Zeigerwerte: mL – mittlere Lichtzahl, mF – mittlere Feuchtezahl, mR – mittlere Reaktionszahl, mN – mittlere Stickstoffzahl. Signifikante Zunahme oder Abnahme nach einem Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test bzw. einem gepaarten t-Test (für den Gesamtdatensatz) sind mit einem Pfeil hervorgehoben. Signifikanz: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; (↑) oder (↓) ohne *: Tendenz ($p < 0,1$); → nicht signifikant.

Table 2. Summary of the results of statistical analyses of changes in forest stand age, α -diversity, β -diversity and Ellenberg indicator values, per vegetation type, between 1960 and 2015. For Abbreviations of forest types see German table caption. Weighted mean indicator values: mL – mean light value, mF – mean moisture value, mR – mean soil reaction value, mN – mean nitrogen values. Significant increases or decreases, according to a Wilcoxon signed rank test or a paired t-test (for the whole dataset), are indicated with an arrow. Significance levels: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, (↑) or (↓) without *: tendency ($p < 0.1$), → non significant.

Waldtyp	gesamt	CA	Ai	BP	BQ	DP	LP	CP
	$n = 138$	$n = 12$	$n = 12$	$n = 5$	$n = 11$	$n = 43$	$n = 42$	$n = 13$
Bestockung								
Bestandesalter	↑***	↑*	→	→	→	→	↑*	→
α -Diversität								
Anzahl Arten gesamt	↓***	↓**	↓**	→	↓**	↓***	↓***	(↓)
Anzahl Arten Baumschicht	→	→	→	→	→	→	→	→
Anzahl Arten Strauchschicht	↓*	↓*	↓*	↓*	→	↓*	→	→
Anzahl Arten Krautschicht	↓***	↓*	(↓)	→	↓**	↓***	↓**	→
Anzahl Arten Mooschicht	↓***	↓*	(↓)	→	↓*	↓*	↓***	↓**
β -Diversität								
Morisita-Horn-Index	↑***	(↑)	↑*	(↑)	↑***	→	→	↑*
Lennon-Index	↑***	↑*	↑**	→	↑***	↑**	→	↑***
Zeigerwerte								
mL	↓***	(↓)	↑**	→	(↓)	↓**	↓***	→
mF	↑***	↓***	(↓)	→	(↑)	↑***	↑***	↑**
mR	↑*	(↑)	→	(↑)	↑*	↑*	→	→
mN	↑***	(↑)	→	(↑)	↑**	→	↑***	↑**

hatten um 1960 die niedrigsten Werte und damit eine hohe Ähnlichkeit innerhalb des Waldtyps. Im besser nährstoffversorgten *Carici-Alnetum*, *Alnion incanae*, *Betulo-Quercetum* und in der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft erreichten beide Indizes höhere Werte, was eine geringere Ähnlichkeit bedeutet. In fast allen Waldtypen sind die Werte über die Zeit entweder gleichgeblieben oder haben sich erhöht. Vor allem im *Betulo-Quercetum*, *Alnion incanae* und *Cladonio-Pinetum* waren die Werte beider Unähnlichkeits-Indizes 2015 signifikant erhöht.

4.2.5 Zeigerwertanalyse

In der Kraut- und Mooschicht der Wälder des Elbe-Havelwinkels zeigte sich zwischen um 1960 und 2015 einerseits eine signifikante Abnahme der mittleren Lichtzeigerwerte und andererseits eine signifikante Zunahme der Feuchtezahl, der Stickstoffzahl sowie in geringerem Maß der Reaktionszahl (s. Tab. 2). Die einzelnen Waldtypen zeichnen ein differenzierteres Bild mit einem deutlichen Standortsgradienten (Abb. 8). Während die Lichtzeigerwerte bis auf das *Alnion incanae* in allen Waldtypen signifikant oder zumindest in der Tendenz

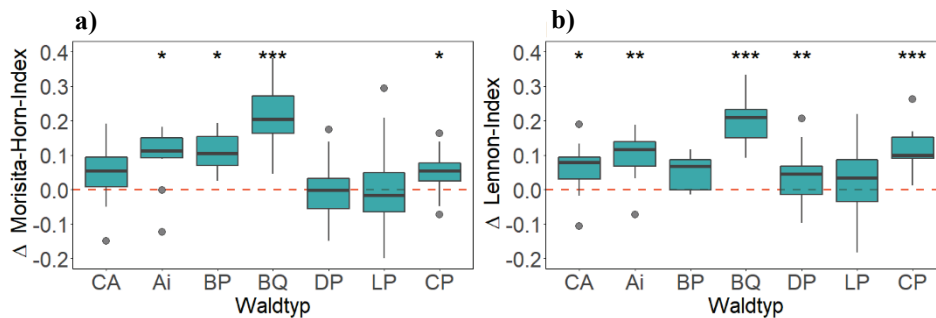


Abb. 7. Veränderung der β -Diversität der Kraut- und Moosschicht von historischen (um 1960) zu rezenten Vegetationsaufnahmen (2015) innerhalb der einzelnen Waldtypen. **a)** Morisita-Horn-Index, **b)** Lennon-Index. Signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungs Jahren nach einem Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test sind gekennzeichnet ($p < 0,05$; $** p < 0,01$; $***p < 0,001$). Abkürzungen der Waldtypen s. Abbildung 2.

Fig. 7. Change in β -diversity of the herb and moss layer from historical (around 1960) to recent plots (2015) within the individual vegetation types. **a)** Morisita-Horn-Index, **b)** Lennon-Index. Significant differences between the censuses, according to a Wilcoxon signed-rank test, are indicated with ($p < 0,05$, $** p < 0,01$, $***p < 0,001$). For abbreviations of forest types see Figure 2.

abgenommen haben, zeigen die Feuchtwerte eine Abnahme auf den Laubholz-dominierten grundwassernahen Standorten (signifikant im *Carici-Alnetum*), während auf den meist grundwasserfernen Standorten des *Betulo-Quercetum* und der Kiefernwälder eine signifikante Zunahme zu verzeichnen war (mit zunehmender Tendenz zu den um 1960 extrem trockenen und nährstofflimitierten Standorten des *Cladonio-Pinetum*). Insgesamt haben sich die Feuchtezahlen zwischen den Waldtypen daher angeglichen. Die Reaktionszahl hat sich nur im *Betulo-Quercetum* und in der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft signifikant erhöht. Die Zunahme der Stickstoffzeigerwerte betraf dagegen alle grundwasserfernen Standorte, wie bei der Feuchtezahl vor allem im *Leucobryo*- und *Cladonio-Pinetum*. Einzig im *Alnion incanae* war – wie beim Reaktionszeigerwert – eine Tendenz zur Abnahme zu verzeichnen.

5. Diskussion

5.1 Welche generellen Trends der Bestandes- und Vegetationsentwicklung sind in den Wäldern des Elbe-Havelwinkels zu erkennen?

Von den tiefgreifenden Veränderungen, die die Waldvegetation im Elbe-Havelwinkel im Verlauf von fünf Jahrzehnten erfahren hat, ist die Baumschicht vergleichsweise wenig betroffen. So weisen etwa drei Viertel der untersuchten Waldbestände die gleiche Hauptbaumart auf wie um 1960, etwa ein Drittel davon nach Neubegründung des Bestandes. Der Bestandeswechsel auf den übrigen Plots hat aber nur zu einem etwa 5 % höheren Anteil von gebietsfremden Baumarten (Douglasie, Lärche, Rot-Eiche) sowie einem etwa 2 % höheren Anteil der Rotbuche geführt. Die Anteile von Nadel- und Laubholz haben sich insgesamt nicht wesentlich verschoben. Ein aktiver Waldumbau von Nadelwäldern zu Laub- und Laub-/Nadel-Mischwäldern, wie er beispielsweise in Brandenburg bereits seit über 25 Jahren angestrebt wird (MLUL 2015), deutet sich also bisher in den Baumschicht-Daten aus dem Elbe-Havelwinkel nicht im nennenswerten Maße an. Die hier generell beobachtete Zunahme

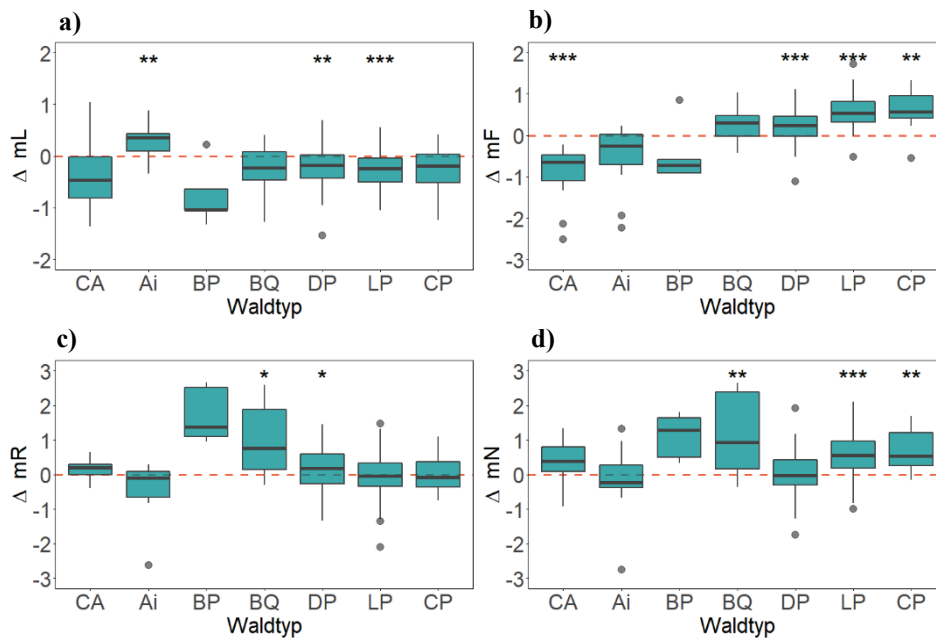


Abb. 8. Veränderung der gewichteten mittleren Zeigerwerte **(a)** mL – mittlere Lichtzahl, **(b)** mF – mittlere Feuchtezahl, **(c)** mR – mittlere Reaktionszahl, **(d)** mN – mittlere Stickstoffzahl) von historischen (um 1960) zu rezenten (2015) Vegetationsaufnahmen für die einzelnen Waldtypen. Signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren nach einem Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test sind gekennzeichnet ($p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Abkürzungen der Waldtypen s. Abbildung 2.

Fig. 8. Changes in the weighted mean Ellenberg indicator values **(a)** mL – mean light value, **(b)** mF – mean moisture value, **(c)** mR – mean soil reaction value, **(d)** mN – mean nitrogen values) between historical and recent plots per vegetation type. Significant differences between the censuses, according to a Wilcoxon signed-rank test, are indicated with ($p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). For abbreviations of forest types see Figure 2.

des Bestandesalters zwischen 1960 und 2015 folgt hingegen einem Trend, der bundesweit wie auch in den beiden am UG beteiligten Bundesländern beobachtet werden kann (MLU 2014, MLUL 2015, BMEL 2018).

Zu den wichtigsten generellen Vegetationsveränderungen gehört ein Verlust kennzeichnender Arten in allen Waldtypen. Diejenigen Artengruppen, die typisch für einzelne Gesellschaften waren, sind also im Wesentlichen die Verlierer, während weiter verbreitete Arten häufig zu den Gewinnern zählen (NAAF & WULF 2010, HEINRICHS & SCHMIDT 2017, PRACH & KOPECKÝ 2018, s. a. STAUDE et al. 2020).

Bei den Verlierern handelt es sich überwiegend um Arten lichter und nährstoffarmer sowie feuchter und nasser Standorte. Zur ersten Gruppe gehören mit *Agrostis capillaris*, *Calluna vulgaris*, *Campanula rotundifolia*, *Carex ericetorum*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca ovina* agg., *Galium verum*, *Hieracium pilosella*, *Pimpinella saxifraga*, *Solidago virgaurea* und *Viola canina* viele Gefäßpflanzen, die auch in Trocken- und Magerrasen typisch sind. Viele von ihnen zählen zur *Galium verum*-Gruppe. Dazu kommen Flechten und Moose lichter und nährstoffarmer Standorte, so *Cladonia*-Arten sowie *Leucobryum glaucum* und *Dicranum spurium*. Zu den Feuchte- und Nässezeigern unter den Verlierern gehören

Cirsium palustre, *Lycopus europaeus*, *Molinia caerulea* und *Peucedanum palustre*. Aber auch Arten, die von regelmäßigen Störungen profitieren wie *Linaria vulgaris* und *Epilobium angustifolium* (vgl. DITTMANN et al. 2018), sind zurückgegangen.

Unter den Gewinnern sind viele eher unspezifische Störungs- bzw. Lichtzeiger nährstoffreicherer Standorte wie *Brachythecium rutabulum*, *Calamagrostis epigejos*, *Geranium robertianum*, *Glechoma hederacea*, *Poa trivialis*, *Rubus fruticosus* agg. und *R. idaeus* (vgl. REINECKE et al. 2014, DITTMANN et al. 2018). Hinzu kommen säuretolerante, konkurrenzstarke Arten wie *Deschampsia flexuosa*, die in vielen untersuchten Wäldern ihre Dominanz deutlich erhöhen konnten.

Auffällig ist der hohe Anteil von Gehölzarten unter den Gewinnern. Es handelt sich hier fast ausschließlich um wichtige Wirtschaftsbaumarten, während sich unter den Verlierern Gehölze geringer forstlicher Bedeutung befinden. Zu den Gewinnern zählen sowohl heimische Baumarten wie *Fagus sylvatica* und *Quercus petraea* als auch gebietsfremde wie *Pseudotsuga menziesii* und *Quercus rubra*, deren Einstufung als invasive Arten umstritten ist (NEHRING et al. 2013, VOR et al. 2015). Diese Entwicklung deckt sich mit der Veränderung der Hauptbaumartenzusammensetzung und ist im Wesentlichen auf forstliche Maßnahmen zurückzuführen. Mit *Prunus serotina* – einer unbestritten invasiven Art – profitiert ein weiteres eingeführtes Gehölz von seinem großen Reproduktions- und Ausbreitungspotenzial, seiner großen Schattentoleranz in der Jugendphase und seiner geringen Attraktivität für Schalenwild (VOR et al. 2015).

Insgesamt ist die Anzahl der Neophyten unter den Gewinnern jedoch vergleichsweise gering. Wie in deutschen und europäischen Wäldern generell (WAGNER et al. 2017, BMEL 2018) sind auch im UG *Impatiens parviflora* und *Prunus serotina* die beiden häufigsten Neophyten. Vor allem *Quercus rubra* wurde 2015 als Naturverjüngung in Beständen anderer Baumarten gefunden. Die überwiegend ein- bis zweijährigen Jungpflanzen dürften sich aufgrund des hohen Wildverbissdrucks aber nur selten dauerhaft etablieren. Die Gefahr einer flächenhaften Ausbreitung ist daher im UG derzeit als eher gering einzustufen (vgl. VOR et al. 2015). Gleiches trifft auf *Pseudotsuga menziesii* zu, die sich im UG im Wesentlichen nur im Nahbereich von Altbäumen der eigenen Art ausbreitet (vgl. VOR et al. 2015).

Anders als in den bisherigen Wiederholungsstudien aus nordostdeutschen Wäldern (NAAF & WULF 2010, REINECKE et al. 2014, DITTMANN et al. 2018), aber entsprechend z. B. den Ergebnissen von PRACH & KOPECKÝ (2018) und STRUBELT et al. (2019) hat in den Wäldern des Elbe-Havelwinkels die Artenzahl in der Wiederholungsaufnahme insgesamt abgenommen.

Am deutlichsten ist der Rückgang in der Krautschicht. Er betrifft neben den Arten lichter, nährstoffarmer oder feuchter Standorte überwiegend schon um 1960 seltene Arten. Stattdessen konnten bereits vorhandene, konkurrenzstarke Arten mit eher unspezifischen Standortansprüchen häufig ihren Deckungsgrad erhöhen. Dabei bestätigt sich offenbar auf regionaler Ebene der von STAUDE et al. (2020) für Europa gefundene Zusammenhang, dass Stickstoff-effiziente Arten mit kleinem Areal durch Stickstoff-bedürftige Arten mit weiter, oft kosmopolitischer Verbreitung ersetzt werden.

Eine geringere Abnahme der α -Diversität wiesen die Strauch- und Mooschicht auf. Dabei gab es in der Strauchschicht der einzelnen Waldtypen uneinheitliche Tendenzen, während bei den Moosen und Flechten meist ein leichter Rückgang zu verzeichnen war. Auch hier haben aufgrund einer höheren Nährstoffverfügbarkeit, insbesondere auf Standorten mit

ehemals starker Nährstofflimitierung, Gefäßpflanzen sowie wenige konkurrenzstarke Moosarten wie *Pleurozium schreberi* und *Pseudoscleropodium purum* die Spezialisten nährstoffarmer Standorte ersetzt (vgl. REINECKE et al. 2014, DITTMANN et al. 2018).

Einzig in der Baumschicht war keine Abnahme der Diversität zu verzeichnen. Dies ist im Wesentlichen auf waldbauliche Maßnahmen zurückzuführen, wozu auch der Anbau fremdländischer Baumarten zählt. Diese Entwicklung deckt sich mit dem allgemeinen Trend in Deutschland (BMEL 2018).

Obwohl die Entwicklung der mittleren Zeigerwerte in den einzelnen Waldtypen differenziert verläuft, sind insgesamt die Abnahme der Licht- und die Zunahme der Feuchte-, Reaktions- und Stickstoffzeigerwerte mit einer Nivellierung des Standortgradienten erkennbar. Der darin abgebildete generelle Trend zu geringerer Strahlungsintensität und Wärme in Bodennähe sowie zu feuchteren und nährstoffreicheren Bedingungen der Wälder im UG deckt sich mit den Befunden von REINECKE et al. (2014), DITTMANN et al. (2018) und HEINKEN (2019) für grundwasserferne Standorte im norddeutschen Tiefland.

Insgesamt stimmen viele Trends gut mit denen in anderen mitteleuropäischen Wäldern überein. So ist in zahlreichen Wiederholungsstudien eine Eutrophierung festgestellt worden (z. B. HEINRICHS et al. 2012, VERHEYEN et al. 2012, DIRNBÖCK et al. 2014, REINECKE et al. 2014, NAAF & KOLK 2016, CHUDOMELOVÁ et al. 2017). Auch bei den mittleren Lichtzahlen ist nach der Aufgabe historischer Waldnutzungsformen (Waldweide, Streutzung, Nieder- und Mittelwaldwirtschaft) bzw. durch eine veränderte Bewirtschaftung (Nutzungsextensivierung auf schwächeren Standorten) weithin eine Abnahme zu verzeichnen (z. B. VERHEYEN et al. 2012, KOPECKÝ et al. 2013, NAAF & KOLK 2016). Dementsprechend gehören die oben genannten Zeigerarten lichter und nährstoffarmer Standorte häufig zu den Verlierern (z. B. HÉDL et al. 2010, SCHMIDT 2010, REINECKE et al. 2014, HEINKEN 2019, KUDERNATSCH et al. 2019), und Schatthölzer wie *Fagus sylvatica* zu den Gewinnern (REINECKE et al. 2011, 2014, VERHEYEN et al. 2012, BECKER et al. 2017). Die Abnahme lichtliebender Arten deutet darauf hin, dass manche ihrer Populationen bereits um 1960 Relikte früherer Waldzustände bzw. Waldnutzungen gewesen sein könnten (s. Abschn. 5.3).

5.2 Welche Unterschiede in den Entwicklungstrends gibt es zwischen den untersuchten Waldtypen?

Unsere Studie deckt ein fast einzigartig breites Spektrum von Waldstandorten und -typen ab, regional vergleichbar nur dem aus den südlich benachbarten Wäldern von Magdeburgerforst (DITTMANN et al. 2018). Trotz ähnlicher genereller Trends unterscheiden sich die Richtung der Veränderung und ihr Ausmaß in den einzelnen Waldtypen deutlich. Dies entspricht den Beobachtungen in anderen Regionen Nordostdeutschlands (REINECKE et al. 2014, NAAF & KOLK 2016, DITTMANN et al. 2018). Die Resistenz gegenüber Veränderungen variiert damit stark in Abhängigkeit vom Ausgangswaldtyp bzw. den ursprünglichen Standortbedingungen (NAAF & KOLK 2016). Bodenfeuchte und Nährstoffversorgung trennen die Waldtypen des Elbe-Havelwinkels dabei in zwei Gruppen unterschiedlicher Entwicklung, nämlich die laubholzdominierten Wälder der Feucht- und Nassstandorte einerseits sowie die meist von Kiefern dominierten Wälder grundwasserferner (Sand-)Standorte andererseits.

Im *Carici-Alnetum* fand in den vergangenen Jahrzehnten aufgrund der schlechten Befahrbarkeit der nassen Böden und der geringen Holzqualitäten kaum eine forstliche Bewirtschaftung statt. Daher gab es auch keinen nennenswerten Bestockungswandel. Die auch von DITTMANN et al. (2018) festgestellte Abnahme der mittleren Lichtzahl in den Erlen-Bruchwäldern dürfte ebenfalls auf die geringe Nutzungsintensität zurückzuführen

sein (s. Abschnitt 5.3). Sowohl die Gewinner- und Verliererarten als auch die Zeigerwertanalysen belegen aber eine abnehmende Bodenfeuchte und eine tendenziell zunehmende Stickstoffverfügbarkeit. Ursache hierfür dürften sinkende Grundwasserspiegel infolge von Meliorationsmaßnahmen sein. Die um 1960 noch belegte Überstauung vieler Bestände ist bis 2015 ausgeblieben. Die Zunahme von Arten wie *Galium aparine*, *Glechoma hederacea* und *Impatiens parviflora*, die weniger feuchte und dafür nitratreichere Bedingungen anzeigen, aber auch von *Quercus-Fagetum*-Arten wie *Milium effusum* lässt eine Entwicklung in Richtung Auenwälder des *Alnion incanae* erkennen (vgl. DÖRING-MEDERAKE 1991, PRETZEL & REIF 1999). Dies ist mit hoher Wahrscheinlichkeit das Ergebnis einer anhaltenden Abtrocknung des Oberbodens, die durch den raschen Abbau der Torfschicht zu einer verbesserten Nährstoffverfügbarkeit führt (DÖRING-MEDERAKE 1991). DÖRFLER (2013) konnte in Brandenburg aber keine generellen Veränderungen von Feuchte und Stickstoffverfügbarkeit in Erlen-Bruchwäldern feststellen, und das *Sphagno-Alnetum* bei Magdeburgerforth wies ebenfalls kaum Entwässerungstendenzen auf (DITTMANN et al. 2018). Während viele Kenn- und Trennarten des *Carici-Alnetum* im UG weitgehend verschwunden sind, können manche langlebige und auch im UG noch 2015 vorhandenen Arten wie *Carex acutiformis*, *C. elongata* und *Lysimachia vulgaris* dagegen als Relikte nach Entwässerung noch Jahrzehnte vorkommen (HÜGIN 1990, s. a. DÖRING-MEDERAKE 1991).

Im räumlich oft dem *Carici-Alnetum* benachbarten und ebenfalls grundwassergeprägten *Alnion incanae* hat dagegen ein Bestandesumbau in einem Ausmaß stattgefunden wie in keinem anderen der untersuchten Waldtypen. Als produktive Laubholzstandorte sind die Feuchtwälder forstwirtschaftlich interessanter als die Erlen-Bruchwälder, sodass viele hiebsreife Bestände in den letzten Jahrzehnten genutzt wurden. Außerdem macht sich hier teilweise das Eschentriebsterben bemerkbar, durch das *Fraxinus excelsior* als Hauptbaumart weitgehend ausgefallen ist (MULE 2019, s. a. ERFMEIER et al. 2019). Darüber hinaus zeigt sich eine ähnliche Entwicklung wie im *Carici-Alnetum*. So hat die α -Diversität – anders als in Untersuchungen von NAAF & WULF (2010), NAAF & KOLK (2016), DÖRFLER (2013) und DITTMANN et al. (2018) – in diesem ursprünglich artenreichen Waldtyp abgenommen. Dies ist vermutlich ebenfalls auf veränderte hydrologische Verhältnisse im Elbe-Havelwinkel zurückzuführen, die durch gesunkene Feuchtezeigerwerte und teilweise ausgeprägte Stelzwurzelbildung von *Alnus glutinosa* (vgl. PRETZEL & REIF 1999) zum Ausdruck kommen und in den anderen Studien eine geringere Rolle spielten. Die starke Auflichtung der Bestände durch forstliche Eingriffe und das Eschentriebsterben spiegeln sich in gestiegenen Lichtzeigerwerten und der Zunahme unspezifischer Störungszeiger wider.

Das *Betulion pubescentis* veränderte sich deutlich hin zu trockeneren und nährstoffreicheren Bedingungen. Charakteristische Arten wie *Sphagnum* spp. und *Erica tetralix* gingen dabei verloren, und die Artenzusammensetzung zeigt eine Entwicklung in Richtung der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft mit *Molinia caerulea*. Ähnliche Veränderungen wurden auch von DÖRFLER (2013) für diesen Vegetationstyp und von DITTMANN et al. (2018) für das *Sphagno-Alnetum* festgestellt. Die Vorkommen im UG wurden aufgrund von Austrocknung schon um 1960 durch Heinz Quitt als reliktsch eingestuft.

Betulo-Quercetum, *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft, *Leucobryo*- und *Cladonio-Pinetum* zeigten vielfach gleichgerichtete Entwicklungstrends. Dazu gehören der Rückgang der α -Diversität in der Kraut- und Moosschicht, die Abnahme der mittleren Lichtzahl sowie eine Zunahme der mittleren Reaktions- und Stickstoffzahl. Bei anderen Größen verlief die Entwicklung weniger einheitlich, und die häufig nicht signifikanten Trends sind schwer zu interpretieren.

Die Kraut- und Moosschicht des *Betulo-Quercetum*, insbesondere aber des *Leucobryo-* und *Cladonio-Pinetum*, entwickelte sich in Richtung der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft. Allgemein haben sich in Deutschland viele Kiefernwälder des *Leucobryo-* und *Cladonio-Pinetum* in den letzten Jahrzehnten durch ein Ausbleiben historischer Nutzungen und gefördert durch flächendeckende Stickstoff-Immissionen, entsprechend entwickelt (HEINKEN 2008, REINECKE et al. 2014, DITTMANN et al. 2018), und auch in Polen zeichnen sich ähnliche Entwicklungen ab (STEFAŃSKA-KRZACZEK et al. 2018). Wie dort gehören im UG neben den ehemals oft durch Beweidung und Streunutzung geförderten Magerkeitszeigern *Calluna vulgaris* und *Festuca ovina* agg. besonders die typischen Strauchflechten des *Cladonio-Pinetum* zu den Verlierern.

Die *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft ist im Elbe-Havelwinkel der Waldtyp mit der höchsten Konstanz. Die Zeigerwerte für Feuchte und Stickstoff sprechen zwar für eine Verbesserung der Nährstoffversorgung, anders als im *Cladonio-* und *Leucobryo-Pinetum* kommt es jedoch nicht zu einem Wechsel des Waldtyps. Offensichtlich handelt es sich hier bei forstlicher Bewirtschaftung mit Kiefer als Hauptbaumart um ein Endstadium der Vegetationsentwicklung, das auf sandigen, grundwasserfernen Böden mit mittlerer Nährstoff- und Wasserversorgung typisch ist. Die Nährstoffeinträge verschoben hier bisher eher die Dominanzverhältnisse als die Artenzusammensetzung. Die *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft gilt heute als die vorherrschende *Dicrano-Pinion*-Gesellschaft in Norddeutschland (HEINKEN 2008).

Hervorzuheben ist noch, dass das *Cladonio-Pinetum* unter allen Waldtypen derjenige mit der größten Anzahl von Verliererarten bei Moosen und Flechten ist. Dabei sind fast alle kennzeichnenden Arten verloren gegangen. Flechten-Kiefernwälder waren 2015 im UG wie auch im Raum Magdeburgerforth (DITTMANN et al. 2018) nicht mehr zu finden; stattdessen zählen die ehemaligen Bestände dieses Waldtyps heute meist zum *Leucobryo-Pinetum*. Auch bundesweit gehört das *Cladonio-Pinetum* zu den stark gefährdeten Pflanzengesellschaften und weist einen extremen Rückgang auf (FISCHER et al. 2015).

Der starke Rückgang der *Galium verum*-Gruppe (s. Kap. 5.1) macht sich in besonderer Weise im *Betulo-Quercetum*, in dem auch diagnostische Arten wie *Melampyrum pratense* und *Hieracium laevigatum* abgenommen haben, aber auch in der *Deschampsia-Pinus*-Gesellschaft, im *Leucobryo-Pinetum* und in der *Brachypodium-Pinus*-Gesellschaft bemerkbar. Diese Entwicklung stimmt weitgehend mit den Ergebnissen in den Wäldern um Magdeburgerforth (DITTMANN et al. 2018) überein. Die Abnahme solcher lichtbedürftigen, oft thermophilen Arten durch Nutzungsänderungen ist trotz steigender Temperaturen ein allgemeines Phänomen in mitteleuropäischen Wäldern (z. B. KOPECKÝ et al. 2013, HEINRICHS et al. 2014, CHUDOMELOVÁ et al. 2017, HEINRICHS & SCHMIDT 2017, KÜHN & HEINKEN 2017).

5.3 Welche Treiber der Vegetationsveränderungen können identifiziert werden?

Die einleitend aufgeführten, häufig wirksamen Treiber für Vegetationsveränderungen in mitteleuropäischen Wäldern (Bewirtschaftungsänderungen, Stickstoff-Einträge, Klimawandel, gesteigener Schalenwildeinfluss und Ausbreitung invasiver Arten) sind sehr wahrscheinlich alle auch im Elbe-Havelwinkel von Bedeutung, jedoch in unterschiedlichem Ausmaß. Hinzu kommt in den Bruch- und Feuchtwäldern als regionalspezifischer Treiber die von den 1960er Jahren bis Ende der 1980er Jahre durchgeführte Komplexmelioration und Einpolderung weiter Teile der Auenlandschaften mit dem Ziel der Grundwasserabsenkung und der Verhinderung von Überschwemmungen. Diese Maßnahme hat zu gravierenden Veränderungen des Gebietswasserhaushaltes geführt (WERNICKE 1999). Neben der

Grundwasserabsenkung lassen sich anthropogene Stickstoffeinträge sowie Sukzessionsprozesse infolge veränderter Bewirtschaftung (einschließlich der Aufgabe von Waldweide und Streunutzung) als Haupttreiber der beobachteten Veränderungen identifizieren. Nährstoffentzug, Humusabbau und Bodenversauerung waren verbreitete Folgen der genannten historischen Waldnutzungsformen. Insgesamt wird deutlich, dass Bewirtschaftungsänderungen einschließlich ihrer Langzeitwirkungen („legacies“, vgl. PERRING et al. 2017) große Bedeutung für die Vegetationsentwicklung haben. Auch die Grundwasserabsenkung muss hier im weiteren Sinne zu den Bewirtschaftungsänderungen gezählt werden.

Effekte des Klimawandels auf die Vegetationsentwicklung sind mit unserem Datensatz vermutlich schwer zu erfassen, da sie insbesondere vom Nutzungswandel überlagert werden. Sie werden daher hier nicht näher betrachtet. Gleiches gilt für den möglichen Einfluss einer höheren Schalenwildichte sowie für die Ausbreitung invasiver Arten. Auch wenn der Rückgang von *Linaria vulgaris* und *Epilobium angustifolium* auf gestiegenen Schalenwild-einfluss (vgl. MLU 2014, MLUL 2015) zurückzuführen sein kann, dürfte hierfür auch das Ausbleiben der um 1960 noch häufigeren Kahlschläge und damit die Bewirtschaftungsänderung verantwortlich sein. Invasive Arten haben in den Wäldern des Elbe-Havelwinkels – wie in denen der meisten mitteleuropäischen Regionen (CHYTRÝ et al. 2008, WAGNER et al. 2017) – angesichts nur weniger Neophyten und somit potenziell invasiver Arten bisher keinen starken Einfluss auf die Vegetationsentwicklung.

Im *Carici-Alnetum* und *Alnion incanae* lässt in einigen Plots der mehrstämmige Wuchs von *Alnus glutinosa* auf Stockausschläge infolge einer Niederwaldwirtschaft schließen. Eine derartige Nutzung kam 1927 im Elbe-Havel-Winkel nur noch auf weniger als 2,5 % der Holzbodenfläche vor (HESMER 1937), und Heinz Quitt konnte sie bereits um 1960 nicht mehr feststellen. Niederwaldwirtschaft wirkt sich jedoch noch über einen längeren Zeitraum auf die Vegetationsentwicklung aus (PERRING et al. 2017). Aufgrund des phasenweise höheren Lichtangebots am Boden gedeihen in Niederwäldern viele lichtbedürftige Pflanzenarten. Die Überführung in Hochwälder führt hingegen zu einem verminderten Lichtangebot (LEUSCHNER & ELLENBERG 2017). Für die in Nordostdeutschland auch von DÖRFLER (2013) und DITTMANN et al. (2018) festgestellte Abnahme von kurzlebigen Arten wie *Cirsium palustre* und *Peucedanum palustre* ist im *Carici-Alnetum* die Aufgabe der Niederwaldnutzung neben der Grundwasserabsenkung sicher mit verantwortlich. Auch der Artenrückgang in der Strauchschicht der Feuchtwälder dürfte mit dem Verschwinden von Gehölzarten zu erklären sein, die durch regelmäßige Eingriffe im Rahmen der Nieder- und Mittelwaldwirtschaft gefördert worden waren (KUDERNATSCH et al. 2019).

Die Auswirkungen der Aufgabe einer Streunutzung auf nährstoffarme Kiefernwälder sind vielfach belegt (KREUTZER 1972, HEINKEN 2008, REINECKE et al. 2014). Auch für das (ehemalige) *Leucobryo-* und *Cladonio-Pinetum* im UG scheinen Sukzessionsprozesse nach einem Nutzungswandel neben Nährstoffeinträgen (s. u.) ein wichtiger Treiber zu sein. Hinweise auf eine vormalige Streunutzung wurden um 1960 von Heinz Quitt nur für das *Leucobryo-* und *Cladonio-Pinetum* auf einzelnen Untersuchungsflächen gefunden. Für Wälder, die noch Arten der *Galium verum*-Gruppe aufwiesen, ist eine Aufgabe von Streunutzung und Beweidung ebenfalls die mögliche Ursache für Vegetationsveränderungen, auch wenn um 1960 die Waldweide bereits aufgegeben war. Insgesamt kann der mit gut einem Viertel relativ hohe Anteil von Beständen, deren floristische Zusammensetzung bei der Erstaufnahme noch stark durch ehemalige Beweidung oder Streunutzung geprägt war, als regionale

Besonderheit gelten. Auch bei Magdeburgerforth (DITTMANN et al. 2018) existierten um 1950 noch vergleichbare Bestände, die zu dieser Zeit allerdings bereits auf wenige Gebiete in Ortsnähe konzentriert waren.

In diesem Zusammenhang muss auch beachtet werden, dass ein Teil der Untersuchungsflächen als Heide- und Ackeraufforstungen der 1. und 2. Generation keine historisch alten Wälder sind. Dadurch hatten sich um 1960 noch charakteristische Arten für diese Landnutzungsformen gehalten. Zumindest den Heideflächen waren vormals Nährstoffe entzogen worden, und auf den Ackerflächen ist ein Humusverlust anzunehmen (vgl. THIÈRE 1968). Für Ackeraufforstungen mit *Pinus sylvestris* auf nährstoffarmen, grundwasserfernen Sandböden des nordostdeutschen Tieflands gelten Arten wie *Festuca ovina* agg., *Campanula rotundifolia* und *Corynephorus canescens*, die z. T. auch in den Erstaufnahmen aus dem UG höchstet waren, als typisch (HOFMANN 2007).

Stickstoffeinträge bzw. Eutrophierung wurden vielfach als ein Haupttreiber von Vegetationsveränderungen identifiziert (u. a. VERHEYEN et al. 2012, REINECKE et al. 2014). Mit Ausnahme des *Alnion incanae* sind in allen Waldtypen die mittleren Stickstoffzeigerwerte angestiegen, im *Betulo-Quercetum* sowie im *Leucobryo-* und *Cladonio-Pinetum* signifikant. Dies ist nicht nur auf fehlenden Nährstoffentzug (s. o.), sondern auf atmosphärische Stickstoffeinträge zurückzuführen, die besonders in vormals stickstofflimitierten Waldtypen wirksam werden (EWALD et al. 2013). Dabei ist jedoch eine Trennung der beiden Treiber nicht möglich (HEINKEN 2008, EWALD et al. 2013, REINECKE et al. 2011, 2014). Für die Sand-Kiefernwälder wird in Übereinstimmung mit den für das nordostdeutsche Tiefland insgesamt vorliegenden Befunden (u. a. ANDERS et al. 2002, HEINKEN 2008, REINECKE et al. 2014, DITTMANN et al. 2018) deutlich, dass ein gerichteter Vegetationswandel auf Kosten sehr nährstoffarmer Bestände stattgefunden hat. Wälder nährstoff- und basenreicher Standorte wie das *Carici-Alnetum* und das *Alnion incanae* weisen unter Eutrophierungseinfluss dagegen kaum Veränderungen der Artenzusammensetzung auf (DÖRFLER 2013, NAAF & KOLK 2016, DITTMANN et al. 2018). Im UG haben hier durch die Grundwasserabsenkung und die darauf folgende Mineralisierung der organischen Böden dennoch tiefgreifende Veränderungen stattgefunden (s. Abschn. 5.2).

5.4 Auswirkungen waldbaulicher Maßnahmen auf die β -Diversität

Die Ergebnisse der Zeigerwertanalyse und die Vegetationstabelle (Beilage S1) lassen eine abiotische und biotische Homogenisierung erwarten, da die extremen ökologischen Bedingungen durch gesunkene Grundwasserstände sowie die verbesserte Nährstoffsituation auf armen Standorten verschwunden sind. Damit sind die ursprünglichen Waldtypen durch den starken Rückgang kennzeichnender Arten heute weniger klar differenziert, und weit verbreitete Generalisten haben sich stattdessen ausgebreitet. In vielen anderen Wiederholungsstudien mitteleuropäischer Wälder wurde eine Abnahme der β -Diversität bzw. eine Homogenisierung der Vegetation festgestellt (z. B. NAAF & WULF 2010, HEINRICHS et al. 2014, REINECKE et al. 2014, HEINRICHS & SCHMIDT 2017, PRACH & KOPECKÝ 2018). In den Wäldern des UG war jedoch trotz der eingangs beschriebenen Trends insgesamt eine Erhöhung der β -Diversität zu verzeichnen, und auch innerhalb der meisten Waldtypen gab es zumindest eine Tendenz in diese Richtung.

Wie ist dieser Widerspruch zu erklären? Die genannten Studien fanden entweder in forstlich weniger genutzten Waldbeständen statt, oder Flächen mit vollständigem Bestockungswandel zwischen Erst- und Zweitaufnahme wurden aus der Analyse ausgeschlossen. Demnach sind forstliche Maßnahmen als wesentliche Ursache der Erhöhung der β -Diversität im

UG anzunehmen. Wir vermuten, dass hier Baumartenwechsel, Altersklasseneffekte, unterschiedliche forstliche Bewirtschaftungsintensitäten sowie forstliche Eingriffe wie die Kulturbegründung mittels Bodenbearbeitung nach Kahlschlag und die Anlage von Rückegassen eine Rolle spielen. Insgesamt wird durch die Vielzahl waldbaulicher Maßnahmen im Wirtschaftswald eine höhere Heterogenität erreicht als in unbewirtschafteten Wäldern (VON OHEIMB 2003, MEYER & SCHMIDT 2008).

Insbesondere auf den armen Kiefern- und Eichenwaldstandorten hat die verbesserte Nährstoffsituation durch Eutrophierung eine positive Wirkung auf Bestandeswachstum, Baumernährung und Oberbodenzustand (ANDERS et al. 2002). Dieser Standortwandel zeigt sich auch in zunehmender Naturverjüngung bei Laubbaumarten wie *Quercus* spp. und *Fagus sylvatica* (ANDERS et al. 2002), beide trotz starken Wildverbisses Gewinnerarten im UG. Für die Forstwirtschaft resultiert daraus ein größerer waldbaulicher Spielraum, der im UG durch Umbau etlicher *Pinus sylvestris*-Reinbestände zu *Pseudotsuga-menziesii*-, *Quercus rubra*-, *Q. robur*- oder *Fagus sylvatica*-Beständen auch genutzt wurde. Die einzelnen Baumarten wirken durch Unterschiede in Lichtklima, Phänologie und Streuqualität unterschiedlich auf die Bodenvegetation. Diese Totalumbauten dürften eine wesentliche Ursache für die fehlende Homogenisierung der Vegetation trotz Angleichung der Bodenunterschiede im UG sein: Bodensaure Buchenwälder zeichnen sich im Vergleich zu Kiefernwäldern in Norddeutschland durch eine besondere Artenarmut aus (HEINKEN 1995, DENNER & SCHMIDT 2008). Im UG zeigen insbesondere junge Douglasien-, Buchen- und Roteichen-Bestände eine solche artenarme Bodenvegetation. Weil die Artenzahlen hier zurückgegangen sind, unterschied sich nicht nur die Baumschicht, sondern auch die Bodenvegetation der einzelnen Plots innerhalb eines für 1960 definierten Waldtyps 2015 stärker voneinander. Dazu kommen Altersklasseneffekte: Jüngere Kiefern-Reinbestände etwa weisen im Vergleich zu älteren Beständen eine deutlich arten- und deckungsärmere Bodenvegetation auf (ANDERS et al. 2002).

Kahlschläge führen zu gravierenden Veränderungen der Licht- und Nährstoffsituation und damit der Bodenvegetation. In der ersten folgenden Phase kommt es zu einem dichten Bestand an schnellwüchsigen Gräsern und Kräutern (oft typischen Schlagflurarten); später verändert sich die Vegetation zu Gunsten typischer Arten geschlossener Wälder (LEUSCHNER & ELLENBERG 2017). Im UG kamen 2015 Kahlschlagsflächen mit künstlicher Verjüngung nach Bodenbearbeitung vor, die sich in ihrer Vegetation klar von vollbestockten Flächen mit sonst gleichen Standortbedingungen unterschieden. Auch Rückegassen sind heute im UG weit verbreitet; sie führen zu einer lokalen Erhöhung der Diversität in der Bodenvegetation (MERCIER et al. 2019), die hauptsächlich durch das Auftreten von Störungszeigern zu erklären ist (SCHMIDT et al. 2018). Die veränderte Artenzusammensetzung mit nitrophilen Stauden nach starken forstlichen Eingriffen lässt sich im UG insbesondere in den Beständen des *Alnion incanae* beobachten und trägt dort zur Erhöhung der β -Diversität bei. Schließlich wurden manche Bestände der Bruch- und Feuchtwälder vermutlich stärker entwässert als andere, was ihre Diversifizierung ebenfalls erhöht haben dürfte.

6. Schlussfolgerungen

In unserer Studie wurde die Vegetationsentwicklung in Wirtschaftswäldern eines größeren Ausschnitts aus dem Nordostdeutschen Tiefland über einen Zeitraum von im Mittel 55 Jahren in einer Vielzahl unterschiedlicher Waldtypen untersucht. In vielen Waldtypen sind die charakteristischen Arten mit spezifischen Standortansprüchen zurückgegangen, während konkurrenzstarke Arten mit weniger spezifischen Standortansprüchen oder

nitrophile Arten zugenommen haben. Der Verlust von Spezialisten nasser bzw. nährstoffarmer und trockener, meist lichter Waldstandorte, der in unserem Datensatz mit einer Abnahme des Gesamtartenpools einhergeht, deckt sich mit dem überregionalen Trend. Dennoch ist die β -Diversität gestiegen, d. h. gemessen an diesem Parameter sind in der Vegetation keine generellen Homogenisierungstendenzen erkennbar. Wesentliche Ursache dafür dürfte eine Diversifizierung durch waldbauliche Eingriffe wie Kahlschlag, Bestandesbegründung und Baumartenwechsel sein, die in bisherigen Wiederholungsstudien unberücksichtigt blieben, aber auf der Landschaftsebene berücksichtigt werden sollten.

In Übereinstimmung mit anderen Studien lassen die Standortbedingungen dennoch Homogenisierungstendenzen erkennen, und der ursprünglich entlang von Licht-, Feuchte- und Nährstoffangebot ausgeprägte Standortsgradient hat sich sichtbar abgeschwächt. Die einzelnen Waldtypen reagierten dabei jedoch in Abhängigkeit von den standörtlichen Ausgangsbedingungen unterschiedlich stark auf die Veränderung von Standortkomponenten. Dies lässt eine unterschiedlich große Vulnerabilität von Waldlebensräumen gegenüber standörtlichen Veränderungen erkennen.

Bei den Vegetationsveränderungen sind sehr unterschiedliche Treiber erkennbar. Während auf feucht-nassen Standorten sinkende Grundwasserspiegel die wesentliche Ursache sein dürften, sind auf den grundwasserfernen Sandstandorten eine Eutrophierung durch Stickstoffdepositionen sowie die Aufgabe historischer Landnutzungsformen als Hauptfaktor anzusehen. Bei guter Nährstoff- und Wasserversorgung sind hingegen waldbauliche Eingriffe die Haupttreiber der Vegetationsveränderungen.


Beiträge der Autorinnen/Autoren zum Artikel


Die Erstaufnahme der Vegetation 1957–1963 wurde von Heinz Quitt, die Wiederholungsaufnahme 2015 von Kerstin Günther vorgenommen. Marcus Schmidt initiierte die Studie, bereitete die Daten der Erstaufnahme auf und erstellte die Karten. Thilo Heinken und Marcus Schmidt konzipierten die Studie und erstellten die Vegetationsgliederung. Kerstin Günther wertete die Vegetationsdaten aus, Thilo Heinken die Bestandesdaten. Das erste Manuskript wurde von Kerstin Günther verfasst und von Thilo Heinken und Marcus Schmidt überarbeitet. Alle Autoren diskutierten die Ergebnisse und brachten sich durch kritische Anmerkungen ein.

Danksagung

Wir danken Thomas Kudernatsch, David Schellenberger Costa und Jörg Ewald für wertvolle Hinweise zur Verbesserung des Manuskripts.

ORCID iDs

Thilo Heinken  <https://orcid.org/0000-0002-1681-5971>

Marcus Schmidt  <https://orcid.org/0000-0001-6712-6861>

Beilagen und Anhänge

Beilage S1. Gekürzte Stetigkeitstabelle der Waldtypen des Elbe-Havel-Winkels auf Basis der für die Erstaufnahme (um 1960) ermittelten Vegetationstypen.

Supplement S1. Shortened synoptic table of forest communities between the Elbe and Havel rivers, based on the vegetation types identified for the first survey (around 1960).

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

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

Anhang E1. Vegetationstabelle mit den Aufnahmen von 1956-63, Vegetationsaufnahmen und Arten geordnet nach den in dieser Arbeit für die Erstaufnahme ermittelten Vegetationstypen (s. Beilage S1).

Supplement E1. Table of relevés recorded in 1956-1963, relevés and species sorted according to the vegetation types determined in this article on the basis of the first survey (see Supplement S1).

Anhang E2. Vegetationstabelle mit den Aufnahmen von 2015, Vegetationsaufnahmen geordnet nach den in dieser Arbeit für die Erstaufnahme ermittelten Vegetationstypen.

Supplement E2. Table of relevés recorded in 1956-1963 and 2015, relevés sorted according to the vegetation types determined in this article on the basis of the first survey.

Literatur

- AMMER, C., VOR, T., KNOKE, T. & WAGNER, S. (2010): Der Wald-Wild-Konflikt. – *Gött. Forstwiss.* 5: 1–175.
- ANDERS, S., BECK, W., BOLTE, A., HOFMANN, G., JENSSEN, M., KRAKAU, U. & MÜLLER, J. (2002): Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands. – Verlag Dr. Kessel, Oberwinter: 283 pp.
- BECKER, T., SPANKA, J., SCHRÖDER, L. & LEUSCHNER, C. (2017): Forty years of vegetation change in former coppice-with-standards woodlands as a result of management change and N deposition. – *Appl. Veg. Sci.* 20: 304–313.
- BERG, C., DENGLER, J., ABDANK, A. & ISERMANN, M. (Eds.) (2004): Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung. Textband. – Weißdorn-Verlag, Jena: 606 pp.
- BERG, C., DRESCHER, A. & ESSL, F. (2017): Using relevé-based metrics to explain invasion patterns of alien trees in temperate forests. – *Tuexenia* 37: 127–142.
- BERGMEIER, E. (2020): Die Vegetation Deutschlands – eine vergleichende Übersicht der Klassen, Ordnungen und Verbände auf Grundlage der EuroVegChecklist. – *Tuexenia* 40: 19–32.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BAETEN, L., CRAVEN, D. ... VERHEYEN, K. (2015): Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. – *Glob. Change Biol.* 21: 3726–3737.
- BLE (BUNDESMINISTERIUM FÜR LANDWIRTSCHAFT UND ERNÄHRUNG) (2020): Waldbrandstatistik der Bundesrepublik Deutschland für das Jahr 2019. – URL: https://www.ble.de/DE/BZL/Daten-Berichte/Wald/wald_node.html [Zugang am 15.01.2021].
- BMEL (BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT) (Ed.) (2018): Der Wald in Deutschland - Ausgewählte Ergebnisse der dritten Bundeswaldinventur. Aufl. 3. – Berlin: 52 pp.
- BMU (BUNDESMINISTERIUM FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ, UND REAKTORSICHERHEIT) (Ed.) (2007): Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt. – Berlin: 178 pp.
- CHUDOMELOVÁ, M., HÉDL, R., ZOUHAR, V. & SZABÓ, P. (2017): Open oakwoods facing modern threats: Will they survive the next fifty years? – *Biol. Conserv.* 210, Part A: 163–173.
- CHYTRÝ, M., JAROŠÍK, V., PYŠEK, P., HÁJEK, O., KNOLLOVÁ, I., TICHÝ, L. & DANIHELKA, J. (2008): Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. – *Ecology* 89: 1541–1553.
- CHYTRÝ, M., TICHÝ, L., HOLT, J. & BOTTA-DUKÁT, Z. (2002): Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. – *J. Veg. Sci.* 13: 79–90.
- DE FRENNE, P., RODRIGUEZ-SANCHEZ, F., COOMES, D. ... VERHEYEN, K. (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. – *Proc. Nat. Acad. Sci.* 110: 18561–18565.
- DENNER, M. & SCHMIDT, P.A. (2008): Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus von Kiefernforsten zu Buchenmischwäldern in der Dübener Heide auf die Bodenvegetation. – *Tuexenia* 28: 51–84.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensozioökologie. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 683 pp.
- DIETZ, L., COLLET, C., DUPOUEY, J.L., LACOMBE, E., LAURENT, L. & GEGOUT, J.C. (2020): Wind-storm-induced canopy openings accelerate temperate forest adaptation to global warming. – *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9: 2067–2077.

- DIRNBÖCK, T., GRANDIN, U., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. ... UZIĘBŁO K.A. (2014): Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. – *Glob. Change Biol.* 20: 429–440.
- DITTMANN, T., HEINKEN, T. & SCHMIDT, M. (2018): Die Wälder von Magdeburgerforst (Fläming, Sachsen-Anhalt) – Eine Wiederholungsuntersuchung nach sechs Jahrzehnten. – *Tuexenia* 38: 11–42.
- DÖLLE, M., HEINRICHS, S., SCHULTE, U. & SCHMIDT, W. (2016): Vom Auenwald zum Sauenwald - Vegetationsentwicklung in der Naturwaldzelle "Kerpener Bruch" (Nordrhein-Westfalen). – *Natur und Landschaft* 91: 161–169.
- DÖRFLER, I. (2013): Vegetation change of wet and moist forests in NE German nature reserves. – Masterarbeit Univ. Potsdam; Potsdam: 95 pp.
- DÖRING-MEDERAKE, U. (1991): Feuchtwälder im nordwestlichen Tiefland: Gliederung - Ökologie - Schutz. – *Scr. Geobot.* 19: 1–122.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1095 pp.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – *Scr. Geobot.* 18: 1–262.
- ERFMEIER, A., HALDAN, K.L., BECKMANN, L.M., BEHRENS, M., ROTERT, J. & SCHRAUTZER, J. (2019): Ash dieback and its impact in near-natural forest remnants - a plant community-based inventory. – *Front. Plant Sci.* 10, doi: 10.3389/fpls.2019.00658.
- EWALD, J., HENNEKENS, S., CONRAD, S. GODEFROID, A. (2013): Spatial and temporal patterns of Ellenberg nutrient values in forests of Germany and adjacent regions – a survey based on phytosociological databases. – *Tuexenia*: 33: 93–109.
- FISCHER, A., MICHLER, B., FISCHER, H.S., BRUNNER, G., HÖSCH, S., SCHULTES, A. & TITZE, P. (2015): Flechtenreiche Kiefernwälder in Bayern: Entwicklung und Zukunft. – *Tuexenia* 35: 9–29.
- GAUER, J. & ALDINGER, E. (Eds.) (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands. – Mitt. Ver. Forstl. Standortsk. Forstpflanzenzüchtung 43: 1–324.
- GLASER, F. & HAUCKE, U. (2004): Historisch alte Waldstandorte und Hutewälder in Deutschland. Ergebnisse bundesweiter Auswertungen. – *Angew. Landschaftsökol.* 61: 1–193.
- HÄRDTLE, W., HEINKEN, T., PALLAS, J. & WELB, W. (1997): *Quercus-Fagetum* (H5). Sommergrüne Laubwälder Teil 1: *Quercion roboris*. Bodensaure Eichenmischwälder. – *Synop. Pflanzenges. Dtschl.* 2: 1–51.
- HÉDL, R., KOPECKÝ, M. & KOMÁREK, J. (2010): Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. – *Divers. Distrib.* 16: 267–276.
- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland. Gliederung, Standortsbedingungen, Dynamik. – *Diss. Bot.* 239: 1–311.
- HEINKEN, T. (2008): *Vaccinio-Piceetum* (H7). Beerstrauch-Nadelwälder Teil 1: *Dicrano-Pinion*. Sand- und Silikat-Kiefernwälder. – *Synop. Pflanzenges. Dtschl.* 10: 1–88.
- HEINKEN, T. (2019): Vom bodensauren Niederwald zum mesophilen Hochwald – Vegetationsveränderungen in Eichenmischwäldern im Flachland südlich der Aller im Verlauf von 25 Jahren. – *Braunschw. Geobot. Arb.* 13: 119–139.
- HEINRICHS, S. & SCHMIDT, W. (2017): Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. – *Appl. Veg. Sci.* 20: 271–281.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2012): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? – *Biodiv. Ecol.* 4: 49–62.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2014): 50 Jahre Konstanz und Dynamik im Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) - Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – *Tuexenia* 34: 9–38.
- HESMER, H. (1937): Die heutige Bewaldung Deutschlands. – Paul Parey, Berlin: 52 pp.
- HILL, M., PRESTON, C., BOSANQUET, S. & ROY, D. (2007): BRYOATT: attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts. – Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon, Cambridge-shire: 88 pp.
- HOFMANN, G. (2007): Die Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) in der Vegetation Nordostdeutschlands. – In: MLUV (Ed.): Die Kiefer im norddeutschen Tiefland – Ökologie und Bewirtschaftung. Eberswalder Forstl. Schriftenr. 32: 41–53.
- HORN, H.S. (1966): Measurement of "Overlap" in comparative ecological studies. – *Am. Nat.* 100: 419–424.

- HÜGIN, G. (1990): Die Mooswälder der Freiburger Bucht – Wahrzeichen einer alten Kulturlandschaft gestern – heute ... und morgen? – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ. 29: 1–88.
- KOLEFF, P., GASTON, K.J. & LENNON, J.K. (2003): Measuring beta diversity for presence-absence data. – J. Anim. Ecol. 72: 367–382.
- KOPECKÝ, M., HÉDL, R. & SZABÓ, P. (2013): Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. – J. Appl. Ecol. 50: 79–87.
- KOPECKÝ, M. & MACEK, M. (2015): Vegetation resurvey is robust to plot location uncertainty. – Divers. Distrib. 21: 322–330.
- KREUTZER, K. (1972): Über den Einfluß der Streunutzung auf den Stickstoffhaushalt von Kiefernbeständen (*Pinus silvestris* L.). – Forstwiss. Cbl. 91: 263–270.
- KUDERNATSCH, T., BLASCHKE, M., WALENTOWSKI, H. & BERNHARDT-RÖMERMANN, M. (2019): Walddynamik im Naturwaldreservat Echinger Lohe - Erkenntnisse aus vier Jahrzehnten Dauerbeobachtung. – Tuexenia 39: 101–119.
- KÜHN, S.L. & HEINKEN, T. (2017): Vegetationsveränderungen im NSG Bredower Forst im Verlauf von 50 Jahren – Analyse anhand historischer Vegetationsaufnahmen. – Naturschutz Landschaftspfl. Brandenbg. 26 (4): 24–36.
- LANDESBETRIEB FORST BRANDENBURG, LANDESKOMPETENZZENTRUM FORST EBERSWALDE (Ed.) (2004): Hilfstafeln für den Forstbetrieb Grafische Ertragstafelauszüge für das nordostdeutsche Tiefland – Eberswalde: 125 pp
- LEMBCKE, G., KNAPP, O. & DITTMAR, E. (2000): Ertragstafel für die Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) im nordostdeutschen Tiefland. – Ed. Landesforstanstalt Eberswalde: 101 pp
- LEUSCHNER, C. & ELLENBERG, H. (2017): Ecology of Central European Forests - Vegetation Ecology of Central Europe. Vol. I. – Springer, Cham: 971 pp.
- LUDWIG, G., HOFBAUER, N. & MATZKE-HAJEK, G. (2011): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Band 6: Pilze (Teil 2) – Flechten und Myxomyceten. – Naturschutz Biol. Vielfalt 70 (60): 1–240.
- METZING, D., HOFBAUER, N., LUDWIG, G. & MATZKE-HAJEK, G. (2018): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Band 7: Pflanzen. – Naturschutz Biol. Vielfalt 70 (7): 1–784.
- MERCIER, P., AAS, G. & DENGLER, J. (2019): Effects of skid trails on understory vegetation in forests: A case study from Northern Bavaria (Germany). – For. Ecol. Manag. 453: 117579.
- MEYER, P. & SCHMIDT, M. (2008): Aspekte der Biodiversität von Buchenwäldern- Konsequenzen für eine naturnahe Bewirtschaftung. – Beitr. NW-FVA 3: 159–192.
- MEYNEN, E., SCHMITHÜSEN, J., GELLERT, J., NEEF, E., MÜLLER-MINY, H. & SCHULTZE, J.H. (Eds.) (1961): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. – Gemeinschaftsveröffentlichung des Instituts für Landeskunde und des Deutschen Instituts für Länderkunde. Remagen. 8: 1001–1218.
- MLU (MINISTERIUM FÜR LANDWIRTSCHAFT UND UMWELT SACHSEN-ANHALT) (2014): Der Wald in Sachsen-Anhalt. Ausgewählte Ergebnisse der dritten Bundeswaldinventur. – Magdeburg: 34 pp.
- MULE (MINISTERIUM FÜR UMWELT, LANDWIRTSCHAFT UND ENERGIE SACHSEN-ANHALT) (2019): Waldzustandsbericht 2013: 44 pp.
- MLUL (MINISTERIUM FÜR LÄNDLICHE ENTWICKLUNG, UMWELT UND LANDWIRTSCHAFT BRANDENBURG) (2015): Wälder Brandenburgs. Ergebnisse der ersten landesweiten Waldinventur. – Potsdam: 33 pp.
- NAAF, T. & KOLK, J. (2016): Initial site conditions and interactions between multiple drivers determine herb-layer changes over five decades in temperate forests. – For. Ecol. Manag. 366: 153–165.
- NAAF, T. & WULF, M. (2010): Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. – Biol. Conserv. 143: 848–855.
- NEHRING, S., KOWARIK, I. & RABITSCH, W. (2013): Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Pflanzen. – BfN-Skripten 352: 1–204.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F., FRIENDLY, M. WAGNER, H. (2020): Package “vegan”: Community Ecology Package. version 2.5-7 – URL <https://github.com/vegandevs/vegan> [Zugriff am 20.03.2021].
- PERRING, M.P., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BAETEN, L. VERHEYEN, K. (2017): Global environmental change effects on plant community composition trajectories depend upon management legacies. – Glob. Change Biol. 24: 1722–1740.

- PETZOLD, J., DITTRICH, S., FICHTNER, A., HÄRDTLE, W., NAUMANN, B. & VON OHEIMB, G. (2018): Effects of forest management intensity on herb layer plant diversity and composition of deciduous forest communities in Northern Germany. – *Tuexenia* 38: 79–96.
- PRACH, J. & KOPECKÝ, M. (2018): Landscape-scale vegetation homogenization in Central European sub-montane forests over the past 50 years. – *Appl. Veg. Sci.* 21: 373–384.
- PRETZEL, D. & REIF, A. (1999): Erlenbruchwälder im Oberrheingraben und ihre Degradationsstadien. – *Tuexenia* 19: 179–191.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM (2015): QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. – URL: <http://qgis.osgeo.org> [Zugriff am 25.03.2020].
- R CORE TEAM (2019): R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Wien, Österreich. – URL: <http://www.R-project.org> [Zugriff am 02.02.2019].
- REINECKE, J., KLEMM, G. & HEINKEN, T. (2011): Veränderung der Vegetation nährstoffarmer Kiefernwälder im nördlichen Spreewald-Randgebiet zwischen 1965 und 2010. – *Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenbg.* 144: 63–97.
- REINECKE, J., KLEMM, G. & HEINKEN, T. (2014): Vegetation change and homogenization of species composition in temperate nutrient deficient Scots pine forests after 45 yr'. – *J. Veg. Sci.* 25: 113–121.
- SCHAAP, M., HENDRIKS, C., KRANENBURG, R., KUENEN, J., SEGERS, A., SCHLUTOW, A., NAGEL, H.-D., RITTER, A. & BANZHAF, S. (2018): PINETI-3: Modellierung atmosphärischer Stoffeinträge von 2000 bis 2015 zur Bewertung der ökosystem-spezifischen Gefährdung von Biodiversität durch Luftschadstoffe in Deutschland. Studie im Auftrag des Umweltbundesamtes. – Dessau-Roßlau: 148 pp.
- SCHMIDT, M. (2010): Vom Hutewald zum „Urwald“ - Veränderungen von Flora und Vegetation im Naturschutzgebiet „Urwald Sababurg“ (Reinhardswald) über 100 Jahre. – *Forstarchiv* 81: 53–60.
- SCHMIDT, M., MEYER, P. & BEDARFF, U. (2018): Einfluss von Störungen auf die Vegetation von Buchenwäldern. – *AFZ-DerWald* 20: 20–22.
- SCHMIDT, M. & SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – *Forstarchiv* 78: 205–214.
- SCHMIDT, W. (1974): Die vegetationskundliche Untersuchung von Dauerprobestellen. – *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. N.F.* 17: 103–106.
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften - Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt an Beispielen aus Wäldern. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* 11: 133–156.
- SCHMIEDEL, I., GOEDECKE, F. & BERGMIEIER, E. (2019): Plant communities of the Eifel National Park (Germany) – An assessment based on the first Permanent Plot Inventory. – *Tuexenia* 39: 41–74.
- SCHULDT, B., BURAS, A., AREND, M. ... KAHMEN, A. (2020): A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. – *Basic Appl. Ecol.* 45: 86–103.
- SCHULZE, I.-M., BOLTE, A., SEIDLING, W., STETZKA, K.-M. & WELLBROCK, N. (2000): Vegetationskundliche Aufnahmen im Level II-Programm: Methoden, Auswertungen, erste Ergebnisse. – *Forstarchiv* 71: 76–83.
- STAUDE, I.R., WALLER, D.M., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. ... BAETEN, L. (2020): Replacements of small- by large-ranged species scale up to diversity loss in Europe's temperate forest biome. – *Nature Ecol. Evol.* 4: 802–808.
- STEFAŃSKA-KRZACZEK, E., FALTYNOWICZ, W., SZYPULA, B. & KAÇKI, Z. (2018): Diversity loss of lichen pine forests in Poland. – *Eur. J. For. Res.* 137: 419–431.
- STRUBELT, I., DIEKMANN, C., PEPPLER-LISBACH, C., GERKEN, A. & ZACHARIAS, D. (2019): Vegetation changes in the Hasbruch forest nature reserve (NW Germany) depend on management and habitat type. – *For. Ecol. Manag.* 444: 78–88.
- THIERE, J. (1968): Vergleichende Untersuchungen an Wald- und Ackerböden des Jungmoränengebietes der DDR. – *Diss. Dt. Akad. Landwirtsch. Wiss. Berlin*: 207 pp.
- THOM, D. & SEIDL, R. (2016): Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests: Disturbance impacts on biodiversity and services. – *Biol. Rev.* 91: 760–781.
- TICHÝ, L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *J. Veg. Sci.* 13: 451–453.
- VAN DER MAAREL, E. (1979): Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects community similarity. – *Vegetatio* 39: 97–114.

- VERHEYEN, K., BAETEN, L., DE FRENNE, P. VERSTRAETEN, G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests: Drivers of change in forest understorey vegetation. – *J. Ecol.* 100: 352–365.
- VON OHEIMB, G. (2003): Einfluss forstlicher Nutzung auf die Artenvielfalt und Zusammensetzung der Gefäßpflanzen in norddeutschen Laubwäldern. – Verlag Dr. Kovac, Hamburg: 261 pp.
- VOR, T., SPELMANN, H., BOLTE, A. & AMMER, C. (Hrsg.) (2015): Potenziale und Risiken eingeführter Baumarten. Baumartenportraits mit naturschutzfachlicher Bewertung. – *Göttinger Forstwiss.* 7: 1–296.
- WAGNER, V., CHYTRÝ, M., JIMÉNEZ-ALFARO, B. ... PYŠEK., P. (2017): Alien plant invasions in European woodlands. – *Diversity Distrib.* 23: 969–981.
- WERNICKE, N. (1999): Die Nutzung unserer Landschaft durch den Menschen. Teil II: Die Untere Havel-Besiedlung und Nutzung im Wandel der Zeit. – *Untere Havel, Naturkd. Ber.* 9: 5–20.
- WOLDA, H. (1981): Similarity indices, sampple size and diversity. – *Oecologia* 50: 296–302.

Günther et al.: Veränderungen der Waldvegetation im Elbe-Havelwinkel von 1960 bis 2015

Beilage S1. Gekürzte Stetigkeitstabelle der Waldtypen des Elbe-Havel-Winkels auf Basis der für die Erstaufnahme (um 1960) ermittelten Vegetationstypen. Die Gesellschaftstreue nach dem *Phi*-Koeffizienten (multipliziert mit 100) ist als Hochzahl angegeben, sofern die *Phi*-Koeffizienten signifikant sind ($p < 0,05$ nach einem exakten Test nach Fisher). Die diagnostischen Arten der Gesellschaften (signifikanter *Phi*-Koeffizient $> 0,25$, Stetigkeit $> 20\%$) sind mit grauer Farbe dargestellt und nach abnehmender Treue geordnet; die übrigen Arten sind in abnehmender Stetigkeit (in %) geordnet. Dargestellt sind nur Arten mit einer Häufigkeit von mehr als 20% in einem Vegetationstyp.

Supplement S1. Shortened synoptic table of forest communities between the Elbe and Havel rivers, based on the vegetation types identified for the first survey (around 1960). The fidelity according to the *Phi* coefficient (multiplied by 100) is given in superscript, if it is significant ($p < 0.05$ according to Fisher's exact test). Diagnostic species of the communities (*Phi* coefficient > 0.25 , constancy $> 20\%$) are marked by grey background and sorted according to their diagnostic value in each group; all other species are sorted according to their constancy (in %). Only species with a constancy of more than 20% in one vegetation type are listed.

- CA *Carici elongatae-Alnetum (Alnion glutinosae)*
- Ai *Alnion incanae*
- BP *Betulion pubescentis*
- BQ *Betulo-Quercetum (Quercion roboris)*
- DP *Deschampsia flexuosa-Pinus sylvestris*-Gesellschaft (*Dicrano-Pinion*)
- LP *Leucobryo-Pinetum (Dicrano-Pinion)*
- CP *Cladonio-Pinetum (Dicrano-Pinion)*

Spalte / column	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Waldtyp / forest type	CA	Ai	BP	BQ	DP	LP	CP	CA	Ai	BP	BQ	DP	LP	CP
Anzahl Aufnahmen / no. of relevés	12	12	5	11	43	42	13	12	5	11	43	42	13	13
Aufnahmeperiode / recording period	1960	1960	1960	1960	1960	1960	1960	2015	2015	2015	2015	2015	2015	2015
Baumschicht / tree layer														
Alnus glutinosa	100 ⁶⁸	67 ³⁷		18				92 ⁷²	33 ¹³	20				
Fraxinus excelsior	33 ²⁷	50 ⁴⁸						25 ²⁴	25 ²⁴		9 ¹			
Betula pubescens	42 ³²	17 ³	40 ³¹					25 ¹⁸		40 ³⁸				
Quercus robur	8	58 ²¹	40 ⁵	100 ⁵⁷	14	17		8	67 ³⁹		73 ⁴⁵	19	10	
Fagus sylvatica				18 ⁴⁰					8 ⁵		27 ³⁸	2	2	
Pinus sylvestris		25		27	93 ³⁶	98 ⁴⁰	100 ⁴²	8	17	60 ⁷	27	74 ¹⁹	90 ³²	85 ²⁷
Betula pendula	17	42 ²²		18	33 ¹³	14	15	17	25	20	18	35 ¹⁰	29 ⁴	31 ⁶
Strauchschicht / shrub layer														
Ulmus laevis	25 ⁴⁷								8 ²⁷					
Ribes nigrum	25 ⁴⁷													
Salix cinerea	33 ⁴⁶	8 ³			2									
Alnus glutinosa	83 ⁷⁰	42 ²⁵						50 ⁵²	17 ⁸		9			
Prunus padus	50 ³⁹	42 ³⁰		9	5	2		50 ⁴⁷	17 ⁶		9	7	2	
Crataegus laevigata et monogyna	17 ²	58 ⁵⁰		27 ¹⁴	2				17 ²⁰		18 ²²	5		
Euonymus europaea	8 ⁴	33 ⁴⁷							8 ²⁷					
Sambucus nigra	8	42 ⁵²			5			17 ²²	17 ²²			2		
Fraxinus excelsior	25 ²³	33 ³⁵			5			17 ¹⁸	17 ¹⁸		9 ⁵			
Sorbus aucuparia	50 ¹⁹	58 ²⁷	20	36 ⁷	35 ⁶			17 ⁷	8	18 ⁹	17 ⁹	23 ¹⁶	12	
Frangula alnus	75 ²⁴	58 ¹⁰	80 ²⁸	45	56 ⁸	7		8	33 ⁸	60 ³³	27 ²	26	14	8
Pinus sylvestris			60 ⁴⁸		26 ¹⁰	29 ¹⁴						16 ¹⁶	21 ²⁵	8 ²
Betula pubescens	25 ¹¹	25 ¹¹	40 ²⁸	9	7						9 ²⁴	2 ²		
Betula pendula	17	25 ²	20	18	40 ¹⁶	36 ¹²	8		17		18	33 ¹⁴	36 ¹⁷	31 ¹²
Quercus robur	33 ¹⁸	25 ⁹		9	33 ¹⁷	19 ²		8	8		9	12 ⁵	14 ⁹	8
Kraut- und Moosschicht / herb and moss layer (M)														
Carex elongata	92 ⁸⁶	17 ¹						83 ⁷⁷	25 ¹¹					
Carex acutiformis	67 ⁶⁹	17 ⁶						67 ⁶²	8	20 ⁷		2		
Carex elata	50 ⁶⁸							25 ⁴⁷						
Phragmites australis	42 ⁶⁰				2			25 ⁴⁷						
Eupatorium cannabinum	33 ⁴⁷	8 ⁴						25 ⁴⁷						
Anemone nemorosa	50 ⁴¹	33 ²²		18 ⁴				67 ⁴⁸	42 ²²		27 ⁷	5		
Impatiens noli-tangere	25 ³³	17 ¹⁹						33 ⁵⁵						
Iris pseudacorus	67 ⁶⁴	25 ¹⁴			2			33 ³⁷	25 ²⁵					
M Brachythecium rutabulum	58 ⁵²				2			58 ³⁶	50 ²⁸	20	9	12	5	
Thelypteris palustris	83 ⁹⁰							8		60 ⁶⁹				
Galium palustre s. str.	83 ⁹⁰							17 ²⁷	8 ⁹			2		
Cirsium palustre	75 ⁷⁴	17 ⁴			2			17 ³⁸						
Peucedanum palustre	50 ⁶⁸													
M Hylocomium splendens	58 ⁶⁶	8			2									
Lythrum salicaria	42 ⁶²							8 ⁹		20 ³³				
Lycopus europaeus	50 ⁵⁶	17 ¹⁰												
Carex riparia	33 ⁵⁵							17 ³⁸						
Lysimachia thyrsoflora	33 ⁵⁵													
Rorippa amphibia	33 ⁵⁵													
M Tetraxis pellucida	33 ⁵⁵													
Carex vesicaria	25 ⁴⁷							8 ²⁷						
Alisma plantago-aquatica s. str.	25 ⁴⁷													
M Rhodobryum roseum	25 ⁴⁷													
Phalaris arundinacea	25 ⁴⁷													
Stellaria alsine	25 ⁴⁷													
Ficaria verna s. str.	25 ³³	17 ¹⁹							8 ²⁷					
Calystegia sepium	42 ³⁰	25 ¹¹		36 ²⁴	5									
Maianthemum bifolium	33 ²⁸	25 ¹⁸		9	12			17 ¹⁸	17 ¹⁸		9 ⁵			
Impatiens parviflora		8 ²⁷						50 ³⁵	33 ¹⁷		18	19 ¹	2	
Fraxinus excelsior		8 ²⁰			5 ⁹			33 ²⁶	25 ¹⁵		27 ¹⁸	2		
Humulus lupulus	58 ⁵¹	42 ³²						50 ⁴⁸	33 ²⁷					
Urtica dioica s. l.	67 ³⁷	92 ⁶⁰		18	5	7		83 ⁵⁰	58 ²⁸	20	27	2	5	
Deschampsia cespitosa s. str.	83 ⁴⁹	75 ⁴¹		27	19			67 ⁴⁵	33 ¹²	40 ¹⁹		7	2	
Scutellaria galericulata	42 ³⁵	50 ⁴⁵						25 ²⁸	17 ¹⁵		9 ³			
M Mnium hornum	58 ³⁷	50 ²⁹		36 ¹⁵	2			42 ⁵³			9 ²	2		
Lysimachia vulgaris	58 ²⁷	67 ³⁴	40 ¹⁰	18	16	2		42 ³⁴	17 ⁴	20 ⁸	9	5		
Calamagrostis canescens	33 ³²	33 ³²			2			25 ²²	33 ³⁴			7		
M Plagiommium undulatum	67 ⁴⁹	67 ⁴⁹			2			8 ⁶	8 ⁶	20 ²⁷				
Filipendula ulmaria	25 ²⁸	25 ²⁸							8 ²⁷					
Cirsium oleraceum	8 ⁷	25 ³⁹						8 ²⁷						
Glechoma hederacea	25 ¹⁶	42 ³⁷		18 ⁸				67 ⁴⁶	42 ²¹	20	18			
Galium aparine	33 ¹⁹	75 ⁶⁵			5			67 ⁴³	58 ³⁵		18	12	2	
Milium effusum	17 ²	50 ³⁹		36 ²⁴	5			50 ³⁶	50 ³⁶		18 ¹	2		
Geranium robertianum s. str.	8	33 ³⁶		18 ¹⁴				33 ¹³	58 ³⁹		36 ¹⁶	7	7	
Geum urbanum		33 ⁵²			2			8 ⁶	8 ⁶		18 ²⁵			
Holcus lanatus	8	50 ⁶⁰			2			17 ¹⁸	8 ⁴			7 ²	2	8 ³
Viola reichenbachiana		33 ⁵⁵							8 ²⁷					
Stachys sylvatica	8 ²	42 ⁵⁵						8 ⁴	17 ¹⁸		18 ²⁰			
Lysimachia nummularia	33 ²²	58 ⁵¹							8 ²⁷					
Brachypodium sylvaticum		33 ⁴⁷		9 ⁵				17 ¹⁶	8 ³	20 ²²			2	
M Atrichum undulatum	17 ¹¹	42 ⁴⁷			5				8 ¹²		9 ¹⁴	5 ⁴		
Mercurialis perennis	8 ²	33 ⁴¹		9 ³					17 ³⁸					
Galeobdolon luteum	8 ⁷	25 ³⁹												
Paris quadrifolia	17 ¹⁹	25 ³³												
Rubus fruticosus agg.	33 ¹⁰	50 ²⁶	20	27 ⁴	28 ⁴	5		17	67 ⁴⁰		27 ²	30 ⁵	10	23
Convolvulus arvensis					2 ¹⁴			8	33 ³⁵		18 ¹³	2		
Dryopteris filix-mas s. str.		17 ³⁰			7 ⁸			33 ²⁰	42 ²⁹			16	12	8
Poa trivialis subsp. trivialis		8 ²⁷						17 ⁷	33 ²⁹	20 ¹²		5	2	
Crataegus laevigata et monogyna		8 ²⁷						25 ²¹	33 ³²		9	2	2	
Molinia caerulea s. str.	8	8	100 ⁶⁷	27	37 ⁹	10		8	8	100 ⁷⁵	18	19	7	
Carex nigra			40 ⁶⁰							40 ⁵⁸		2		
Carex canescens			40 ⁶⁰							40 ⁶⁰				
Juncus effusus	25 ³	25 ³	60 ³⁷	27 ⁵	14	5		33 ⁸	50 ²⁴	40 ¹⁴	36 ¹¹	12	2	

Beilage E1. Vegetationsstabelle mit den Aufnahmen von 1956-63, Vegetationsaufnahmen und Artengeometrie nach den in dieser Arbeit für die Erstaufnahme ermittelten Vegetationstypen (6. Beilage S1). Bearbeitung: Q-Hain/Quit

Supplement E1. Table of relevés recorded in 1956-1963, relevés and species sorting according to the vegetation types determined in this article on the basis of the first survey (see Supplement S1).

- 1 Carici elongatae-Alnetum (Alfion glutinosae)
2 Alnus incanae
3 Betula pubescens
4 Betula-Quercetum (Quercion roboris)
5 Deschampsia flexuosa-Prunus sylvestris-Gesellschaft (Dicrano-Pinion)
6 Lonicobrya-Quercum (Dicrano-Pinion)
7 Cladonia-Pinetum (Dicrano-Pinion)
8 Betulopetrum glutinum-Prunus sylvestris-Gesellschaft

- a Abbildung ohne Trennwand
b Abbildung mit Galium verum-Gruppe

Table with columns for site ID, year, and species codes. Rows are organized into sections: Baumreich, Strauchreich, Krautreich, and Moosflecht. Each row contains a list of species codes and their corresponding presence/absence data across 30 sites.

Beilage E2. Vegetationskarte mit den Aufnahmen von 2015, Vegetationsaufnahmen geordnet nach den in dieser Arbeit für die Erstaufnahme 1957-1963 ermittelten Vegetationstypen (s. Beilage S1). Bearbeitung: G. Kerstin Günther.

Supplement E2. Table of relevés recorded in 2015, relevés sorted according to the vegetation types determined in this article on the basis of the first survey 1957-1963 (see Supplement S1).

- 1 *Carici elongatae-Alnetum (Alnion glutinosae)*
- 2 *Alnion incanae*
- 3 *Betuletum pubescens*
- 4 *Betulo-Quercetum (Quercion roboris)*
- 5 *Deschampsia flexuosa-Pinus sylvestris-Gesellschaft (Dicrano-Pinion)*
- 6 *Lonicobrya-Finetum (Dicrano-Pinion)*
- 7 *Cladonia-Finetum (Dicrano-Pinion)*
- 8 *Brachypodium sylvaticum-Pinus sylvestris-Gesellschaft*

a Ausbildung ohne Treerarten
b Ausbildung mit *Galium verum*-Gruppe

Wahly Nr (1960)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						
Laufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						
Pkx-ID bei Heinz Quitt	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282	283	284	285	286	287	288	289	290	291	292	293	294	295	296	297	298	299	300	301	302	303	304	305	306	307	308	309	310	311	312	313	314	315	316	317	318	319	320	321	322	323	324	325	326	327	328	329	330	331	332	333	334	335	336	337	338	339	340	341	342	343	344	345	346	347	348	349	350	351	352	353	354	355	356	357	358	359	360	361	362	363	364	365	366	367	368	369	370	371	372	373	374	375	376	377	378	379	380	381	382	383	384	385	386	387	388	389	390	391	392	393	394	395	396	397	398	399	400	401	402	403	404	405	406	407	408	409	410	411	412	413	414	415	416	417	418	419	420	421	422	423	424	425	426	427	428	429	430	431	432	433	434	435	436	437	438	439	440	441	442	443	444	445	446	447	448	449	450	451	452	453	454	455	456	457	458	459	460	461	462	463	464	465	466	467	468	469	470	471	472	473	474	475	476	477	478	479	480	481	482	483	484	485	486	487	488	489	490	491	492	493	494	495	496	497	498	499	500	501	502	503	504	505	506	507	508	509	510	511	512	513	514	515	516	517	518	519	520	521	522	523	524	525	526	527	528	529	530	531	532	533	534	535	536	537	538	539	540	541	542	543	544	545	546	547	548	549	550	551	552	553	554	555	556	557	558	559	560	561	562	563	564	565	566	567	568	569	570	571	572	573	574	575	576	577	578	579	580	581	582	583	584	585	586	587	588	589	590	591	592	593	594	595	596	597	598	599	600	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610	611	612	613	614	615	616	617	618	619	620	621	622	623	624	625	626	627	628	629	630	631	632	633	634	635	636	637	638	639	640	641	642	643	644	645	646	647	648	649	650	651	652	653	654	655	656	657	658	659	660	661	662	663	664	665	666	667	668	669	670	671	672	673	674	675	676	677	678	679	680	681	682	683	684	685	686	687	688	689	690	691	692	693	694	695	696	697	698	699	700	701	702	703	704	705	706	707	708	709	710	711	712	713	714	715	716	717	718	719	720	721	722	723	724	725	726	727	728	729	730	731	732	733	734	735	736	737	738	739	740	741	742	743	744	745	746	747	748	749	750	751	752	753	754	755	756	757	758	759	760	761	762	763	764	765	766	767	768	769	770	771	772	773	774	775	776	777	778	779	780	781	782	783	784	785	786	787	788	789	790	791	792	793	794	795	796	797	798	799	800	801	802	803	804	805	806	807	808	809	810	811	812	813	814	815	816	817	818	819	820	821	822	823	824	825	826	827	828	829	830	831	832	833	834	835	836	837	838	839	840	841	842	843	844	845	846	847	848	849	850	851	852	853	854	855	856	857	858	859	860	861	862	863	864	865	866	867	868	869	870	871	872	873	874	875	876	877	878	879	880	881	882	883	884	885	886	887	888	889	890	891	892	893	894	895	896	897	898	899	900	901	902	903	904	905	906	907	908	909	910	911	912	913	914	915	916	917	918	919	920	921	922	923	924	925	926	927	928	929	930	931	932	933	934	935	936	937	938	939	940	941	942	943	944	945	946	947	948	949	950	951	952	953	954	955	956	957	958	959	960	961	962	963	964	965	966	967	968	969	970	971	972	973	974	975	976	977	978	979	980	981	982	983	984	985	986	987	988	989	990	991	992	993	994	995	996	997	998	999	1000	1001	1002	1003	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1010	1011	1012	1013	1014	1015	1016	1017	1018	1019	1020	1021	1022	1023	1024	1025	1026	1027	1028	1029	1030	1031	1032	1033	1034	1035	1036	1037	1038	1039	1040	1041	1042	1043	1044	1045	1046	1047	1048	1049	1050	1051	1052	1053	1054	1055	1056	1057	1058	1059	1060	1061	1062	1063	1064	1065	1066	1067	1068	1069	1070	1071	1072	1073	1074	1075	1076	1077	1078	1079	1080	1081	1082	1083	1084	1085	1086	1087	1088	1089	1090	1091	1092	1093	1094	1095	1096	1097	1098	1099	1100	1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	1113	1114	1115	1116	1117	1118	1119	1120	1121	1122	1123	1124	1125	1126	1127	1128	1129	1130	1131	1132	1133	1134	1135	1136	1137	1138	1139	1140	1141	1142	1143	1144	1145	1146	1147	1148	1149	1150	1151	1152	1153	1154	1155	1156	1157	1158	1159	1160	1161	1162	1163	1164	1165	1166	1167	1168	1169	1170	1171	1172	1173	1174	1175	1176	1177	1178	1179	1180	1181	1182	1183	1184	1185	1186	1187	1188	1189	1190	1191	1192	1193	1194	1195	1196	1197	1198	1199	1200	1201	1202	1203	1204	1205	1206	1207	1208	1209	1210	1211	1212	1213	1214	1215	1216	1217	1218	1219	1220	1221	1222	1223	1224	1225	1226	1227	1228	1229	1230	1231	1232	1233	1234	1235	1236	1237	1238	1239	1240	1241	1242	1243	1244	1245	1246	1247	1248	1249	1250	1251	1252	1253	1254	1255	1256	1257	1258	1259	1260	1261	1262	1263	1264	1265	1266	1267	1268	1269	1270	1271	1272	1273	1274	1275	1276	1277	1278	1279	1280	1281	1282	1283	1284	1285	1286	1287	1288	1289	1290	1291	1292	1293	1294	1295	1296	1297	1298	1299	1300	1301	1302	1303	1304	1305	1306	1307	1308	1309	1310	1311	1312	1313	1314	1315	1316	1317	1318	1319	1320	1321	1322	1323	1324	1325	1326	1327	1328	1329	1330	1331	1332	1333	1334	1335	1336	1337	1338	1339	1340	1341	1342	1343	1344	1345	1346	1347	1348	1349	1350	1351	1352	1353	1354	1355	1356	1357