





Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald – Fortführung einer Zeitreihe von 1981 bis 2021

Constancy and dynamics in a species-rich beech forest on limestone – Continuation of a time series from 1981 to 2021

Steffi Heinrichs^{1,2*} , Michaela Dölle³ ,
Helge Walentowski⁴  & Wolfgang Schmidt¹ 

¹Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany; ²Botanik und Waldökologie, Hochschule für Forstwirtschaft Rottenburg, Schadenweilerhof, 72108 Rottenburg, Germany; ³Abteilung Biodiversität, Makroökologie und Biogeographie, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany; ⁴HAWK Hochschule für Angewandte Wissenschaft und Kunst, Fakultät Ressourcenmanagement, Büsgenweg 1a, 37077 Göttingen, Germany
*Korrespondierende Autorin, E-Mail: heinrichs@hs-rottenburg.de

In dankbarer Erinnerung an Hartmut Dierschke (11.07.1937–19.12.2022). Er hat den hier weitergeführten Transekt im Göttinger Wald im Jahre 1981 initiiert und 1991, 2001 und 2011 an den Aufnahmen und Auswertungen entscheidend mitgewirkt – und war damit seiner Zeit weit voraus. An der Planung der hier präsentierten vierten Wiederaufnahme war er noch aktiv beteiligt und hat bis zuletzt seine Erfahrung einfließen lassen.

Zusammenfassung

2021 wurde die Vegetation eines Kalkbuchenwalds (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) auf dem Plateau des Göttinger Waldes in einem 2,81 ha-Großtransekt mit 281 10 × 10 m-Quadraten nach 1981, 1991, 2001 und 2011 erneut aufgenommen. Der seit Beginn der Dauerflächenuntersuchungen nicht mehr forstlich bewirtschaftete Bestand zeigte zu Beginn der Zeitreihe einen dichter werdenden Kronenschluss und nach einer wilddichten Umzäunung bis 2005 auch eine deutliche Zunahme der Strauchschicht. Seit 2011 kam es aufgrund von Auflichtungen nach Trockenjahren und Winterstürmen zu einem Rückgang der Baumschichtdeckung. Auch die Strauchschicht ging ab 2011 wieder deutlich zurück, vor allem aufgrund des Eschentriebsterbens und dem wieder stärkeren Rehwild-Verbiss. In beiden Vegetationsschichten baute die Buche, *Fagus sylvatica*, ihre dominierende Rolle über die Zeit aus. In der Krautschicht nahmen bereits in den ersten beiden Jahrzehnten zahlreiche Arten stark ab, darunter Charakterarten der Kalkbuchenwälder (z. B. *Lathyrus vernus*, *Mercurialis perennis*). Der großen Zahl an Verlierern (27 Arten) stand im Jahr 2021 eine geringe Zahl an Gewinnern (5 Arten) gegenüber. Eine starke Zunahme auf hohem Abundanz-Niveau zeigten über die gesamte Zeit vor allem *Allium ursinum* und *Hedera helix* und auf niedrigem Abundanz-Niveau die Orchidaceae *Epipactis helleborine* und *Neottia nidus-avis*. Insbesondere die Zunahme des konkurrenzstarken *Allium ursinum*, wohl vor allem bedingt durch eine früher beginnende und länger andauernde Vegetationsperiode, ging einher mit einem zunehmenden Buchenanteil in der Baumschicht. Gleichzeitig ging die Artendiversität

der Bodenvegetation zurück und es zeigte sich eine zunehmende floristische Homogenisierung. *Hedera helix* hat wohl vor allem vom Klimawandel (fehlende strenge Winterfröste, CO₂-Anstieg), aber auch vom zeitweiligen Wildausschluss profitiert. Nach einer Auswertung der mittleren Zeigerwerte nahmen schattentolerante, ozeanisch-verbreitete Arten und Stickstoff- und Feuchtigkeitszeiger zu. Lichtliebende Krautschichtarten gingen dagegen im gesamten Zeitraum kontinuierlich zurück. Diese Arten hatten offenbar von der früheren Mittelwaldwirtschaft aber auch den anschließenden Großschirmschlägen mit regelmäßigen starken Auflichtungen und Bodenstörungen lange Zeit profitiert und litten nach Einstellung der Nutzung nun unter Dunkelheit in dem zunehmend geschlossenen Wald. Auch kleinflächige Störungen, wie sie im Zeitraum 2012–2021 durch Trockenheit und Windwürfe entstanden waren, reichten offensichtlich nicht aus, um ihren Rückgang zu kompensieren. Unsere Studie deutet daraufhin, dass eutrophe Buchenwälder ohne Bewirtschaftung deutlich artenärmer an Gefäßpflanzen sind als bisher angenommen.

Abstract

In 2021, a large transect with 281 10 × 10 m grid cells was re-surveyed in a limestone European beech forest (*Hordeleyo-Fagetum lathyretosum*) on the plateau of the Göttingen Forest after surveys in 1981, 1991, 2001, and 2011. The stand, which has not been managed by forestry since the beginning of the permanent plot study, initially showed an increasing cover of the tree layer and, as a consequence of game-proof fencing until 2005, also an increasing cover of the shrub layer. Since 2011, the tree layer cover has decreased due to small openings after drought years and winter storms. Also, the shrub layer cover declined significantly since 2011, mainly due to ash dieback and the growing impact of deer browsing. In both vegetation layers, *Fagus sylvatica* was able to expand its dominant role. In the herbaceous layer, the sharp decline and loss of numerous species is striking, among them typical forest species that have been classified as characteristic for species-rich European beech forests on limestone (e. g., *Lathyrus vernus*, *Mercurialis perennis*). The large number of losers (27 species) is matched by only a small number of winners (5 species) between 1981 and 2021. Especially *Allium ursinum* and *Hedera helix*, but also the two Orchidaceae *Epipactis helleborine* and *Neottia nidus-avis* have increased significantly since 1981. The increase of the highly competitive *Allium ursinum*, probably due to an earlier start and a longer lasting vegetation period, is accompanied by an increasing share of beech in the tree layer. At the same time, the species diversity decreased, and the herb layer composition became more homogeneous across the transect. *Hedera helix* seems to have benefited mainly from climate change (lack of severe winter frosts, CO₂ increase), but also from the temporary exclusion of roe deer browsing. Based on the analysis of mean indicator values shade-tolerant, oceanic-distributed species, as well as nitrogen and moisture indicators have increased, while more light demanding species continuously decreased between survey years. Compared to intensively managed stands with massive thinning and/or soil disturbances, as in coppice-with-standards or large shelterwood systems, these species suffered from a closed canopy after management abandonment. The small-scale disturbances caused by drought and windthrow in the period 2012–2021 are obviously not sufficient to provide favourable conditions for these species, including a large number of species that have been classified as typical for European beech forests on limestone and that have been present in the beginning of the long-term study. Thus, the presented time series indicates that eutrophic beech forests without forest management are species poorer than previously reported.

Keywords: biodiversity, climate change, eutrophication, forest management, game browsing, indicator values, losers, permanent plots, site conditions, winners

1. Einleitung

Vegetationskundliche Wiederholungsaufnahmen über lange Zeiträume sind ein wesentlicher Schlüssel zum Verständnis von Ökosystemen (VERHEYEN et al. 2017, STAUDE et al. 2020, JANDT et al. 2022a, b). In Wäldern der gemäßigten Breiten enthält die Krautschicht

häufig die meisten Gefäßpflanzenarten und reagiert sensibel auf regionale und globale Umweltveränderungen wie Nutzungswandel, atmosphärische Einträge oder den Klimawandel (GILLIAM 2007, VERHEYEN et al. 2012, LOIDI et al. 2021). Auswertungen großer Datensätze mit Wiederholungsaufnahmen aus europäischen Wäldern haben bisher auf Ebene einzelner Untersuchungsflächen keinen systematischen Diversitätsverlust während der vergangenen Jahrzehnte aufgezeigt (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2015, PERRING et al. 2018a, b). Dies stimmt mit vergleichbaren Studien zu anderen terrestrischen Pflanzengesellschaften überein (VELLEND et al. 2013, JANDT et al. 2022a, b), gleichwohl erfolgt ein Artenwechsel in Wäldern nicht zufällig. So wurden Arten mit einem engen Verbreitungsgebiet und geringen Ansprüchen an die Nährstoffversorgung vor allem durch konkurrenzstarke Arten mit einem weiten Verbreitungsgebiet und hohem Stickstoffbedarf ersetzt (STAUDE et al. 2020, 2022). Zudem zeigten im letzten Jahrhundert deutschlandweit mehr Arten einen Rückgang als eine Zunahme im Deckungsgrad (JANDT et al. 2022b). Beides führte auf größerer Skala (Bestand, Waldgebiet, Region) zu einem Artenverlust, insbesondere auch an gefährdeten Arten, und zu einer floristischen Homogenisierung mitteleuropäischer Wälder (HEINRICHS & SCHMIDT 2017, STAUDE et al. 2022). Zeitliche Veränderungen der Artenzusammensetzung von Pflanzengemeinschaften spiegeln sich in der lokalen Neubesiedlung und dem Verschwinden von Arten ebenso wider, wie in kurz- und langfristigen Populationschwankungen (MAGURRAN & HENDERSON 2010).

Mit der Einrichtung eines Großtransekts und weiteren einzeln darum verteilten vegetationskundlichen Dauerflächen auf der Untersuchungsfläche eines Ökosystem-Forschungsprojektes im Göttinger Wald 1980/81 wurde von Hartmut Dierschke der Grundstein gelegt für die Möglichkeit, Veränderungen der Bewirtschaftung bzw. Nutzungsintensität (Nutzungsaufgabe bei Einrichtung der Versuchsfläche im Jahr 1980), der abiotischen Bedingungen in Folge des Klimawandels oder von atmosphärischen Stickstoffeinträgen sowie des Wildeinflusses auf die Struktur und Diversität dieses artenreichen Kalkbuchenwaldes (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) langfristig zu untersuchen. Vom Großtransekt, bestehend aus 281 lückenlosen Quadraten, wurden bis 2011 drei, von den 41 Einzel-Dauerflächen bis 2016 zwei Wiederholungsaufnahmen angefertigt, die eine Reihe von übereinstimmenden Veränderungen zeigten (DIERSCHKE & SONG 1982a, b, DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2006, 2013, vgl. a. DIERSCHKE & BECKER 2020). Nach Aufgabe der forstlichen Nutzung entwickelte sich ein dichteres Kronendach, und durch fehlenden Wildverbiss (wilddichte Zäunung bis 2005) eine Strauchschicht aus Gehölzarten der Baumschicht. In der Krautschicht ging die Gesamt-Artendiversität zurück. Im Vergleich von Gewinnern und Verlierern – auch anhand ihrer ökologischen Zeigerwerte und funktionellen Eigenschaften – nahmen Waldarten, die ein schattiges und luftfeuchtes Mikroklima bevorzugen, zu. Wohl bedingt durch den Klimawandel wurden insbesondere zwei Arten mit ozeanischer Verbreitung gefördert: *Allium ursinum* (mutmaßlich v. a. durch Verlängerung der Vegetationszeit im Frühjahr) und *Hedera helix* (durch das Fehlen niedriger Wintertemperaturen). Eutrophierung durch atmosphärische Stickstoffeinträge schien dagegen bisher keine maßgebliche Rolle bei den Artenverschiebungen zu spielen.

Mit der jetzt erfolgten vierten Wiederholungsaufnahme des Großtransekts im 10-jährigen Abstand ist es nun noch besser als bisher möglich, langfristige Verschiebungen und fluktuierende Populationsschwankungen dieses Kalkbuchenwaldes sowohl kleinflächig (100 m²-Fläche) als auch auf Bestandesebene (2,8 ha) zu analysieren und Veränderungen in den Standortbedingungen aufzudecken, auch mit Hilfe weiterer Auswertungsmethoden und unter Nutzung wichtiger Indikatorfunktionen der Pflanzenarten (ELLENBERG et al. 2001).

Im Einzelnen möchten wir folgende Fragen beantworten: (1) Setzte sich nach 40 Jahren fehlender Bewirtschaftung der zunehmende Kronenschluss mit einer Zunahme von *Fagus sylvatica* in der Baumschicht fort oder sorgten im letzten Jahrzehnt die Dürrejahre in Verbindung mit einzelnen Windwürfen für eine Änderung in der Bestandesstruktur mit Folgen für die Artendiversität? (2) Haben sich die Auswirkungen der möglichen Einflussfaktoren Nutzungsaufgabe, Klimawandel und Stickstoffeinträge auf die Artenzusammensetzung der Krautschicht über den gesamten Beobachtungszeitraum verändert? (3) Lassen sich Gewinner und Verlierer weiterhin bestimmten Artengruppen zuordnen (Zeigerarten, Lebensformen, Waldbindung, Störungszeiger, Neophyten, Rote-Liste-Arten), d. h. gab es wesentliche Standortveränderungen, die bestimmte funktionelle Artengruppen begünstigten oder benachteiligten? (4) Hat sich nach dem Wegfall des wilddichten Zaunes ab 2005 und dem Auftreten des Eschentriebsterbens die Struktur und Diversität der Naturverjüngung verändert?

2. Untersuchungsgebiet und Untersuchungsfläche

Mit der Ausweisung einer 12 ha großen Untersuchungsfläche für den Sonderforschungsbereich „Ökosysteme auf Kalkgestein“ auf der Muschelkalk-Hochfläche des Göttinger Waldes südlich der Mackenröder Spitze (N 51°32', E 10°03', 420 m ü. N.N., MEESENBURG & BRUMME 2009) wurde im Jahr 1981 von H. Dierschke auf einer 3,12 ha großen Fläche von 390 × 80 m ein in West-Ost-Richtung verlaufender Großtransekt mit 281 lückenlos angeordneten 10 × 10 m-Quadraten (Rasterfeldern) eingerichtet (Abb. 1), in dem keine störenden anderen Untersuchungen durchgeführt wurden („Tabufläche“). Ziel war es, die ungestörte Vegetationsdynamik des heute im Mittel etwa 155 Jahre alten Buchenhochwaldes langfristig zu dokumentieren und zu analysieren.

Die Verjüngung des Bestandes nach Überführung aus dem Mittelwald zum Hochwald Mitte des 19. Jahrhunderts geschah dabei unterschiedlich: im Ostteil des Transekts war das Bestandesalter bis zu 20 Jahre höher, die Stammzahl niedriger und es dominierten große, breitkronige Bäume, während im Westteil die Kronen kleiner waren (PELLINEN 1986, RADEMACHER et al. 2009, DIERSCHKE 2013). Der Bestand wurde vor der Ausweisung als Untersuchungsfläche nur mäßig durchforstet, seit 1980 erfolgten keine forstlichen Eingriffe mehr. Auf einer mit dem Großtransekt vergleichbaren, angrenzenden ertragskundlichen Versuchsfläche (Level-II-Fläche) stieg der Bestandesvorrat dementsprechend von 504 m³ ha⁻¹ im Jahr 1980 über 689 m³ ha⁻¹ im Jahr 2000 auf 830 m³ ha⁻¹ im Jahr 2020 an (RADEMACHER et al. 2009, schriftl. Mitt. NW-FVA 2023). Innerhalb des Großtransekts veränderte sich die Bestandesstruktur in den letzten 30 Jahren immer wieder durch Störungen. Winterstürme (außertropische Zyklonen), wie Vivian und Wiebke (1990) und Kyrill (2007), sorgten für kleine Kronenlücken, die sich meist jedoch nach wenigen Jahren wieder geschlossen hatten. Erst mit den Winterstürmen Friederike (Januar 2018) und Eberhard (März 2019) kam es zu verstärkten Einzel- und Gruppenwürfen, in der Folge des Trockenjahres 2018 auch zum Absterben nicht nur unterständiger Buchen, sondern auch einzelner Bäume im Oberstand. So fanden sich 2021 mit insgesamt 25 Wurzeltellern in 22 der Quadrate deutlich mehr Bodestörungen als bei der Aufnahme von 2011. Auch Verhaue durch geworfene Bäume mit ihren Kronen sowie liegendes Totholz hatten deutlich zugenommen.

Die Untersuchungsfläche wurde bei ihrer Ausweisung 1981 wilddicht gezäunt. Bis 1995 konnte sich die Bodenvegetation also ohne den Einfluss der im Göttinger Wald heimischen Schalenwildarten Reh- und Schwarzwild entwickeln. Danach gelangte immer wieder vor allem Rehwild in die Untersuchungsfläche. Nach 2005 wurde – bedingt auch durch die

Deckungsgrad der Baumschicht

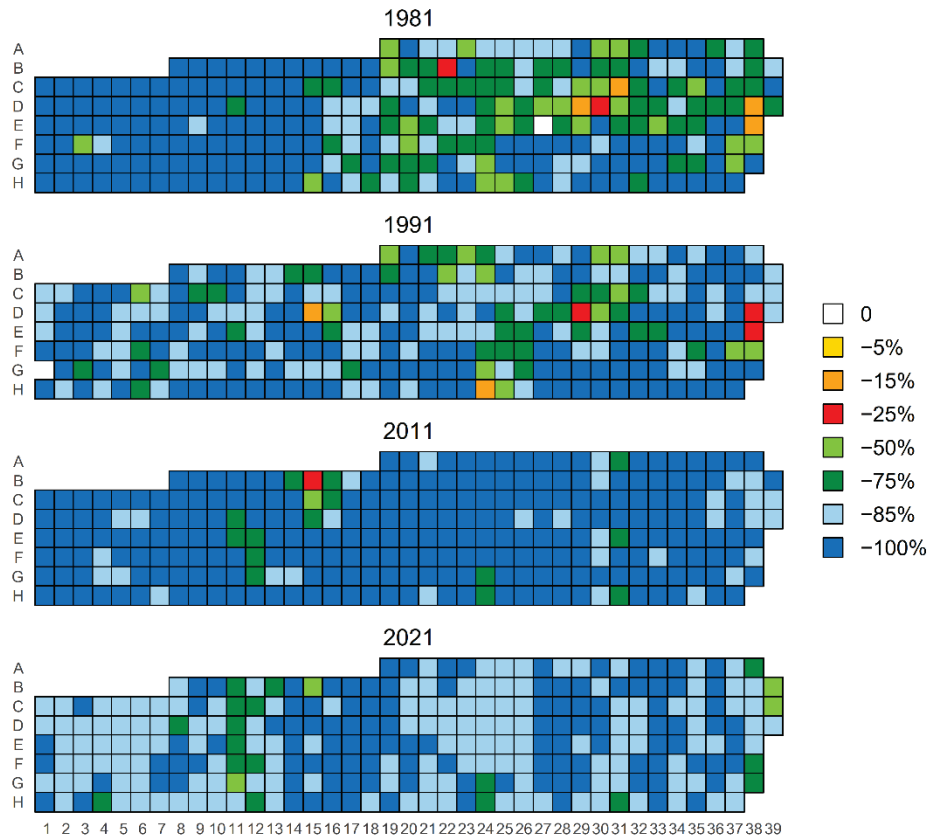


Abb. 1. Deckungsgrad der Baumschicht im Großtransekt über die Zeit. 2001 wurden keine Deckungsgrade der Baumschicht erhoben.

Fig. 1. Coverage of the tree layer in the large transect over time. In 2001, no cover values of the tree layer were recorded.

zunehmende Wildschwein-Population im Göttinger Wald – der Zaun an offenen Stellen nicht mehr repariert, so dass seitdem von einem gebietstypischen Rehwildverbiss der Bodenvegetation (Verjüngung), sowie von Bodenstörungen durch die Wühltätigkeit der Wildschweine (insbesondere in Mastjahren der Buche) ausgegangen werden kann.

3. Material und Methoden

3.1 Aufnahmeverfahren

Die Aufnahme der Vegetation der insgesamt 281 Quadrate (jeweils 100 m²) erfolgte durch unterschiedliche Personen im Abstand von 10 Jahren:

1981: Erstaufnahme durch Y. Song und H. Dierschke (DIERSCHKE & SONG 1982a, b; Abb. 2a)

1991: Erste Wiederaufnahme durch S. Brünn (BRÜNN 1992, DIERSCHKE & BRÜNN 1993)

2001: Zweite Wiederaufnahme durch D. Rudolph, mit Nachträgen bis 2003 durch H. Dierschke (RUDOLPH 2002, DIERSCHKE 2006)



Abb. 2. a) Planung der Einrichtung des Großtransekts mit Y. Song (links) und H. Dierschke (rechts) im Jahr 1980 (Foto: W. Schmidt, 15.05.1980); **b)** Planung der vierten Wiederholungsaufnahme des Großtransekts im Jahr 2021 mit (von links nach rechts) H. Walentowski, H. Dierschke, W. Schmidt, M. Dölle und S. Heinrichs (nicht sichtbar). (Foto: S. Heinrichs, 24.03.2021)

Fig. 2. a) Planning of the establishment of the large transect with Y. Song (left) and H. Dierschke (right) in 1980 (photo: W. Schmidt, 15.05.1980); **b)** Planning of the fourth resurvey of the transect in 2021 with (from left to right) H. Walentowski, H. Dierschke, W. Schmidt, M. Dölle and S. Heinrichs (not visible). (Photo: S. Heinrichs, 24.03.2021)

2011: Dritte Wiederaufnahme durch H. Dierschke (DIERSCHKE 2013)

2021: Vierte Wiederaufnahme durch M. Dölle, S. Heinrichs, W. Schmidt, H. Walentowski (s. Abb. 2b)

Aufgrund der unterschiedlichen Phänologie der im Kalk-Buchenwald vertretenen Arten, mit einer großen Zahl an Frühjahrsgeophyten (DIERSCHKE 1989a, DIERSCHKE & GOEDECKE 2021), fanden die Vegetationsaufnahmen in zwei bis drei Durchgängen statt: mit Beginn der *Anemone*-Blüte (Mitte April), z.T. verbunden mit einer Nachkartierung Anfang Mai (maximale vegetative Entwicklung von *Allium ursinum*) und einer Sommeraufnahme (Juni-August) nach Verschwinden der Frühjahrsflora und optimaler Entwicklung der Gehölze, Gräser und Farne. Die Erfassung der Vegetation erfolgte nach Vegetationsschichten getrennt. Dabei wurde zwischen der Baumschicht (i. d. R. > 5 m hohe Gehölze), bei mehrschichtiger Baumschicht zusätzlich getrennt in Baumschicht 1 (> 20 m) und Baumschicht 2 (> 5–20 m), der Strauchschicht (i. d. R. 0,5–5 m hohe Gehölze) und der Krautschicht (alle Krautigen inkl. Gräser und Grasartige, Gehölze < 0,5 m, in einzelnen Jahren mit oder ohne Keimlinge) unterschieden. Bodenbewohnende Moose wurden erstmals 2021 vollständig miterfasst, spielten insgesamt aber keine größere Rolle. In je 3 der 281 Rasterfelder wurden 2021 *Brachythecium rutabulum* und *Hypnum cupressiforme* gefunden. Daher wurden die Moose in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt. Bei den Vegetationsschichten und den einzelnen Arten wurde der Deckungsgrad direkt in Prozent geschätzt. Für 1991 und 2001 fehlten für die Baumschicht Angaben zu einzelnen Arten und zum Gesamtdeckungsgrad, für 2001 fehlten auch Angaben für den Gesamtdeckungsgrad der übrigen Schichten. Schwierigkeiten bei der Artabgrenzung führten dazu, dass *Dryopteris carthusiana* und *D. dilatata*, *Quercus robur* und *Q. petraea* sowie *Rubus idaeus* und *R. fruticosus* z.T. nur als Aggregationen gelistet wurden, insbesondere, wenn es sich um nicht eindeutig identifizierbare Keimlinge und Jungpflanzen handelte. 2021 wurden die Arten artgenau erfasst, für die Auswertung z. T. aber wieder aggregiert (*D. carthusiana* agg., *Quercus* spec. in der Verjüngung). Die Nomenklatur der Pflanzenarten richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

3.2 Auswertungen

Als Diversitätsmaße wurden zunächst die α -, β - und γ -Diversität der verschiedenen Vegetationsschichten nach WHITTAKER (1972) berechnet. Die α -Diversität ist hier die mittlere Anzahl der Arten pro 100 m²-Quadrat, die γ -Diversität die Gesamtartenzahl aller 281 Quadrate und die β -Diversität das Verhältnis aus Gesamtartenzahl und mittlerer α -Diversität (WHITTAKER 1972, HAEUPLER 1982, DIERSCHKE 1994, MAGURRAN 2004). Anhand der Kennziffer für die β -Diversität lässt sich für ein

Gesamtaufnahmekollektiv das Verhältnis zwischen gemeinsamen Arten und nur in einer Aufnahme vorkommenden Arten im Vergleich aller Aufnahmequadrate als Maß für die Heterogenität der Artenzusammensetzung vereinfacht wiedergeben. Zusätzlich zur Charakterisierung des Gesamtkollektivs wurde die Unähnlichkeit der Gesamtfläche innerhalb eines Jahres auch über einen paarweisen Vergleich zwischen den Quadraten eines Jahres bestimmt (Paket `betapart` im Statistik-Programm R; BASELGA 2012, R CORE TEAM 2021). Hier wurde die sog. Turnover-Komponente der Jaccard-Unähnlichkeit genutzt, die eine zunehmende Unähnlichkeit von Flächenpaaren beschreibt, in dem gleiche Arten durch unterschiedliche Arten ersetzt werden, ohne Berücksichtigung von Unterschieden in den Artenzahlen. Eine Abnahme der Jaccard-Turnover-Komponente über die Aufnahmejahre deutet dagegen auf eine Homogenisierung der Artenzusammensetzung hin. Sowohl die β -Diversität nach WHITTAKER (1972) als auch die Jaccard-Distanz basieren nur auf der reinen Präsenz von Arten. Unter Berücksichtigung des Deckungsgrades der Arten in der Krautschicht wurde daher zusätzlich paarweise der Morisita-Horn-Unähnlichkeitsindex berechnet, der wie die Jaccard-Turnover-Komponente unabhängig von Unterschieden in der Artenzahl ist (vgl. HEINRICHS & SCHMIDT 2017). Die Shannon-Diversität und die Pielou-Evenness der Krautschicht wurden außerdem für jedes Quadrat und Aufnahmejahr ermittelt (MAGURRAN 2004).

Um Gewinner und Verlierer bzw. fluktuierende Arten herauszuarbeiten, wurden der mittlere Deckungsgrad und die Stetigkeit (Frequenz) der einzelnen Arten für die Aufnahmezeiträume gegenübergestellt. Als deutliche Zu- bzw. Abnahmen über den gesamten Aufnahmezeitraum wurden Stetigkeitsveränderungen von mindestens 20 % und/oder Deckungsgradveränderungen von mehr als 50 % zwischen den ersten beiden Aufnahmejahren (1981/1991) und dem letzten Aufnahmejahr (2021) angesehen. Arten mit geringeren, aber gerichteten Veränderungen wurden als tendenzielle Gewinner bzw. Verlierer eingestuft. Ein statistischer Vergleich der Deckungsgradwerte erfolgte anhand einer ANOVA mit Messwertwiederholung und bestätigte zumeist die erfolgte Einstufung. Arten, die anhand einer ANOVA statistisch signifikante Zu- und Abnahmen über die Jahre zeigten, aber ohne klare gerichtete Veränderung, wurden als „schwankend“ bzw. „indifferent“ klassifiziert. Zusätzlich wurde eine Indikator-Arten-Analyse mittels der Funktion `multipatt` (R-Paket `indicspecies`; DE CÁCERES & LEGENDRE 2009) durchgeführt, um die erfolgte Einstufung mittels Veränderungen in der Stetigkeit und im Deckungsgrad zu untermauern. Dazu wurden Indikator-Arten sowohl für einzelne Jahre als auch für Kombinationen aus 1981 und 1991 sowie 2011 und 2021 berücksichtigt.

Die erneuten Analysen der Daten ergaben z. T. abweichende Ergebnisse zu DIERSCHKE (2013), v. a. wohl, weil sich die Mittelwerte zum Deckungsgrad bei DIERSCHKE (2013) nicht auf alle 281 Quadrate beziehen, sondern nur auf diejenigen Quadrate mit Vorkommen der betreffenden Art. Dementsprechend sind die dort angegebenen Mittelwerte z. T. höher als die in dieser Arbeit ermittelten. Es ergaben sich auch Differenzen zwischen den Angaben in den Originalaufnahmebögen und den Übertragungen in Tabellen bzw. Abbildungen, die jeweils anhand der Originalaufnahmebögen korrigiert wurden. Mit den geprüften Daten wurden in Anlehnung an die Darstellungen in DIERSCHKE (2013) auch in der vorliegenden Arbeit Rasterkarten der Deckungsgrade einzelner Arten oder Strukturvariablen angefertigt.

Als Standortparameter wurden aus dem Arteninventar der Krautschicht die mittleren Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) für Licht, Temperatur, Kontinentalität, Feuchte, Bodenreaktion und Nährstoff (Stickstoff) ungewichtet nach reiner Artenpräsenz und gewichtet nach Deckungsgrad errechnet, da sich Veränderungen nicht nur in Artenpräsenzen zeigen, sondern vor allem in Veränderungen des Deckungsgrades. Außerdem erfolgte eine Einteilung der Krautschichtarten anhand ihrer Lebensformen (ELLENBERG et al. 2001) und ihrer Waldbindung basierend auf der regionalen Einstufung in der europäischen Waldartenliste (HEINKEN et al. 2022). Für das Vorkommen von gefährdeten Arten und Neophyten wurde die Florenliste für das niedersächsische Berg- und Hügelland (GARVE 2004), für das Vorkommen von Störungszeigern die Zusammenstellung von SCHMIDT (2013) für das *Hordelymo-Fagetum* herangezogen. Für die genannten Artengruppen wurde sowohl ihr Anteil an der Artenzahl pro Quadrat und Aufnahmejahr (ungewichtet) als auch ihr Anteil am Gesamtdeckungsgrad der Krautschicht (gewichtet) errechnet.

Deckungsgrade und Artenzahlen der Vegetationsschichten sowie alle weiteren errechneten Parameter wurden zwischen den Aufnahmezeiträumen mit Hilfe einer ANOVA mit Messwertwiederholungen auf ihre statistische Signifikanz ($p < 0,05$) hin geprüft. Aufgrund der hohen Stich-

probenzahl ($n=281$) erwiesen sich dabei häufig schon sehr geringe Differenzen zwischen den Mittelwerten als signifikant und indizieren damit auch kleinste gerichtete Veränderungen innerhalb des Großtransekts.

Zur Veranschaulichung von Unterschieden in der Vegetationszusammensetzung zwischen den Aufnahmezeiträumen wurde eine nicht-metrische, multidimensionale Skalierung (NMDS) der Pflanzenvorkommen in einem zweidimensionalen Ordinationsraum durchgeführt (Funktion metaMDS im R-Paket vegan, OKSANEN et al. 2019) basierend auf der Bray-Curtis-Distanz (BRAY & CURTIS 1957). Zur besseren Übersichtlichkeit der Vegetationsdynamik über die gesamte Ausdehnung des Transekts wurde die NMDS nicht basierend auf den 281 Quadraten durchgeführt, sondern anhand der 39 von West nach Ost verlaufenden Transektlinien bestehend aus drei bis acht 100 m²-Quadraten (vgl. Abb. 1). Je Transektlinie und Aufnahmejahr wurden die Deckungsgrade der Arten über die Quadrate gemittelt. Nach DIERSCHKE (2013) korrelieren die Transektlinien sehr gut mit den Dominanzausprägungen von *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* und *Mercurialis perennis* zu Beginn der Untersuchung. Um Zusammenhänge zwischen dem floristischen Hauptgradienten, der mit der Zeit positiv korreliert war, und Umwelt- und Strukturvariablen zu analysieren, wurden die Achsenwerte der NMDS mit den Deckungen der Schichten, mittleren Zeigerwerten, mittleren Artenzahlen und mittleren Shannon-Index-Werten korreliert. Zur Visualisierung der Beziehungen wurde dabei die Funktion ordisurf (R-Paket vegan) verwendet, die mit Hilfe eines generalisierten additiven Modells mit Glättungsfunktionen die Variablen im Ordinationsraum mit Isolinien darstellt.

4. Ergebnisse

4.1 Vegetationsstruktur

Der Deckungsgrad der Baumschicht nahm bis 2011 zu, danach leicht ab (Tab. 1). In elf Quadraten zeigten sich im Vergleich zu den beiden letzten Aufnahmejahren stärkere Auflichtungen, d. h. der Deckungsgrad der Baumschicht sank von $> 85\%$ auf $< 75\%$ (Abb. 1). In der bis zu 35 m hohen Baumschicht dominierte 2021 zunehmend *Fagus sylvatica* mit durchschnittlich $> 80\%$ Deckung. Die übrigen Baumarten (2021: neun Arten) traten in der Baumschicht nur vereinzelt auf und erreichten im Mittel nicht mehr als 1 % Deckung.

Eine Strauchschicht war bei der Erstaufnahme 1981 nur fleckenhaft vorhanden und war vor allem durch *Fraxinus excelsior* geprägt (Beilage S1). Mit der Errichtung des Zaunes 1981 nahm die Strauchschicht im Deckungsgrad bis 1991 deutlich zu (Tab. 1). Neben *F. excelsior*, die auch 1991 die frequenz- und deckungsgradstärkste Gehölzart in der Strauchschicht war, profitierten die meisten der übrigen 10 Baumarten ebenfalls von der Zäunung bzw. dem fehlenden Rehwildverbiss (vgl. DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2013). Spätestens seit 2011 reduzierte sich der Deckungsgrad der Strauchschicht jedoch wieder deutlich und lag 2021 wieder auf dem Niveau der Erstaufnahme.

Der Deckungsgrad der Krautschicht zeigte zwischen 1981 und 2021 keine gerichtete Veränderung, es bestanden jedoch signifikante Unterschiede zwischen den Aufnahmejahren (Tab. 1). Im Frühjahr bestimmten vor allem die Frühjahrsgeophyten *Allium ursinum* und *Anemone nemorosa* die Krautschicht (Tab. 1 und Beilage S1). Im Sommer lag der mittlere Deckungsgrad deutlich niedriger als im Frühjahr und nahm von 1991 bis 2021 (1981 und 2001 ohne Angaben) signifikant ab (Tab. 1). Neben dem Gehölzjungwuchs prägten im Sommer vor allem Gräser (*Hordelymus europaeus*, *Melica uniflora*), überwinterndgrüne oder immergrüne Arten (*Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Hedera helix*, *Lamium galeobdolon*, *Oxalis acetosella*) sowie sommergrüne Kräuter (*Mercurialis perennis*) die Bodenvegetation (Beilage S1).

Tabelle 1. Vegetationsstruktur und Diversität auf dem Großtransekt in den verschiedenen Aufnahmejahren. Angegeben sind Mittelwerte mit Standardfehler ($n = 281$). Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Jahren (ANOVA mit Messwertwiederholung, $p \leq 0,05$). – = keine Angaben. Die höchsten Werte sind jeweils fett markiert.

Table 1. Vegetation structure and diversity on the large transect in the different survey years. Mean values with standard errors are given ($n = 281$). Different lowercase letters indicate significant differences between years (Repeated Measures ANOVA, $p \leq 0.05$). – = no information. Regardless of statistical differences, the highest values are marked in bold.

	1981	1991	2001	2011	2021
Deckungsgrad (%)					
Baumschicht 1	80,4 ± 1,1 ^c	81,8 ± 0,9 ^c	–	90,2 ± 0,5^a	85,6 ± 0,5 ^b
Baumschicht 2	–	2,5 ± 0,5^a	–	0,9 ± 0,2 ^b	2,4 ± 0,4 ^a
Strauchschicht	5,1 ± 0,6 ^b	12,8 ± 1,3^a	–	5,6 ± 0,5 ^b	4,4 ± 0,4 ^b
Krautschicht Frühjahr	80,3 ± 0,9 ^d	84,4 ± 1,0 ^b	–	89,4 ± 0,7^a	81,9 ± 0,9 ^c
Krautschicht Sommer	–	47,2 ± 1,1^a	–	36,7 ± 1,2 ^b	33,4 ± 1,0 ^c
Artenzahl (α-Div.)/100 m²					
Baumschicht	1,1 ± 0,1 ^b	–	–	1,1 ± 0,1 ^b	1,3 ± 0,1^a
Strauchschicht	1,2 ± 0,1 ^c	1,5 ± 0,1 ^b	1,4 ± 0,1 ^b	1,6 ± 0,1 ^b	1,8 ± 0,1^a
Krautschicht	24,5 ± 0,3^a	22,3 ± 0,3 ^b	19,6 ± 0,2 ^d	18,7 ± 0,3 ^c	20,4 ± 0,2 ^c
Strauch- und Krautschicht	24,6 ± 0,3^a	22,5 ± 0,3 ^b	19,7 ± 0,2 ^d	18,9 ± 0,2 ^c	20,4 ± 0,2 ^c
Artenwechsel (β-Div., γ/α)					
Baumschicht	6,96	–	–	6,19	8,00
Strauchschicht	11,30	7,59	6,94	6,71	5,00
Krautschicht	3,22	3,36	3,32	3,16	3,04
Strauch- und Krautschicht	3,25	3,33	3,30	3,23	3,14
Gesamtartenzahl (γ-Div.)					
Baumschicht	8	–	–	7	10
Strauchschicht	13	11	10	11	9
Krautschicht	79	75	65	59	62
Baum-, Strauch- und Krautschicht	80	75	65	61	64
Diversitätsindizes					
Shannon-Div. Krautschicht	2,1 ± 0,1^a	2,0 ± 0,1 ^b	1,9 ± 0,1 ^c	1,5 ± 0,1 ^d	1,6 ± 0,1 ^d
Evenness Krautschicht	65,2 ± 0,5^a	63,4 ± 0,7 ^b	63,0 ± 0,8 ^b	54,7 ± 0,8 ^c	53,6 ± 0,8 ^c

4.2 Diversität

Die Baumschicht war durch das hochstete Vorkommen von *Fagus sylvatica* in allen Aufnahmeflächen geprägt (Beilage S1), während die übrigen Baumarten nur sehr vereinzelt vorkamen (Stetigkeit $\leq 10\%$). Dementsprechend war auch die mittlere α -Diversität der Baumschicht sehr niedrig, die β -Diversität dagegen hoch (Tab. 1). Eine gerichtete Tendenz in der Diversität der Baumschicht deutet sich nur dahingehend an, dass bei der Aufnahme 2021 gegenüber den früheren Aufnahmen (1981, 2011) alle drei Diversitäten zugenommen hatten. Hierfür war vor allem das Einwachsen von Gehölzen aus der Strauchschicht in die unterständige Baumschicht verantwortlich, aber auch, dass 2021 in der Baumschicht drei Eichen-Taxa (*Quercus petraea*, *Q. robur*, *Q. × rosea*) unterschieden wurden, während zuvor immer nur *Q. petraea* notiert wurde.

Auch die Strauchschicht war im Mittel aller Aufnahmeflächen artenarm, wurde aber insgesamt weniger durch die Dominanz einer Art (*F. sylvatica*) als vielmehr durch mehrere Arten mit ähnlicher Deckung und Stetigkeit geprägt. Neben *F. sylvatica* kamen *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* und *Ulmus glabra* häufig vor, wobei *F. excelsior* wegen des

Eschentriebsterbens besonders nach 2010 stark zurückging, während die übrigen Arten vermehrt in die Strauchschicht einwuchsen (Beilage S1). Dementsprechend nahm die mittlere α -Diversität in der Strauchschicht von 1981 bis 2021 zu. Die Gesamtartenzahl (γ -Diversität) nahm dagegen ab (2021 kamen u. a. die gern vom Rehwild verbissenen *Acer campestre*, *Carpinus betulus* und *Sorbus aucuparia* nicht mehr in der Strauchschicht vor; Tab. 1).

α - und γ -Diversität der Krautschicht nahmen bis 2011 kontinuierlich ab, dann aber wieder leicht zu (Tab. 1). Der Shannon-Index folgte diesem Muster. In den meisten Quadraten nahm der Artenreichtum zwischen 1981 und 2021 ab (Abb. 3). Dabei zeigt die Regressionsgerade, dass vor allem Quadrate mit hohem Artenreichtum im Jahr 1981 deutlich an Arten verloren haben, während einige im Jahr 1981 artenärmere Quadrate 2021 leichte Zugewinne zeigten. Eine Korrelationsanalyse zeigte, dass die Stärke der Abnahme signifikant negativ mit einer Zunahme der Baumschicht-Deckung zwischen 1981 und 2021 korreliert war ($r = -0,32$, $p < 0,001$, $n = 280$). Die Zunahme von *A. ursinum* und der Rückgang im Artenreichtum waren nicht korreliert ($r = -0,08$, $p = 0,175$, $n = 281$).

Die β -Diversität der Krautschicht lag aufgrund der vielen gemeinsamen Arten in den Quadraten in allen Jahren deutlich niedriger als bei der Baum- und Strauchschicht. Sie zeigte zunächst keine gerichtete Tendenz, nahm aber zwischen 1981 und 2021 ab. Die paarweisen Unähnlichkeiten gaben weitere Hinweise auf gerichtete Veränderungen der β -Diversität (Abb. 4). So lag die Jaccard-Turnover-Komponente im Jahr 2021 signifikant unter den

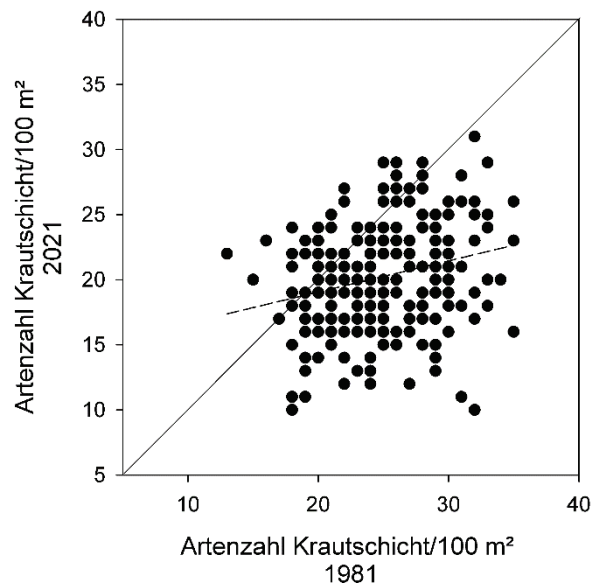


Abb. 3. Vergleich der Artenzahlen der Krautschicht auf den 100 m²-Quadraten zwischen 1981 und 2021. Punkte unterhalb der 1:1-Linie zeigen Quadrate mit Abnahmen in der Artenzahl zwischen beiden Aufnahmejahren. Die gestrichelte Linie zeigt die Regressionsgerade über die Zahlenpaare ($R^2 = 0,25$; $p < 0,001$).

Fig. 3. Comparison of the species numbers of the herb layer on the 100 m² grid cells between 1981 and 2021. Points below the 1:1 line show grid cells with decreases in species numbers between the two years of recording. The dashed line shows the linear regression of the data ($R^2 = 0,25$; $p < 0,001$).

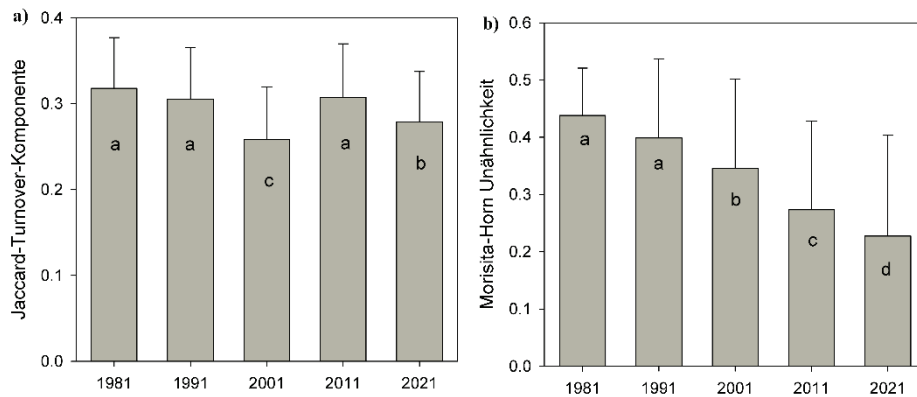


Abb. 4. Heterogenität der Krautschicht in den jeweiligen Aufnahmejahren ermittelt über paarweise Vergleiche zwischen Quadraten. **a)** Jaccard-Turnover-Komponente; **b)** Morisita-Horn-Index. Unterschiedliche Buchstaben markieren signifikante Unterschiede bei $p < 0,05$. Dargestellt sind Mittelwerte mit Standardabweichung der paarweisen Vergleiche.

Fig. 4. Heterogeneity in the herb layer in the different study years based on pairwise comparisons between grid cells. **a)** Jaccard-turnover component, **b)** Morisita-Horn index. Different letters mark significant differences at $p < 0.05$. Mean values with SD of pairwise comparison are shown.

Werten der ersten beiden Aufnahmejahre. Die Flächen wurden demnach in ihrer Artenausstattung homogener (Abb. 4). In Verbindung mit dem Rückgang der α - und γ -Diversität zeigt dies den lokalen Verlust unterschiedlicher Arten über den gesamten Transekt. Der stärkste Rückgang im Arten-Turnover zwischen den Quadraten zeigte sich zwischen den Jahren 1991 und 2001. Diese Zeitspanne war durch die stärkste Abnahme in der Gesamtartenzahl der Krautschicht (10 Arten) geprägt.

Während die Jaccard-Turnover-Komponente der Krautschicht über die Zeit ohne deutliche Richtung schwankte, nahm der Morisita-Horn-Unähnlichkeitsindex kontinuierlich ab, was eine deutliche Homogenisierung der Vegetation bedeutet, die an der zunehmenden Dominanz einzelner Arten, vor allem *Allium ursinum*, lag. Dementsprechend nahm auch die Evenness der Krautschicht ab (Abb. 4, Tab. 1).

4.3 Lebensformen, Waldbindung, Störungszeiger, Rote-Liste-Arten und Neophyten

Die Krautschicht wurde durchgehend durch Geophyten, Hemikryptophyten und Phanerophyten bestimmt (Tab. 2). Therophyten als Störungszeiger sowie (krautige und holzige) Chamaephyten spielten dagegen keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Bezogen auf den Gesamtdeckungsgrad der Krautschicht dominierten über alle Jahre die Geophyten, bedingt durch die hohen Deckungsgrade vor allem von *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* und *A. ranunculoides* im Frühjahr (Beilage S1). Sie erhöhten ihren Anteil bis 2021, während der Anteil an Hemikryptophyten signifikant zurück ging. Die gleiche Entwicklung zeigten die Anteile bezogen auf die Gesamtartenzahl. Hier waren aber Hemikryptophyten 1981 noch gleichberechtigt mit den Geophyten vertreten. Der Anteil des Baumarten-Jungwuchses an der Gesamtartenzahl erhöhte sich von 1981 bis 2021. Im Anteil an der Gesamtdeckung spiegelte sich 2001 der hohe Deckungsgrad von *Fagus sylvatica* und *Fraxinus excelsior* in der Krautschicht mit entsprechend hohen Anteilen der Phanerophyten wider (Beilage S1 und Tab. 2). Dieser ging danach aber wieder deutlich zurück.

Tabelle 2. Ungewichtete und gewichtete prozentuale Anteile der Lebensformen, Waldbindungskategorien, Rote-Liste-Arten und Störungszeigern sowie mittlere Zeigerwerte für die Krautschicht ($n = 281$, Mittelwerte mit Standardfehler (SF); +: Anteile $< 0,05$ % ohne SF) für die Aufnahmejahre. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Jahren (rangbasierte ANOVA mit Messwertwiederholungen, $p \leq 0,05$). Chamaephyten berücksichtigen krautige (z. B. *Lamium galeobdolon*) und holzige (z. B. *Hedera helix*) Arten. Die höchsten Werte sind unabhängig von statistischen Unterschieden jeweils fett markiert.

Table 2. Unweighted and weighted proportions in percent of life forms, forest affinity categories, Red List species and disturbance indicators as well as mean indicator values for the herb layer ($n = 281$, mean values with standard error (SE); +: proportions < 0.05 % without SE) for the survey years. Different lowercase letters indicate significant differences between years (rank-based Repeated Measures ANOVA test, $p \leq 0.05$). Chamaephytes consider both herbaceous (e. g. *Lamium galeobdolon*) and woody (e. g. *Hedera helix*) species. The highest values are marked in bold regardless of statistical differences.

	1981	1991	2001	2011	2021
Lebensformen					
<i>ungewichtet</i>					
Therophyten	0,1 ± 0,0 ^a	0,2 ± 0,0^a	+ ^a	- ^a	+ ^a
Geophyten	36,6 ± 0,4 ^c	39,0 ± 0,3 ^b	39,8 ± 0,3 ^b	42,1 ± 0,4^a	40,3 ± 0,4 ^b
Hemikryptophyten	36,7 ± 0,3^a	32,8 ± 0,4 ^b	26,8 ± 0,4 ^c	25,7 ± 0,4 ^{cd}	24,7 ± 0,3 ^d
Chamaephyten	7,5 ± 0,2 ^b	6,9 ± 0,2 ^c	7,2 ± 0,2 ^b	8,1 ± 0,2^a	7,8 ± 0,2 ^b
Nanophanerophyten	1,6 ± 0,1 ^b	1,8 ± 0,1 ^b	2,3 ± 0,2 ^a	1,7 ± 0,2 ^{ab}	2,5 ± 0,2^a
Phanerophyten	17,6 ± 0,3 ^d	19,4 ± 0,3 ^c	23,8 ± 0,3 ^{ab}	22,4 ± 0,4 ^b	24,7 ± 0,3^a
<i>gewichtet</i>					
Therophyten	+ ^a	+ ^a	+ ^a	- ^a	+ ^a
Geophyten	67,1 ± 0,8 ^b	71,9 ± 0,5 ^a	62,0 ± 0,7 ^c	72,3 ± 0,7 ^a	72,7 ± 0,7^a
Hemikryptophyten	20,8 ± 0,6^a	15,5 ± 0,4 ^b	12,0 ± 0,6 ^c	15,9 ± 0,4 ^b	8,9 ± 0,4 ^d
Chamaephyten	6,7 ± 0,4^a	6,0 ± 0,3 ^b	4,3 ± 0,2 ^{ad}	4,3 ± 0,2 ^d	6,2 ± 0,3 ^b
Nanophanerophyten	0,2 ± 0,0 ^b	0,2 ± 0,0 ^b	0,3 ± 0,0^a	0,2 ± 0,0 ^b	0,2 ± 0,0 ^{ab}
Phanerophyten	5,2 ± 0,2 ^d	6,4 ± 0,2 ^c	21,4 ± 0,5^a	7,4 ± 0,3 ^c	12,0 ± 0,4 ^b
Waldbindung (Anteil Arten gebunden an ...)					
<i>ungewichtet</i>					
1.1 Geschlossenen Wald	65,6 ± 0,3 ^c	68,1 ± 0,3 ^b	66,9 ± 0,3 ^b	69,4 ± 0,4^a	68,0 ± 0,3 ^{ab}
1.2 Waldverlichtungen/ Waldrand	+ ^a	+ ^a	+ ^a	- ^a	- ^a
2.1 Wald wie Offenland	33,6 ± 0,3^a	31,3 ± 0,3 ^b	32,8 ± 0,3 ^a	30,5 ± 0,4 ^b	31,6 ± 0,3 ^b
2.2 Schwerpunkt Offenland O Offenland	0,7 ± 0,1^a	0,6 ± 0,1 ^a	0,4 ± 0,1 ^a	0,1 ± 0,0 ^a	0,4 ± 0,1 ^a
<i>gewichtet</i>					
1.1 Geschlossenen Wald	83,5 ± 0,5^a	81,8 ± 0,8 ^a	76,7 ± 0,7 ^c	79,0 ± 0,9 ^b	76,8 ± 0,9 ^c
1.2 Waldverlichtungen/ Waldrand	+ ^a	+ ^a	+ ^a	- ^a	+ ^a
2.1 Wald wie Offenland	16,4 ± 0,5 ^a	18,1 ± 0,8 ^a	23,3 ± 0,7^b	21,0 ± 0,9 ^c	23,1 ± 0,9 ^b
2.2 Schwerpunkt Offenland O Offenland	0,1 ± 0,0^a	0,1 ± 0,0 ^{ab}	+ ^{ab}	+ ^b	+ ^{ab}
Anteil Rote-Liste-Arten					
<i>ungewichtet</i>					
	1,3 ± 0,1^a	1,2 ± 0,1 ^a	1,1 ± 0,1 ^a	1,0 ± 0,1 ^a	0,7 ± 0,1 ^a
<i>gewichtet</i>					
	0,9 ± 0,3^a	0,6 ± 0,2 ^a	0,7 ± 0,3 ^{ab}	0,5 ± 0,2 ^{ab}	0,3 ± 0,1 ^b
Anteil Störungszeiger					
<i>ungewichtet</i>					
	2,2 ± 0,2^a	1,4 ± 0,1 ^{ab}	0,8 ± 0,1 ^{bc}	0,4 ± 0,1 ^c	0,4 ± 0,1 ^c
<i>gewichtet</i>					
	0,3 ± 0,0^a	0,2 ± 0,0 ^a	0,1 ± 0,0 ^b	+ ^b	+ ^b

	1981	1991	2001	2011	2021
Mittlere Zeigerwerte					
<i>ungewichtet</i>					
Licht	3,42 ± 0,01 ^a	3,36 ± 0,01 ^b	3,38 ± 0,01 ^{ab}	3,28 ± 0,01 ^c	3,32 ± 0,01 ^c
Temperatur	5,33 ± 0,00 ^b	5,33 ± 0,00 ^{ab}	5,36 ± 0,01^a	5,33 ± 0,01 ^b	5,33 ± 0,01 ^b
Kontinentalität	3,32 ± 0,01^a	3,28 ± 0,01 ^b	3,26 ± 0,01 ^c	3,25 ± 0,01 ^{cd}	3,23 ± 0,01 ^d
Feuchte	5,38 ± 0,00 ^b	5,38 ± 0,00 ^b	5,41 ± 0,00^a	5,37 ± 0,01 ^b	5,37 ± 0,00 ^b
Reaktion	6,60 ± 0,01^a	6,59 ± 0,01 ^{ac}	6,53 ± 0,01 ^b	6,57 ± 0,01 ^{bc}	6,59 ± 0,01 ^{ac}
Nährstoff (Stickstoff)	6,18 ± 0,01 ^b	6,25 ± 0,01 ^a	6,29 ± 0,01 ^a	6,27 ± 0,01 ^a	6,30 ± 0,01^a
<i>gewichtet</i>					
Licht	2,48 ± 0,01 ^c	2,54 ± 0,01 ^b	2,69 ± 0,02^a	2,50 ± 0,02 ^c	2,53 ± 0,02 ^b
Temperatur	5,35 ± 0,01 ^b	5,33 ± 0,01 ^b	5,35 ± 0,01 ^b	5,48 ± 0,01^a	5,33 ± 0,01 ^b
Kontinentalität	2,99 ± 0,02^a	2,80 ± 0,02 ^b	2,77 ± 0,32 ^c	2,76 ± 0,02 ^{bc}	2,63 ± 0,02 ^d
Feuchte	5,41 ± 0,01 ^d	5,55 ± 0,01 ^c	5,60 ± 0,01 ^b	5,60 ± 0,01 ^b	5,66 ± 0,01^a
Reaktion	6,94 ± 0,02 ^a	6,96 ± 0,01^a	6,89 ± 0,01 ^b	6,91 ± 0,01 ^b	6,93 ± 0,00 ^a
Nährstoff (Stickstoff)	6,71 ± 0,02 ^d	7,01 ± 0,03 ^c	7,24 ± 0,03 ^b	7,25 ± 0,03 ^b	7,35 ± 0,03^a

Arten des geschlossenen Waldes dominierten die Krautschicht in allen Aufnahmejahren (Tab. 2). Bezogen auf die Gesamtartenzahl nahm ihr Anteil zwischen 1981 und 2011 bzw. 2021 leicht, aber signifikant zu, bezogen auf den Gesamtdeckungsgrad ging der Anteil dagegen leicht, aber signifikant zurück. Arten, die sowohl im Wald als auch im Offenland auftreten können, stellten, bezogen auf die Gesamtartenzahl, etwa ein Drittel der Arten. Bezogen auf den Gesamtdeckungsgrad waren sie schwächer vertreten und erreichten in den Jahren 2001 und 2021 mit knapp einem Viertel ihren höchsten Anteil. Arten der Waldverlichtungen sowie Arten mit Schwerpunkt im Offenland spielten in der Krautschicht durchgehend kaum eine Rolle, auch nicht nach den kleinflächigen Auflichtungen durch Stürme oder nach den letzten Trockenjahren (Abb. 1).

Mit *Aconitum lycoctonum*, *Aquilegia vulgaris* und *Lilium martagon* traten im ersten Aufnahmejahr 1981 drei Rote-Liste-Arten (Kategorie 3) auf. *Aquilegia vulgaris* wurde bereits 1991 nicht mehr gefunden (Tab. 3), die beiden anderen Arten traten bis 2021 kontinuierlich auf, Stetigkeit und Deckungsgrad nahmen aber ab (Beilage S1). Somit sanken auch der gewichtete und ungewichtete Anteil an Rote-Liste-Arten zwischen 1981/1991 und 2021 (Tab. 2). Auch der Anteil an Arten, die im *Hordelymo-Fagetum* als Störungszeiger gelten (z. B. *Deschampsia cespitosa* als Verdichtungszeiger oder *Urtica dioica* als Zeiger für ein erhöhtes Stickstoffangebot) nahmen in ihrer Stetigkeit und im Deckungsgrad bis 2021 signifikant ab, spielten auf dem Großtransekt aber auch davor nur eine untergeordnete Rolle (Beilage S1, Tab. 2–3). Als Neophyten traten *Impatiens parviflora* (1981) und *Aesculus hippocastanum* (2001) jeweils nur in je einem Jahr in einem bzw. in zwei Quadrat(en) auf (Tab. 3).

4.4 Mittlere Zeigerwerte

In der Krautschicht fanden sich überwiegend Schattenpflanzen und subozeanisch-submontane Mäßigwärmezeiger auf frischen Böden mit guter Basen- und Stickstoffversorgung (Tab. 2). Durch den hohen Deckungsgrad von *Allium ursinum* (Beilage S1) als besonders schattentoleranter Art mit ozeanischer Verbreitung und hoher Konkurrenzkraft unterschieden sich die gewichteten Licht-, Kontinentalitäts-, Reaktions- und Nährstoff-(Stickstoff-)Zeigerwerte stärker von den ungewichteten, während die gewichteten Temperatur- und Feuchtezeigerwerte denen der ungewichteten entsprachen.

Tabelle 3. Arten, die nur in bestimmten (maximal zwei) Jahren auftraten. Störungszeiger (S) nach SCHMIDT (2013), Gewinner (G) und Verlierer (V) nach JANDT et al. (2022b), Mittelwaldzeiger (M) nach VOLLMUTH (2021) (s. Beilage S1). Zahlen geben die Zahl der Quadrate an, in denen die Arten je Aufnahmejahr gefunden wurden. Fettgedruckte Zahlen bedeuten, dass eine Art Indikatorart des entsprechenden Aufnahmejahres ist.

Table 3. Species that occurred only in certain (maximum 2) years. S: Indicator of disturbance according to SCHMIDT (2013), G, V: winner (G) and loser (V) according to JANDT et al. (2022b), M: Indicators of the coppice-with-standards system according to VOLLMUTH (2021) (see Supplement S1). The numbers per year give the number of grid cells in which the species were found. Numbers are written in bold, when the species was classified as indicator species in the respective year.

	1981	1991	2001	2011	2021
<i>Carex remota</i> (S)	13	–	1	–	–
<i>Galium sylvaticum</i> (M)	4	2	–	–	–
<i>Ranunculus ficaria</i>	4	–	–	–	–
<i>Poa nemoralis</i> (V)	3	2	–	–	–
<i>Epilobium montanum</i>	3	1	–	–	–
<i>Luzula pilosa</i>	3	1	–	–	–
<i>Hypericum hirsutum</i>	3	–	–	–	–
<i>Rubus fruticosus</i> agg. (S, G)	3	–	–	–	–
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i> (S)	2	–	–	–	–
<i>Urtica dioica</i> (S)	2	–	–	–	–
<i>Fragaria vesca</i> (S)	1	2	–	–	–
<i>Aquilegia vulgaris</i>	1	–	–	–	–
<i>Bromus ramosus</i>	1	–	–	–	–
<i>Cardamine pratensis</i>	1	–	–	–	–
<i>Impatiens parviflora</i> (S, G)	1	–	–	–	–
<i>Paris quadrifolia</i>	1	–	–	–	–
<i>Rumex sanguineus</i> (S)	1	–	–	–	–
<i>Campanula rapunculoides</i>	–	3	–	–	–
<i>Rubus idaeus</i> (S, G)	–	3	–	–	–
<i>Impatiens noli-tangere</i>	–	2	–	–	–
<i>Senecio ovatus</i>	–	1	1	–	–
<i>Actaea spicata</i>	–	1	–	–	–
<i>Carex muricata</i> s. str. (S)	–	1	–	–	–
<i>Melica nutans</i>	–	1	–	–	–
<i>Sambucus racemosa</i>	–	1	–	–	–
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	–	–	4	–	–
<i>Aesculus hippocastanum</i>	–	–	2	–	–
<i>Corylus avellana</i>	–	–	1	–	–
<i>Carex digitata</i>	–	–	–	1	1
<i>Viburnum opulus</i>	–	–	–	1	–
<i>Galeopsis tetrahit</i>	–	–	–	–	1
<i>Prunus spinosa</i>	–	–	–	–	1
<i>Rosa canina</i>	–	–	–	–	1

Im Vergleich der Aufnahmejahre wiesen die mittleren ungewichteten Zeigerwerte mit Differenzen von maximal 0,2 auf geringe, aber signifikante Veränderungen in den Standortbedingungen hin mit einer Zunahme (bzw. einem Verbleib) vor allem von schattentoleranten, ozeanisch-verbreiteten Arten (Tab. 2). Die Veränderungen der gewichteten Zeigerwerte fielen stärker aus, ließen sich aber vor allem mit einer Zunahme von *Allium ursinum* und einer gleichzeitigen Abnahme von *Mercurialis perennis* erklären.

4.5 Gewinner und Verlierer in der Krautschicht

Entsprechend des Rückgangs der mittleren Artenzahl (Tab. 1) war die Zahl der Arten mit einer Zunahme der Stetigkeit von 1981/91 gegenüber 2011/21 geringer als die Zahl der Arten, die aus Aufnahme­flächen verschwanden. Dies trifft auch auf die Deckungsgrad­veränderungen zu (Beilage S1). Zu den Gewinnern zählten vor allem *Allium ursinum* und *Hedera helix*. *Allium ursinum* verdoppelte bis 2011/21 gegenüber 1981/91 seinen mittleren Deckungsgrad und wurde auch im Jahr 2021 noch in neuen Aufnahme­flächen gefunden. Insgesamt nahm die Anzahl der Quadrate ohne *A. ursinum* zwischen 1981 und 2021 von 34 auf sieben ab (Abb. 5).

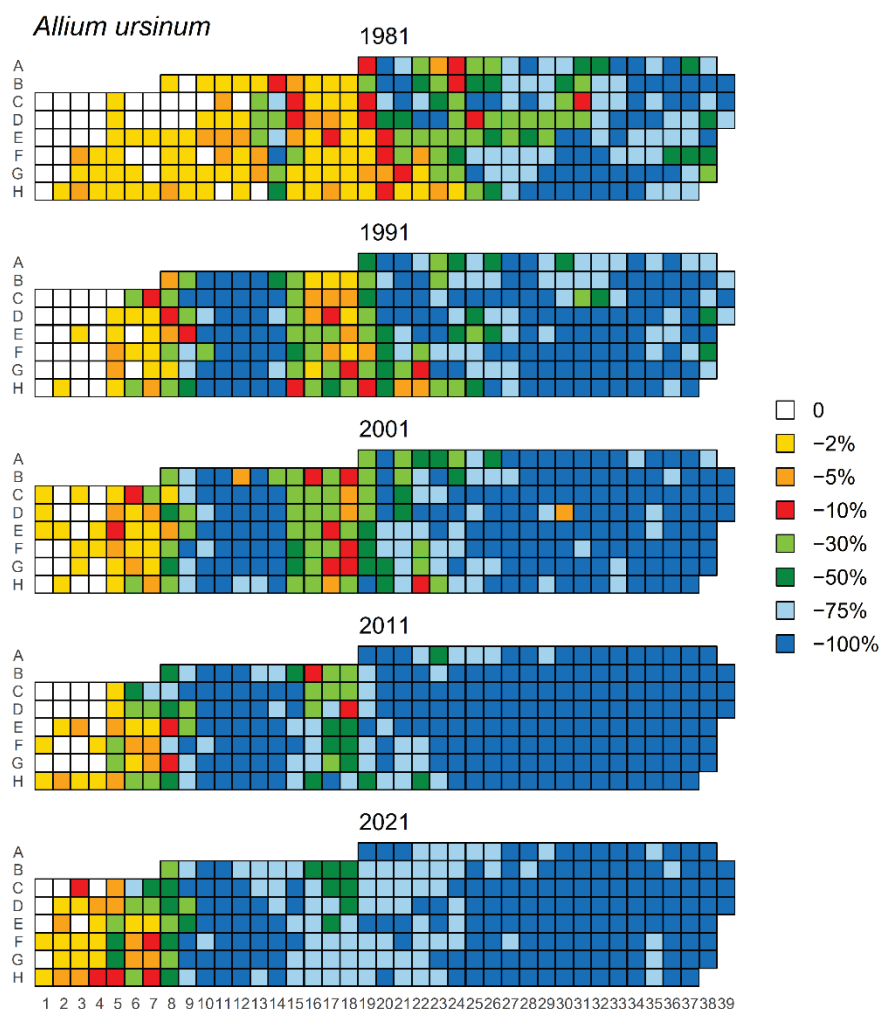


Abb. 5. Verbreitung und Deckungsgrad von *Allium ursinum* in den 281 Quadraten des Großtransekts in den Aufnahmejahren. Zu beachten ist, dass die Skalierung in den Abbildung 5–7 von Abbildung 1 abweicht.

Fig. 5. Distribution and coverage of *Allium ursinum* in the 281 grid cells of the large transect in the years of monitoring. Note that the scaling in Figure 5–7 differs from that in Figure 1.

Eine im Vergleich noch stärkere Zunahme in der Krautschicht zeigte *H. helix*: Zwischen 1981 und 2021 verdoppelte die Art ihre Stetigkeit und verzwanzigfachte ihre mittlere Deckung. Gewinner waren auch die beiden Orchideen *Epipactis helleborine* und *Neottia nidus-avis*, die 1981/91 noch zu den floristischen Raritäten zählten, 2011/21 aber in bis zu 28 % der Quadrate auftraten (Abb. 6). Alle vier Arten wurden auch durch eine Indikator-Arten-Analyse als Gewinner bestätigt (Beilage S1).

Die lange Liste der Arten mit Rückgangstendenz wird angeführt von *Mercurialis perennis*, die 1981 noch mit vergleichbar hoher Stetigkeit (91 %) und hohem mittlerem Deckungsgrad (31 %) wie *A. ursinum* (88 % bzw. 33 %) vorkam (Abb. 7a, Beilage S1). 2021 war *M. perennis* dann nur noch in etwa der Hälfte der Aufnahme­flächen zu finden, bei einem mittleren Deckungsgrad von weniger als 2 % (Abb. 7b). Viele weitere Charakterarten der Kalkbuchenwälder gingen ebenfalls zurück (u. a. *Lathyrus vernus*, *Phyteuma spicatum*, *Horde­lymus europeus*, Beilage S1) oder verschwanden zusammen mit einigen Störzeigern nach 1991 vom Transekt (Tab. 3).

Die meisten Gehölze in der Krautschicht erwiesen sich über die Aufnahmejahre als v. a. im Deckungsgrad schwankend. Neben den Ahorn-Arten traf dies auch auf *F. sylvatica* und *F. excelsior* zu, sicherlich stark beeinflusst durch Mastjahre (v. a. bei *F. sylvatica*), Krankheiten (v. a. bei *F. excelsior*) oder durch schwankenden Rehwild-Verbiss (Zäunung, Winter). Trotz der Zunahmen von *Acer platanoides* und *A. pseudoplatanus* sowie *F. excelsior* in der Krautschicht im Vergleich der Aufnahmejahre 1981 und 2021, wurden diese Arten daher nicht als Gewinner klassifiziert.

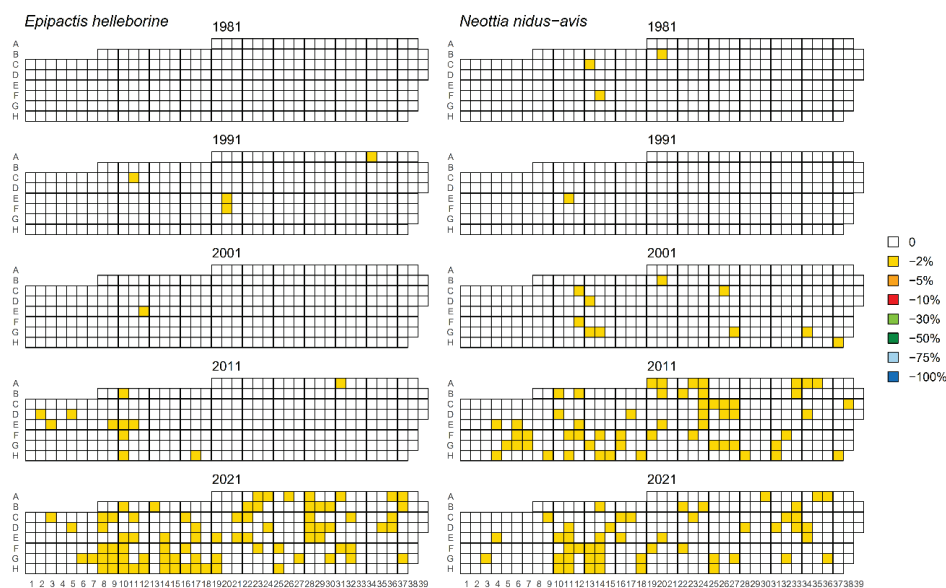


Abb. 6. Verbreitung und Deckungsgrad von *Epipactis helleborine* und *Neottia nidus-avis* im Großtransekt über die Aufnahmejahre.

Fig. 6. Distribution and coverage of *Epipactis helleborine* and *Neottia nidus-avis* in the large transect over the years of monitoring.

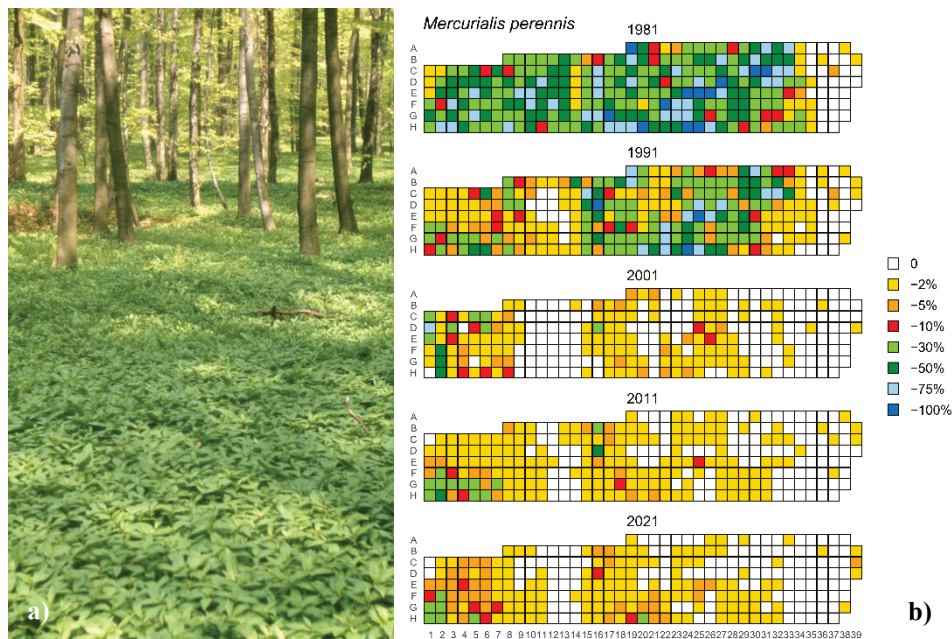


Abb. 7. a) *Mercurialis perennis*-Dominanz in Teilen des Großtransekts im Jahr 1980 (Foto: W. Schmidt, 15.05.1980); **b)** Die Verbreitung und der Deckungsgrad von *M. perennis* im Großtransekt über die Zeit zeigt den Rückgang der ehemals oft dominanten Art.

Fig. 7. a) Dominance stand of *Mercurialis perennis* in the large transect in 1980 (Photo: W. Schmidt, 15.05.1980); **b)** Distribution and cover of *M. perennis* in the large transect over time shows the decline of the formerly dominant species.

Eine Charakterisierung der Gewinner und Verlierer anhand der Ellenberg-Zeigerwerte ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Gruppen. Die Verlierer wiesen im Mittel eine um 0,8 Einheiten höhere Lichtzahl und eine um 0,6 Einheiten höhere Kontinentalitätszahl auf und unterstreichen damit die Tendenz zu einem geschlossenen Buchenwald. Die Verlierer wiesen allerdings hinsichtlich Licht- und Kontinentalitätszahl ähnliche Werte wie die Gruppe der indifferenten bzw. schwankenden Arten auf (Tab. 4), so dass eine ökologische Charakterisierung hier nicht eindeutig ist. Etwas deutlicher waren die Unterschiede zur Gruppe der Arten, die nach 1991 dauerhaft verschwunden waren. Sie war durch deutlich höhere Lichtzahlen (signifikant höher als Gewinner) im Vergleich mit den anderen Gruppen geprägt sowie durch die insgesamt höchsten mittleren Temperatur- und Kontinentalitätszahlen (ohne signifikanten Unterschied).

In der Ordination markierten die Aufnahmejahre entlang der 1. Achse eine Zeitreihe (Abb. 8). Dabei bildeten die Jahre 1981 und 1991 distinkte und die Jahre 2001, 2011 und 2021 sich überlappende Gruppen, was verdeutlicht, dass floristische Veränderungen in der Krautschicht vor allem zwischen 1981 und 2001 stattfanden (Abb. 8). Dies stimmt mit dem deutlichen Rückgang der Artenzahl in dieser Zeit überein. Die 39 Transektlinien ordneten sich im Ordinationsdiagramm dagegen (zumindest in den ersten Aufnahmejahren) entlang der 2. Ordinationsachse an: unten im Diagramm die westlichen und oben die östlichen Quadrate (nicht dargestellt).

Tabelle 4. Charakterisierung der nach 1991 verschwundenen Arten, Verlierer, Gewinner und indifferente Arten (vgl. Beilage S1 und Tab. 3) anhand der Zeigerwerte (Mittelwerte mit Standardabweichung). Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen (ANOVA mit Post hoc-Test, $p \leq 0,05$). Der höchste Wert ist jeweils fett dargestellt.

Table 4. Characterization of species that disappeared after 1991, the group of losers, winners, and indifferent species (Supplement S1, Table 3) based on indicator values (mean values with standard deviation). Different lowercase letters indicate significant differences between the groups (ANOVA with post hoc test, $p \leq 0.05$). The highest values in the comparison are written in bold.

	Nach 1991 verschwunden	Verlierer	Indifferent	Gewinner	<i>F</i>	<i>p</i>
Anzahl Arten	22	27	14	5		
Licht	5,0 ± 1,5^a	3,8 ± 1,4 ^b	3,9 ± 1,1 ^{ab}	3,0 ± 1,0 ^b	4,63	0,006
Temperatur	5,5 ± 0,7	5,3 ± 0,7	5,4 ± 0,5	5,0 ± 0,0	0,81	0,502
Kontinentalität	3,7 ± 1,0	3,5 ± 1,1	3,5 ± 0,8	2,8 ± 0,8	1,21	0,313
Feuchte	5,2 ± 1,0	5,6 ± 0,8	5,3 ± 0,5	5,2 ± 0,4	0,91	0,443
Reaktion	6,5 ± 0,9	6,7 ± 1,1	6,6 ± 1,2	7,0 ± 0,0	0,31	0,821
Nährstoff (Stickstoff)	6,0 ± 1,5	6,0 ± 1,4	6,2 ± 1,0	5,8 ± 1,5	0,12	0,949

Tabelle 5. Korrelationskoeffizienten nach Pearson (*r*) für die Korrelation verschiedener Variablen mit den Achsenwerten der NMDS-Ordination (Abb. 8). $r > 0,4$ sind fett dargestellt. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Table 5. Pearson's correlation coefficients (*r*) for the correlation of different variables with the axis values of the NMDS ordination (Fig. 8). $r > 0.4$ are shown in bold. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

	NMDS1	NMDS2
Zeigerwert ungewichtet		
Licht	-0,42***	0,22**
Temperatur	0,11	0,27***
Kontinentalität	-0,39***	-0,30***
Feuchte	0,11	0,15*
Reaktion	-0,14*	-0,12
Nährstoff (Stickstoff)	0,48***	-0,02
Zeigerwert gewichtet		
Licht	0,01	-0,29***
Temperatur	0,02	-0,50***
Kontinentalität	-0,41***	-0,54***
Feuchte	0,43***	0,51***
Reaktion	-0,18*	-0,25***
Nährstoff (Stickstoff)	0,54***	0,45***
Diversität		
Shannon-Index	-0,54***	-0,22**
Mittlere Artenzahl/100 m ²	-0,82***	0,11
Struktur		
Deckung Baumschicht	0,32***	-0,37***
Deckung Strauchsicht	-0,14	0,58***
Deckung Krautschicht	0,24**	0,68***
Ausgewählte Artengruppen		
% Geschlossener Wald ungewichtet	0,28***	0,26***
% Geschlossener Wald gewichtet	0,03	0,63***
% Störzeiger ungewichtet	-0,54***	0,45***
% Störzeiger gewichtet	-0,55***	0,33***

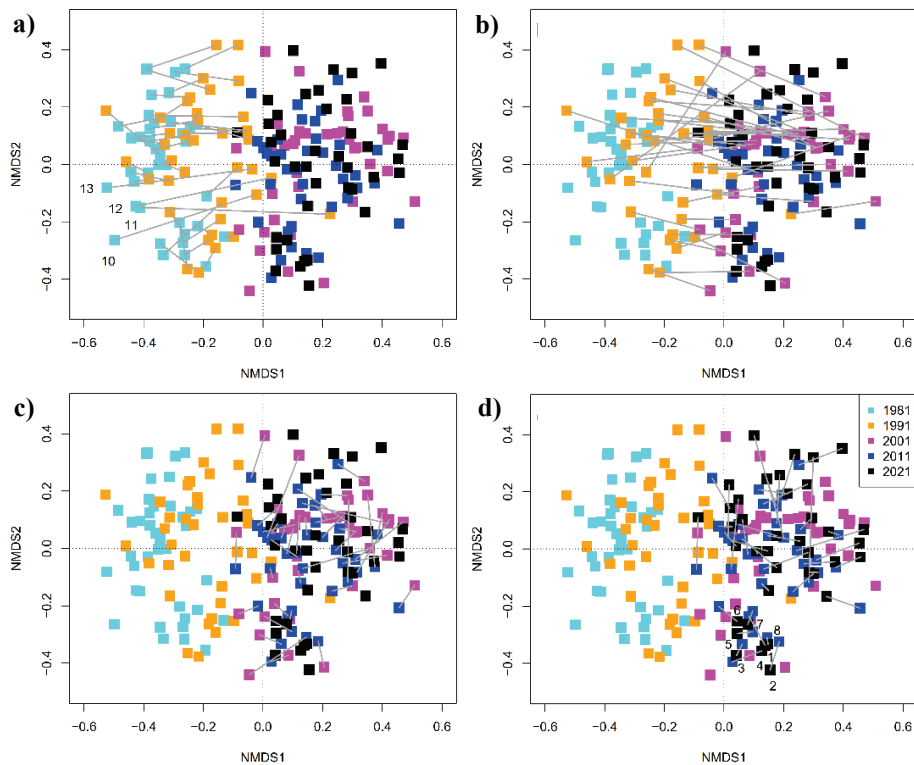


Abb. 8. NMDS-Ordination der Artenzusammensetzung in der Krautschicht über die fünf Aufnahmejahre basierend auf den 39 Transektlinien (vgl. Abb. 1) von West nach Ost (beispielhaft sind die Nummern der Linien 10, 11, 12 und 13 in Abb. 8 a) im Jahr 1981 und die Linien 1 bis 8 in Abbildung 8 d) im Jahr 2021 aufgeführt). Die vier Abbildungen zeigen die jeweilige Verschiebung der Artenzusammensetzung jeder Transektlinie von einem Aufnahmejahr zum nächsten (a) 1981–1991; b) 1991–2001; c) 2001–2011; d) 2011–2021; Verbindung durch graue Linien).

Fig. 8. NMDS ordination of the species composition in the herb layer over the five years of monitoring based on the 39 transect lines (see Fig. 1) from west to east (the numbers of lines 10, 11, 12 and 13 are given as examples). The four figures show the shift in the species composition of each transect line from one monitoring year to the next monitoring year (a) 1981–1991; b) 1991–2001; c) 2001–2011; d) 2011–2021; connection by gray lines).

Besonders die Vegetation der Transektlinien 10, 11, 12 und 13 im Zentrum des Großtransekts veränderte sich entlang der 1. Achse nicht nur früh, sondern auch auffällig stark (wie die langen Trajektorien in Abb. 8a zeigen), mutmaßlich durch die starke Zunahme von *A. ursinum*, die sich in dieser Zeit hier vollzog (Abb. 5). Die übrigen Transektlinien änderten sich im Zeitraum 1991–2001 am stärksten (Abb. 8b). Danach war die Bodenvegetation mit kurzen Trajektorien eher konstant oder fluktuierte überwiegend ungerichtet (Abb. 8c, d). Im letzten Aufnahmejahr grenzten sich zudem die westlichen Transektlinien (1 bis 8) im negativen Bereich der 2. NMDS-Achse stärker von den übrigen Linien ab (Abb. 8d). Die Ausbreitung und Verdichtung von *A. ursinum* erfolgte hier langsamer als dies zwischen 1981 und 2011 im mittleren Teil des Transekts der Fall war (Abb. 5).

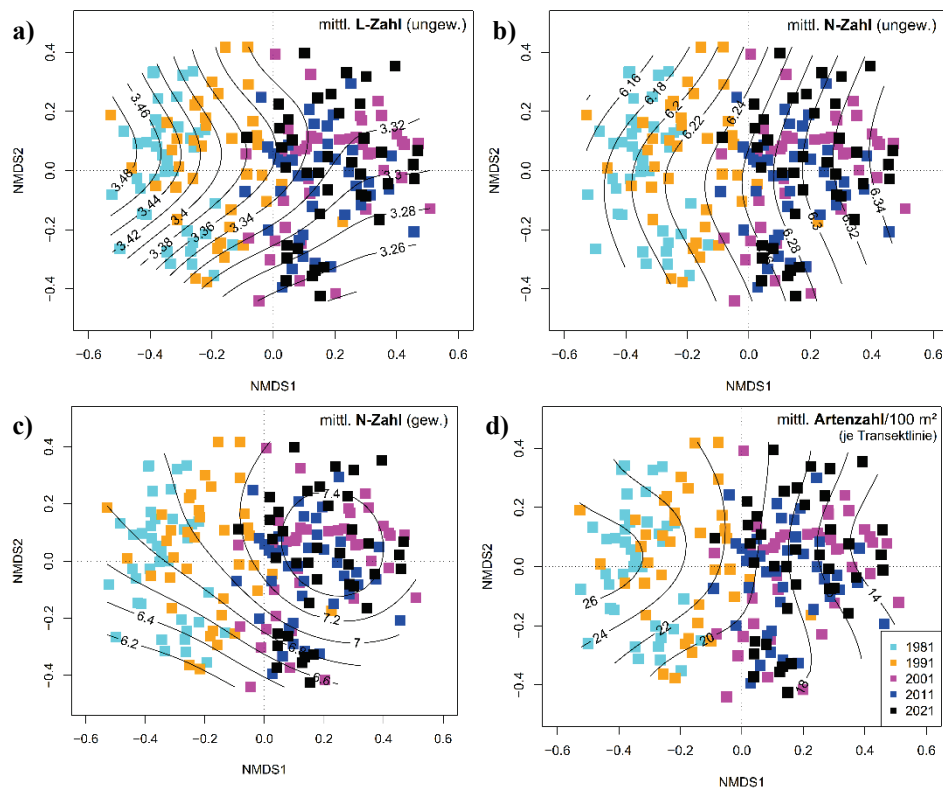


Abb. 9. Ordination mit eingeblendeten Standorts- und Diversitätsparametern. Alle vier Variablen korrelierten höchstsignifikant mit der ersten NMDS-Achse ($p < 0,001$). Die erklärten Abweichungen der GAM-Modelle als Maß ihrer Güte variierten wie folgt: L-Zahl (ungewichtet) = 29,6 %, N-Zahl (ungewichtet) = 26,4 %, N-Zahl (gewichtet) = 63,9 %, mittl. Artenzahl = 74,2 %.

Fig. 9. Ordination with selected site and diversity parameters. All four variables correlated highly significant with the first NMDS axis ($p < 0.001$). The explained deviances of the GAM models as a measure for the goodness of fit varied as follows: L-value (unweighted) = 29.6%, N-value (unweighted) = 26.4%; N-value (weighted) = 63.9%, mean species richness = 74.2%.

Die negative Korrelation der Deckungsgrade der meisten Arten mit der 1. NMDS-Achse deckte sich mit ihrer Zuordnung zu den Verlierern (Beilage S1). Gleiches gilt für die Indikator-Arten-Analyse, die viele der Verlierer-Arten als Indikatorarten für die Jahre 1981 und 1991 identifizierte. Vor allem die Lichtzahl (negativ) und die Nährstoff/Stickstoffzahl (positiv) waren mit der 1. Achse korreliert und erklärten die gerichtete Vegetationsveränderung über die Zeit somit am besten (Tab. 5, Abb. 9a, b). Die gewichteten Zeigerwerte stehen vor allem mit der Ausbreitung von *A. ursinum* in Verbindung (Abb. 9c). Besonders deutlich war aber der Rückgang der mittleren Artenzahl in den Transektlinien mit der Zeitreihe entlang der 1. Achse korreliert (Tab. 5, Abb. 9d). Die berücksichtigten Strukturvariablen (v. a. Strauch- und Krautschichtdeckung) waren mit der Heterogenität innerhalb des Transekts verknüpft und korrelierten daher vor allem mit der 2. Achse (Tab. 5). So war die Strauchschicht z. B. im Osten des Transekts deutlich deckungsstärker als im Westen.

5. Diskussion

5.1 Fehlermöglichkeiten bei Wiederholungsstudien

Seit etwa drei Jahrzehnten gewinnen vegetationskundliche Wiederholungsaufnahmen auf Dauerflächen im Rahmen von Biomonitoring-Programmen und Wiederholungsstudien zunehmend an Bedeutung (u. a. THOMAS et al. 1995, SEIDLING 2005, VERHEYEN et al. 2017, SPERANDII et al. 2022, Knollová et al. eingereicht). Dabei stellt sich auch die Frage, inwieweit die Relokalisation der Aufnahmeflächen und unterschiedliche Bearbeiter die Aufnahmeergebnisse beeinflussen. In unserer Studie war die Relokalisation der Aufnahmeflächen aufgrund der dauerhaften Verpflockung im 10×10 m Raster wohl durchgehend punktgenau. Vereinzelt fehlende Pflöcke wurden bei jeder Wiederholungsaufnahme neu eingemessen und ersetzt. Bearbeiterbedingte Unterschiede aufgrund des Übersehens einzelner Arten, Fehlbestimmungen oder der individuellen artspezifischen Deckungsgradschätzung sind jedoch wahrscheinlich (JANDT et al. 2022a). Dies zeigte auch eine Studie, die auf einem vergleichbaren Transekt im Göttinger Wald mit fünf verschiedenen Einzelpersonen und zwei Zweiertteams durchgeführt wurde (SEIDLING et al. 2014, 2020). Individuelle Artenkenntnisse und Erfahrungen spielen also eine wichtige Rolle, was eine europaweite Studie von VERHEYEN et al. (2018) bestätigen konnte. Erfahrene Vegetationskundler (*Senior scientists*) erfassten deutlich mehr Arten bei weniger Fehlbestimmungen als Anfänger (*Junior scientists*). Die ersten drei Erhebungen in unserer Studie wurden vor allem von Y. Song, S. Brunn und D. Rudolph durchgeführt, die damals zur Gruppe der *Junior scientists* zählten. Sie wurden aber von H. Dierschke als *Senior scientist* geschult und intensiv betreut. 2011 und 2021 erfolgte die Bearbeitung ausschließlich durch H. Dierschke bzw. uns mit langjähriger Erfahrung. Insgesamt schätzen wir daher den bearbeiterbedingten Fehler in unserer Studie als gering ein.

5.2 Rückgang der Artendiversität der Krautschicht

Die Artendiversität der Krautschicht (α - und γ -Diversität) ging zwischen 1981 und 2021, vor allem aber zwischen 1981 und 2001 (vgl. DIERSCHKE 2013), markant zurück, d. h. 27 Verliererarten (v. a. *Mercurialis perennis*) standen nur fünf Gewinnerarten (v. a. *Allium ursinum* und *Hedera helix*) gegenüber. Damit waren die Artenverluste im Großtransekt noch deutlicher als in den benachbarten, verstreut liegenden Untersuchungsflächen, die zwischen 1980 und 2016 erfasst wurden, in der Krautschicht keine Abnahme der α -Diversität zeigten, und in denen „nur“ 20 Verliererarten und 15 Gewinner identifiziert werden konnten (DIERSCHKE & BECKER 2020). Gründe für diese Diskrepanz liegen möglicherweise in den bei DIERSCHKE & BECKER (2020) z. T. größeren und daher weniger sensitiven Aufnahmeflächen (im Mittel 215 m^2) oder in fünf Aufnahmeflächen, die über die Aufnahmejahre vergrößert wurden. Auch mögliche Störungen durch weitere wissenschaftliche Untersuchungen außerhalb der „Tabufläche“ des Großtransekts könnten eine Erklärung liefern.

Insgesamt gelten neben den Faktoren Eutrophierung und Landnutzungsänderung, die global auf die Vegetation der Wälder einwirken (BOBBINK et al. 2010, KOPECKÝ et al. 2013, PERRING et al. 2018a, b, DEPAUW et al. 2020, STAUDE et al. 2022) und zu Homogenisierung und Artenverlust führen, lokal allogene atmosphärische Stickstoffdepositionen und das unterschiedliche Lichtangebot durch den Wandel in der Waldbewirtschaftung sowie regional die Schalenwildichte als Treiber für einen Diversitätsverlust (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2015). Für die Waldentwicklung im Großtransekt sind darüber hinaus auch autogene

Prozesse der Anreicherung pflanzenverfügbaren Stickstoffs zu berücksichtigen. Die Aufgabe der Waldnutzung und der Anstieg der oberirdischen Biomasse (vgl. Kap. 2) dürften über Jahrzehnte zu einer erhöhten Menge an Laubstreu geführt haben. Bei gleichbleibend hohem Nitrifizierungsgrad (> 90 % für das *Hordelymo-Fagetum* im Göttinger Raum; HÄRDTLE et al. 2002) kann somit von einer erhöhten Nachlieferung von mineralischem Stickstoff ausgegangen werden.

5.3 Bärlauch und Efeu als Haupt-Gewinner

Auf nährstoffreichen, im Frühjahr gut bis sehr gut mit Wasser versorgten Standorten kann *Allium ursinum* aufgrund seiner hohen Konkurrenzkraft dichte Dominanzbestände ausbilden, die häufig artenarm und z. T. auch durch fehlenden Gehölzjungwuchs gekennzeichnet sind (LANGE & KANZOW 1965, ERNST 1979, OBORNY et al. 2011, DIACI et al. 2012; Abb. 10). Vergleichbar mit unseren Ergebnissen wird aus vielen Waldgebieten Mitteleuropas mit entsprechenden Standortsbedingungen über eine Zunahme von *A. ursinum* in den letzten Jahrzehnten berichtet (u. a. AHRNS & HOFMANN 1998, KIRBY et al. 2005, BÖHLING 2003, 2008, HEINRICHS et al. 2012, BECKER et al. 2017, JANDT et al. 2022b). Verschiedene Ursachen dürften für diese Zunahme verantwortlich sein: Aufgrund des Klimawandels kommt es zu einem früheren Beginn der Vegetationsperiode mit einer dadurch verlängerten Vegetationszeit für *A. ursinum* vor dem Austrieb der Bäume (DIERSCHKE & GOEDECKE 2021), wovon die Art offenbar nicht nur durch eine Zunahme im Deckungsgrad, sondern auch durch eine höhere Blühintensität profitiert (DIERSCHKE 2013, HEINRICHS et al. 2018, DIERSCHKE & BECKER 2020; Abb. 10b).

Atmosphärische Stickstoffdeposition wird als weiterer Treiber für den Erfolg von *A. ursinum* angenommen (BÖHLING 2008, SCHMIDT 2009, BECKER et al. 2017). Im europaweiten Vergleich sind die Stickstoffdepositionen im Göttinger Wald zwar eher gering und seit Beginn regelmäßiger Messungen im Jahr 1981 sogar rückläufig (MEESENBURG et al. 2009). Die Zunahme der mittleren Stickstoffzeigerwerte spricht aber eindeutig für eine verbesserte Nährstoffversorgung auf dem Großtransekt seit 1981, womöglich auch durch



Abb. 10. Dominanz von *Allium ursinum* im Großtransekt **a)** im Jahr 2021 (Foto: S. Heinrichs, 20.04.2021) und **b)** im Jahr 2022 mit ausgeprägtem Blütenreichtum (Foto: W. Schmidt, 15.05.2022).

Fig. 10. Dominance of *Allium ursinum* in the large transect **a)** in 2021 (Photo: S. Heinrichs, 20.04.2021) and **b)** in 2022 with a pronounced abundance of inflorescences (Photo: W. Schmidt, 15.05.2022).

autogene Effekte (s. o.). Mögliche Effekte von Emissionen und autogenen Anreicherungen können dabei aber nicht voneinander getrennt werden. Allerdings deuten Düngungsversuche auf benachbarten Untersuchungsflächen im Göttinger Wald daraufhin, dass Stickstoff-Depositionen hier nicht allein wirkten, sondern nur in Kombination mit einer guten Phosphorversorgung zu einer erhöhten Blühintensität und Verdichtung der *A. ursinum*-Bestände führten (HEINRICHS et al. 2018).

Die Zunahme im Deckungsgrad der Baumschicht etwa durch das Ende der Mittelwaldwirtschaft, die Zunahme kleinflächiger Bewirtschaftungsformen auf Kosten von Großschirmschlägen oder Nutzungsaufgabe verändert das Lichtangebot für die Frühjahrsgeophyten weniger als für sommer- oder überwinterndgrüne Pflanzenarten am Waldboden, welche folglich darunter stärker leiden. Von dieser Verschiebung des Konkurrenzgleichgewichts könnte *A. ursinum* durchaus profitieren (BECKER et al. 2017). Zusätzlich bewirkt eine dichtere Baumschicht auch ein kühleres und daher feuchteres Bestandesklima, welches *A. ursinum* als stark hygromorphe Pflanze begünstigt (WINTERHOFF 1977, AHRNS & HOFMANN 1998, BÖHLING 2003, 2008, BECKER et al. 2017). In einem Mittelwaldprojekt bei Northeim (Süd-niedersachsen) nahm der Deckungsgrad von *A. ursinum* nach Wiederaufnahme der Mittelwaldwirtschaft sofort stark ab, was STEGMANN & SCHMIDT (2005) auf die abrupte Änderung des Mikroklimas zurückführten. Auch in Lochhieben im Göttinger Wald nahm der Deckungsgrad von *A. ursinum* entlang des so entstandenen, steilen Lichtgradienten vom geschlossenen Bestand über den Trauf bis zur voll besonnten Mitte deutlich ab (SCHMIDT 1997). Nach einer großflächigen Störung durch Windwurf fanden HEINRICHS et al. (2018) im Naturwaldreservat Hainholz (Süd-niedersachsen) unmittelbar danach aber die höchste Blühintensität von *A. ursinum* und die geringsten Werte im weitgehend ungestörten Bestand sowie konstant bleibende Deckungsgrade von *A. ursinum* nach der Störung. Insgesamt kann davon ausgegangen werden, dass die erfolgreiche Ausbreitung von *A. ursinum* durch das Zusammenspiel verschiedener Faktoren (verfrühte und lange Vegetationsperiode, gute bzw. verbesserte Stickstoff- und Phosphorversorgung, Licht und Wärme bei ausreichender Wasserverfügbarkeit und feuchtem Waldinnenklima) bedingt wurde (HEINRICHS et al. 2018, DIERSCHKE & BECKER 2020), während andere konkurrenzkräftige und stickstoffliebende Arten (z. B. *Rubus*-Arten, *Urtica dioica*) bisher kaum in Erscheinung traten. Dabei hatte die Zunahme der *A. ursinum*-Deckung aber keinen signifikant-negativen Einfluss auf die Artenvielfalt je Quadrat, so dass die Konkurrenzkraft von *A. ursinum* allein nicht die treibende Kraft für den lokalen Artenverlust über einzelne Flächen zu sein scheint.

In den vergangenen 50 Jahren hat auch der Efeu (*Hedera helix*) europaweit in Wäldern zugenommen (DIERSCHKE 2005, HEINRICHS & SCHMIDT 2015, PERRING et al. 2020). Die allgemeine Temperaturerhöhung und insbesondere die Reduktion von strengen Winterfrösten (unter $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$) ohne schützende Schneedecke hat das Vorkommen der immergrünen, atlantisch verbreiteten Liane stark gefördert. Positiv wirkte sich in Begasungsexperimenten auch ein erhöhtes CO_2 -Angebot auf das Wachstum von *H. helix* aus (ZOTZ et al. 2006), so dass insgesamt der Klimawandel für die Zunahme der Art sehr wahrscheinlich ist. Daneben wirken auch fehlender Rehwildverbiss (besonders im Winter) und eine gute Stickstoffversorgung positiv, Lichtmangel dagegen negativ (HEINRICHS & SCHMIDT 2015, PERRING et al. 2020). Der Efeu nahm im Großstranekt vor allem zwischen 1981 bis 2001 zu (DIERSCHKE 2005, 2013, DIERSCHKE & BECKER 2020), einem Zeitraum, in dem die Untersuchungsfläche wilddicht gezäunt (bis 2005) und das Lichtangebot am Waldboden durch den niedrigeren Deckungsgrad der Baumschicht (und dem geringeren Buchenanteil) höher war. Gleichzeitig hat auch die schattentolerante und vergleichsweise wenig verbissgefährdete

Fagus sylvatica (ELLENBERG et al. 2001, GILL 2006, MÖLDER et al. 2009, HESSENMÖLLER et al. 2011) in der Strauchschicht zugenommen. Mit im Mittel 2,5 % Deckung und einer Stetigkeit von 84 % war *F. sylvatica* 2021 die häufigste Baumart in der Strauchschicht, gefolgt von *Ulmus glabra*, die von ELLENBERG et al. (2001) ebenfalls als schattentolerant eingestuft ist und seit 1981 in der höheren Naturverjüngung deutlich zugenommen hat. Beide Baumarten werden auch von JANDT et al. (2022b) deutschlandweit zu den Gewinnern im letzten Jahrhundert gezählt (Beilage S1) und wurden auch von DIERSCHKE & BECKER (2020) als Gewinnerarten in der Strauchschicht identifiziert.

Die Zunahme der Orchideenarten *Epipactis helleborine* und *Neottia nidus-avis* überrascht zunächst, da diese zu einer derjenigen Pflanzenfamilien gehören, die nach einer Auswertung von Wiederholungsaufnahmen in temperaten Wäldern Europas insgesamt überdurchschnittliche Verluste zeigte (PADULLÉS CUBINO et al. 2023). Im Göttinger Wald ergaben Vergleiche von Florenlisten und Vegetationsaufnahmen aus dem Zeitraum 1955–1995 mit neueren Erhebungen 2000–2018 keine Hinweise auf ein verändertes langfristiges Vorkommen dieser in Niedersachsen als ungefährdet eingestuften Arten (GARVE 2004, SCHMIDT & HEINRICHS 2015, 2017, SCHMIDT 2020). Es gab auch kein Indiz für einen positiven oder negativen Einfluss der Bewirtschaftung, des Klimawandels, der atmosphärischen Stickstoff-Einträge oder des Schalenwild-Verbisses auf beide Arten im Göttinger Wald. Auf Dauerbeobachtungsflächen zeigte sich allerdings ein von Jahr zu Jahr stark wechselndes Erscheinen und Blühen von *E. helleborine*, welches offensichtlich durch die Witterungsbedingungen (z. B. genügend sommerliche Niederschläge) und die damit verbundene ausreichende Ressourcenbildung gesteuert wird, ein bei vielen Orchideenarten bekanntes und als adulte Dormanz bezeichnetes Phänomen. Ebenso wie bei *A. ursinum* wirkt sich dabei auch eine verbesserte Phosphorversorgung fördernd für *E. helleborine* im Kalk-Buchenwald aus (HEINRICHS et al. 2018, SCHMIDT 2020).

5.4 Charakterarten des Kalkbuchenwaldes als Haupt-Verlierer

Mit *Mercurialis perennis* wird die Gruppe der Verlierer von einer wichtigen Differentialart der artenreichen Buchenwälder Nordwest-Deutschlands angeführt (DIERSCHKE 1989b). Für den Rückgang dieser Art dürfte in erster Linie das geringere Lichtangebot im Sommer verantwortlich sein. Insbesondere durch die Zunahme des Deckungsgrades der Baumschicht (v. a. mit zunehmender Dominanz der stark schattenerzeugenden *Fagus sylvatica*) und der Entwicklung einer dichteren Naturverjüngung nahm das Lichtangebot für die Bodenvegetation auf weniger als 2 % der Freilandhelligkeit ab (LAMBERTZ & SCHMIDT 1999). Dichte *M. perennis*-Herden fanden DIERSCHKE & BRÜNN (1993) im Jahr 1991 vor allem dort, wo das Lichtangebot in Kronenlücken bei über 5 % der Freilandhelligkeit lag. Trotz wieder zunehmender Auflichtungen der Baumschicht zwischen 2011 und 2021 (Abb. 1) und einer abnehmenden Strauchschichtdeckung setzte sich der Rückgang von *M. perennis* fort. So können auch Jahre mit extremer Sommertrockenheit (z. B. 2003, 2018) zum Vitalitätsverlust und Rückgang von *M. perennis* beigetragen haben, indem sie zu einem vorzeitigen Welken und Absterben der Pflanzen führten. In Jahren mit hoher Frühjahrsfeuchtigkeit wirken sich Pilzinfektionen mit *Synchytrium mercurialis* und *Melampsora rostrupii* negativ aus (SCHMIDT 1988, 1997, 2009, DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2006). Zudem scheint *M. perennis* von einer früher beginnenden und länger andauernden Vegetationsperiode deutlich weniger zu profitieren als *A. ursinum* (möglicherweise aufgrund einer generell späteren Entwicklung im Vergleich zu *A. ursinum*), so dass auch Konkurrenzeffekte ursächlich für den Rückgang von *M. perennis* sein können.

Zu den Verlierern zählten mit *Arum maculatum*, *Asarum europaeum* (starker Rückgang nach 2011), *Campanula trachelium*, *Dactylis polygama*, *Hordelymus europaeus*, *Lathyrus vernus*, *Phyteuma spicatum*, *Ranunculus auricomus* und *Vicia sepium* auch zahlreiche weitere Kenn- und Trennarten des *Hordelymo-Fagetum*, insbesondere des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* (DIERSCHKE 1989a, b, 2013, SCHMIDT 2009, SCHMIDT & HEINRICHS 2015). Mit *Heracleum sphondylium*, *Melica uniflora*, *Oxalis acetosella*, *Primula elatior*, *Pulmonaria obscura* und *Viola reichenbachiana* waren weitere Verlierer im Großstranssekt, die auch in deutschlandweiten Vegetationsvergleichen während des letzten Jahrhunderts als Verlierer identifiziert wurden (JANDT et al. 2022b). Lediglich ein Verlierer bei uns, *Carex sylvatica*, ist überregional ein Gewinner (JANDT et al. 2022b).

Mit *Corydalis cava*, *D. polygama*, *L. vernus*, *Lilium martagon*, *Polygonatum multiflorum*, *R. auricomus* und *Stellaria holostea* sind gleichzeitig Arten unter den Verlierern, die nach VOLLMUTH (2021) bei vergleichenden Untersuchungen in südniedersächsischen Eichen-Hainbuchenwäldern (*Carpineten*, Mittelwald bis 1901–1929) und in Buchenwäldern mit Arten der Eichen-Hainbuchenwälder (*Fageten* mit *Carpinion*-Arten, Mittelwald bis 1890–1930) stärker vertreten waren als in Buchenwäldern (typische *Fageten*, Mittelwald bis 1822–1866). In der Echinger Lohe, einem Eichen-Hainbuchenwald in der Münchner Schotterebene, zählten 30 Jahre nach der Ausweisung als Naturwaldreservat *A. europaeum*, *H. sphondylium*, *L. martagon*, *M. perennis* und *P. multiflorum* zu den Verlierern, *C. sylvatica* dagegen zu den Gewinnern. Nach KUDERNATSCH et al. (2019) ist dafür vor allem der dichtere Kronenschluss mit einem ausgeglichenen Bestandesklima nach Einstellung der ursprünglich sehr intensiven Mittelwaldwirtschaft verantwortlich. Wird die traditionelle Mittelwaldwirtschaft nach langjähriger Hochwaldwirtschaft wieder reaktiviert, so zeigen zwei Vorhaben im niedersächsischen Bergland bei Northeim und Liebenburg, dass diese Entwicklung umkehrbar ist (STEGMANN & SCHMIDT 2005, MÖLDER et al. 2022): Nicht nur die Gesamtartenzahl, die mittlere Artenzahl und die Anzahl der Rote-Liste-Arten waren im Mittelwald höher als im edaphisch vergleichbaren Hochwald bzw. in den noch unbehandelten Vergleichsflächen (keine Unterschiede in den mittleren Zeigerwerten für Feuchte, Bodenreaktion und Stickstoff), sondern auch die Zahl der „exklusiven“ Arten, d. h. der Arten, die ausschließlich im Mittelwald vorkommen. Profitiert von der seit 35 Jahren laufenden Reaktivierung des Mittelwaldes in Liebenburg haben u. a. mit *D. polygama*, *Galium sylvaticum*, *H. europaeus*, *L. vernus*, *L. martagon*, *M. uniflora*, *Poa nemoralis* und *S. holostea* eben auch Waldarten, die von JANDT et al. (2022b) deutschlandweit als Verlierer während des letzten Jahrhunderts und von VOLLMUTH (2021) insbesondere als Verlierer durch eine frühe Umstellung von der Mittelwald- auf die Hochwaldwirtschaft identifiziert wurden (vgl. Beilage S1, Tab. 3). Das stete Auftreten der genannten Verlierer-Arten im Großstranssekt zu Beginn der Dauerflächenuntersuchung nach mehr als 100 Jahren der Hochwaldwirtschaft zeigt jedoch auch, dass eine eher kleinflächige forstliche Bewirtschaftung, z. B. in Form von Femel- und Lochhieben oder einzelstammweise (BARTSCH & RÖHRIG 2009), lokal zum Erhalt dieser Arten beitragen kann, während eine Einstellung der Nutzung bereits nach zwei Jahrzehnten (1981 bis 2001) zu einem deutlichen Rückgang bis hin zum Verlust dieser Arten führte (vgl. SCHMIDT & HEINRICHS 2015). Die Ergebnisse untermauern weitere Belege einer geringeren Pflanzenartenvielfalt in unbewirtschafteten im Vergleich zu bewirtschafteten Buchenwäldern auf basenreichen Standorten (u. a. BOCH et al. 2013, MÖLDER et al. 2014, SCHALL et al. 2020, Meyer et al. 2023). Sie deuten zudem darauf hin, dass diese Buchenwälder natürlicherweise deutlich artenärmer an Gefäßpflanzen sind

als die bisherigen Angaben zu Kenn- und Trennarten vermuten lassen, da diese sich ausschließlich oder überwiegend auf bewirtschaftete Bestände beziehen (DIERSCHKE 1989b, LEUSCHNER 1999, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Nur bis 2001 wurden im Großtransekt Störungszeiger beobachtet, zu denen mit *Impatiens parviflora*, *Rubus fruticosus* agg. und *R. idaeus* drei Arten zählen, die deutschlandweit als Gewinner identifiziert wurden (JANDT et al. 2022b), aber ohne Störungen des Bodens und starke Auflichtungen des Kronendaches im geschlossenen Buchenwald rasch verschwinden.

Der starke Rückgang von *Fraxinus excelsior* ist auf das Eschentriebsterben (PAUTASSO et al. 2013) zurückzuführen, welches sich seit 2010 im gesamten Göttinger Wald stark ausgebreitet hat (DIERSCHKE 2013).

5.5 Waldbewirtschaftung – Erbe der Vergangenheit

Nutzungsänderungen in Waldbeständen auf Kalkstandorten, wie die Aufgabe der Mittelwaldwirtschaft oder auch der Kahlschlags- oder Großschirmschlag-Wirtschaft als intensive Störereignisse (WINTERHOFF 1963, BARTSCH & RÖHRIG 2009, VOLLMUTH 2021) bzw. die vollständige Einstellung der forstlichen Nutzung wie in unserem Großtransekt, spielen beim Rückgang der Artenvielfalt der Krautschicht eine entscheidende Rolle (PAILLET et al. 2010, SCHMIDT & HEINRICHS 2015, HEINRICHS & SCHMIDT 2017, PERRING et al. 2018a, DEPAUW et al. 2020, JANDT et al. 2022b, MEYER et al. 2023). Klimawandel und Eutrophierung werden dagegen (bisher) als untergeordnet betrachtet, obwohl sie Veränderungen im Konkurrenzgefüge (z.B. die zunehmende Dominanz von *A. ursinum*) begünstigt oder sogar hauptursächlich bewirkt haben (siehe Kap. 5.3). Insgesamt kam es im Großtransekt mit seiner von Natur aus guten Stickstoff- und Basenversorgung zu einer Homogenisierung der Vegetation durch einen starken Verlust an Licht- und Störungszeigern, aber auch Halblichtpflanzen – insbesondere im Zeitraum 1982–2001 – und einer Zunahme von wenigen schattentoleranten, mesophilen und konkurrenzstarken Arten (HEINRICHS & SCHMIDT 2017). Kleinflächige Störungen mit Kronenauflichtungen wie sie im Zeitraum 2012–2021 u.a. durch Trockenheit und einzelne Windwürfe entstanden sind (Abb. 11), scheinen den Diversitätsverlust zunächst gestoppt zu haben.

Ebenso zeigen unsere Ergebnisse eindrucklich, dass artenreiche Buchenwälder auf Kalkstandorten, wie sie in der Literatur bisher pflanzensoziologisch beschrieben wurden (z.B. WINTERHOFF 1963, DIERSCHKE 1989b, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), offensichtlich stärker durch anthropogene Einflussnahme in der Vergangenheit geprägt sind als bisher angenommen. Um die Artenkombination der Vergangenheit zu erhalten, müsste folglich die Waldbewirtschaftung wieder intensiviert werden. Durch das regelmäßige Zurückdrängen konkurrenzstarker Baumarten wie *Fagus sylvatica* z.B. durch eine lokale Reaktivierung der Mittelwaldwirtschaft könnte dem Artenverlust und der floristischen Homogenisierung der Krautschicht von Buchenwäldern auf Kalkstandorten entgegengewirkt werden (HEINRICHS et al. 2012, 2014, MÖLDER et al. 2014, HEINRICHS & SCHMIDT 2017, 2022, VOLLMUTH 2021). Demnach unterstreichen unsere Ergebnisse die Vorteile einer Vielfalt an Waldbewirtschaftungsformen zum Erhalt der Phytodiversität. Die Reaktivierung der Mittel- oder Niederwaldbewirtschaftung als ein Baustein des Waldnaturschutzes ist daher ebenso zu begrüßen wie ein Nebeneinander von Flächen mit naturnaher Waldbewirtschaftung unterschiedlicher Eingriffsstärke und Tabuflächen mit natürlicher Entwicklung, welche Artengruppen wie Pilzen oder manchen Insekten Vorteile bieten können (ZOLLNER et al. 2019, SCHALL et al. 2020).



Abb. 11. Kleinflächige Störungsereignisse im Großtransekt: **a)** Trockenschaden einer Buche (Foto: W. Schmidt, 19.08.2019); **b)** Kleinflächiger Windwurf (Foto: W. Schmidt, 19.08.2019); **c)** Abgebrochene Buche an der Grenzlinie der *Allium ursinum*-Dominanz (Foto: S. Heinrichs, 20.04.2021).

Fig. 11. Small-scale disturbance events in the large transect **a)** drought effect on beech (photo: W. Schmidt, 19.08.2019); **b)** small-scale windthrow (photo: W. Schmidt, 19.08.2019); **c)** Broken beech at the border line of *Allium ursinum* dominance (photo: S. Heinrichs, 20.04.2021).





Danksagung

Bei der Erstellung einzelner Graphiken unterstützte uns P. Schall, S. Boch, T. Becker und ein weiterer Gutachter trugen mit ihren Hinweisen und Empfehlungen wesentlich zu einer Verbesserung des Manuskripts bei. Ihnen allen sei recht herzlich gedankt.

Beiträge der Autorinnen/Autoren zum Artikel

Alle Autorinnen und Autoren waren an der Datenaufnahme im Jahr 2021 beteiligt. Die Datenauswertung erfolgte vorrangig durch S.H. und W.S. Die erste Manuskript-Version erstellten W.S. und S.H. Alle Autorinnen und Autoren kommentierten und überarbeiteten diese erste Manuskriptversion.

ORCID iDs

Michaela Dölle  <https://orcid.org/0009-0002-4189-0540>
 Steffi Heinrichs  <https://orcid.org/0000-0003-3146-031X>
 Wolfgang Schmidt  <https://orcid.org/0000-0001-5356-4684>
 Helge Walentowski  <https://orcid.org/0000-0002-0794-8377>

Beilagen und Anhänge

Beilage S1. Mittlerer Prozent-Deckungsgrad und prozentuale Stetigkeit (in Klammern) von Pflanzenarten auf dem Großtransekt ($n = 281$) in den Aufnahmejahren.

Supplement S1. Mean percentage coverage and frequency (in parentheses) of single species on the large transect ($n = 281$) in the different survey years.

Literatur

- AHRNS, C. & HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mittel-deutschen Waldschutzgebiet Hainich im Intervall 1963–1995. – *Hercynia* 31: 33–64.
- BARTSCH, N. & RÓHRIG, E. (2009): Management options for European beech forests in relation to changes in C- and N-status as described by the three study sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Studies* 208: 425–456.
- BASELGA, A. (2012): The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. – *Global Ecol. Biogeogr.* 21: 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/avsc.12282>
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BAETEN, L., CRAVEN, D.J. ... VERHEYEN, K. (2015): Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. – *Glob. Change Biol.* 21: 3726–3737. <https://doi.org/10.1111/gcb.12993>
- BOBBINK, R., HICKS, K., GALLOWAY, J. ... DE VRIES, W. (2010): Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. – *Ecol. Applic.* 20: 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- BOCH, S., PRATI, D., MÜLLER, J. ... FISCHER, M. (2013): High plant species richness indicates management-related disturbances, rather than the conservation status of forests. – *Basic Appl. Ecol.* 14: 496–505. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.06.001>
- BÖHLING, N. (2003): Dauerflächen-Untersuchungen in einem Eichen-Hainbuchenwald im Vorland der Schwäbischen Alb (Südwestdeutschland), 1978–2001: Der Niedergang von *Scilla bifolia* und die Invasion von *Allium ursinum*. – *Tuexenia* 23: 131–161.
- BÖHLING, N. (2008): Zur Entwicklung der *Allium ursinum*-Bestände im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“ 1978/2007. – *Tuexenia* 28: 41–49.
- BRAY, J. R. & CURTIS, J. T. (1957): An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. – *Ecol. Monogr.* 27: 325–349.
- BRÜNN, S. (1992): Kleinräumige Vegetations- und Standortsdifferenzierung in einem Kalkbuchenwald. – *Dipl. Arb. Univ. Göttingen*: 112 pp.
- DE CÁCERES, M. & LEGENDRE, P. (2009): Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. – *Ecology* 90: 3566–3574.
- DEPAUW, L., PERRING, M., LANDUYT, D. ... VERHEYEN, K. (2020): Light availability and land-use history drive biodiversity and functional changes in forest herb layer communities. – *J. Ecol.* 108: 1411–1425. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13339>
- DIACI, J., ADAMIC, R. & ROZMAN, A. (2012): Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. – *For. Ecol. Manage.* 285: 20–28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.010>
- DIERSCHKE, H. (1989a): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – *Verh. Ges. Ökol.* 17: 131–143.
- DIERSCHKE, H. (1989b): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* 1: 107–148.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. – Ulmer; Stuttgart. 683 pp.
- DIERSCHKE, H. (2005): Laurophyllisation – auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. – *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* 17: 151–168.

- DIERSCHKE, H. (2006): Long-term dynamics in the herb layer of a calcareous beech forest: investigations of permanent plots. 1981–2001. – *Pol. Bot. Stud.* 22: 165–172.
- DIERSCHKE, H. (2013): Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald. Veränderungen in einem Großtransekt 1981–2011. – *Tuexenia* 33: 49–92.
- DIERSCHKE, H. & BECKER, T. (2020): 37 Jahre Dauerflächenuntersuchungen in einem Kalkbuchenwald – eine Zeitreihe 1980–2001–2016. – *Tuexenia* 40: 71–99. <https://doi.org/10.14471/2020.40.003>
- DIERSCHKE, H. & BRÜNN, S. (1993): Raum-zeitliche Variabilität der Vegetation eines Kalkbuchenwaldes. – Untersuchungen auf Dauerflächen 1981–1991. – *Scr. Geobot.* 20: 105–151.
- DIERSCHKE, H. & GOEDECKE, F. (2021): Forty years of symphenological research in a submontane calcareous beech forest under the influence of climate change. – *Fl. Medit.* 31: 257–270. <https://doi.org/10.7320/FIMedit31SI.257>
- DIERSCHKE, H. & SONG, Y. (1982a): Die Vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihrer Umgebung im Göttinger Wald. – *Kurzmitt. Sonderforschungsber.* 135 „Ökosysteme auf Kalkgestein“ 1: 3–8.
- DIERSCHKE, H. & SONG, Y. (1982b): Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. – In: DIERSCHKE, H. (Ed.): *Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1981*: 513–539. Cramer, Vaduz.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – *Scr. Geobot.* 18: 9–166.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 6. Aufl. – Ulmer-Verlag, Stuttgart: 1334 pp.
- ERNST, W.H.O. (1979): Population biology of *Allium ursinum* in northern Germany. – *J. Ecol.* 67: 347–362.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – *Informationsd. Naturschutz Niedersachs.* 24: 1–76.
- GILL, R. (2006): The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. – In: DANELL, K., DUNCAN, P., BERGSTRÖM, R. & PASTOR, J. (Eds.): *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*: 170–202. Cambridge University Press, Cambridge.
- GILLIAM, F.S. (2007): The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. – *BioScience* 57: 845–858.
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation – Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff. – *Diss. Bot.* 65: 1–268.
- HÄRDLE, W., EWALD, J. & HÖLZEL, N. (2002): *Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge*. – Ulmer-Verlag, Stuttgart: 252 pp.
- HEINKEN, T., DIEKMANN, M., LIIRA, J., ... VANNESTE, T. (2022): The European Forest Plant Species List (EuForPlant): Concept and Applications. – *J. Veg. Sci.* 33: e332. <https://doi.org/10.1111/jvs.13132>
- HEINRICH, S. & SCHMIDT, W. (2015): Dynamics of *Hedera helix* L. in Central European beech forests on limestone: results from long-term monitoring and experimental studies. – *Plant Ecol.* 216: 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0412-1>
- HEINRICH, S. & SCHMIDT, W. (2017): Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 yr. – *Appl. Veg. Sci.* 20: 271–281. <https://doi.org/10.1111/avsc.12255>
- HEINRICH, S., DIERSCHKE, H., KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2018): Effect of phenology, nutrient availability and windthrow on flowering of *Allium ursinum* – results from long-term monitoring and experiments. – *Tuexenia* 38: 111–134. <https://doi.org/10.14471/2018.38.016>
- HEINRICH, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2012): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? – *Biodiv. Ecol.* 4: 49–61. <https://doi.org/10.7809/b-e.00059>
- HEINRICH, 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. <https://doi.org/10.14471/2014.34.008>
- HESSENMÖLLER, D., NIESCHULZE, J., LÜPKE, N. v. & SCHULZE, E.-D. (2011): Identification of forest management types from ground-based and remotely sensed variables and the effects of forest management on forest structure and composition. – *Forstarchiv* 82: 171–183.

- JANDT, U., BRUELHEIDE, H., BERG, C. ... WULF, M. (2022a): ReSurveyGermany: Vegetation-plot time-series over the past hundred years in Germany. – *Sci. Data* 2022, 9: 631. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01688-6>
- JANDT, U., BRUELHEIDE, H., JANSEN, J. ... WULF, M. (2022b): More losses than gains during one century of plant biodiversity change in Germany. – *Nature* 611: 512–518. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05320-w>
- KIRBY, K.J., SMART, S.M., BLACK, H.J., BUNCE, R.G.H., CORNEY, P.M. & SMITHERS, R.J. (2005): Long-term ecological change in British Woodland (1971–2001). – *Engl. Nat. Res. Rep.* 653, English Nature: 139 pp.
- KOPECKÝ, M., HEDL, R. & SZABÓ, P. (2013): Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. – *J. Appl. Ecol.* 50: 79–87. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12010>
- KUDERNATSCHE, T., WALENTOWSKI, H. & BERNHARDT-RÖMERMANN, M. (2019): Wandel auf allen Ebenen – Vegetationsveränderungen im Eichen-Hainbuchenwald „Echinger Lohe“ bei München während der letzten drei Jahrzehnte. – *Waldökol. Landschaftsforsch. Natursch.* 18: 79–90.
- LAMBERTZ, B. & SCHMIDT, W. (1999): Aufflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein – Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. – *Verh. Ges. Ökol.* 29: 81–88.
- LANGE, O.L. & KANZOW, H. (1965): Wachstumshemmung an höheren Pflanzen durch abgetötete Blätter und Zwiebeln von *Allium ursinum*. – *Flora (B)* 156: 94–101.
- LEUSCHNER, C. (1999): Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. – *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* 11: 109–131.
- LOIDI, J., CHYTRÝ, M., JIMÉNEZ-ALFARO, B. ... MARCENÒ, C. (2021): Life-form diversity across temperate deciduous forests of Western Eurasia: A different story in the understory. – *J. Biogeogr.* 48: 2932–2945. <https://doi.org/10.1111/jbi.14254>
- MAGURRAN, A.E. (2004): *Measuring Biological Diversity*. – Blackwell, Malden: 256 pp.
- MAGURRAN, A.E. & HENDERSON, P.A. (2010): Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological communities. – *Philos. Trans. R. Soc. London B* 365: 3611–3620.
- MEESENBURG, H. & BRUMME, R. (2009): General description of study sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Studies* 208: 7–11.
- MEESENBURG, H., EICHHORN, J. & MEIWES, K.J. (2009): Atmospheric Deposition and canopy interactions. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Studies* 208: 265–302.
- MEYER, P., FELDMANN, E., HAGGE, J. ... ZELLER, L. (2023): Fünf Jahrzehnte Naturwaldforschung in Niedersachsen. – *AFZ-Der Wald* 10/23: 14–18.
- MÖLDER, A., BEDARFF, U., LORENZ, K., MEYER, P. & SCHMIDT, W. (2022): Erfolgreiche Reaktivierung eines Mittelwaldes im niedersächsischen Bergland – Artenvielfalt, Vegetation und Waldstruktur. – *Naturschutz Landschaftspl.* 54: 24–35.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. & SCHMIDT, W. (2009): Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. – *Allg. Forst- u. Jagdztg.* 180: 76–87.
- MÖLDER, A., STREIT, M. & SCHMIDT, W. (2014): When beech strikes back – How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in Central European deciduous forests. – *For. Ecol. Manage.* 319: 51–61.
- OBORNY, B., BOTTA-DUKÁT, Z., RUDOLF, K. & MORSCHHAUSER, T. (2011): Population ecology of *Allium ursinum*, a space-monopolizing clonal plant. – *Acta Bot. Hung.* 53: 317–388.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M. ... WAGNER, H. (2019): *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. – URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- PADULLÉS CUBINO, J., LENOIR, J., LI, D. ... CHYTRÝ, M. (2023): Evaluating plant lineage losses and gains in temperate forest understories: a phylogenetic perspective on climate change and nitrogen deposition.. – *New Phytologist*, online first. <https://doi.org/10.1111/nph.19477>
- PAILLET, Y., BERGÈS, L., HJÄLTÉN, J. ... VIRTANEN, R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. – *Conserv. Biol.* 24: 101–112.

- PAUTASSO, M., AAS, G., QUELOZ, K. & HOLDENRIEDER, O. (2013): European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. – Biol. Conserv. 158: 37–49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.026>
- PELLINEN, P. (1986): Biomasseuntersuchungen in einem Kalkbuchenwald. – Diss. Univ. Göttingen, 145: pp.
- PERRING, M. P., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BAETEN, L. ... VERHEYEN, K. (2018a): Global environmental change effects on plant community composition trajectories depend upon management legacies. – Glob. Change Biol. 24: 1722–1740. <https://doi.org/10.1111/gcb.14030>
- PERRING, M.P., DIEKMANN, M., MIDOLO, G. ... VERHEYEN, K. (2018b): Understanding context dependency in the response of forest understorey plant communities to nitrogen deposition. – Env. Poll. 242, Part B: 1787–1799. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.07.089>
- PERRING, M.P., DE FRENNE, P., HERTZOG, L.R. ... WULF, M.) (2020): Increasing liana frequency in temperate European forests is driven by ivy. – Front. Ecol. Environ. 18: 550–557. <https://doi.org/10.1002/fee.2266>
- RADEMACHER, P., KHANNA, P.K., EICHHORN, J. & GUERICKE, M. (2009): Tree growth, biomass, and elements in tree components of three beech sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies 208: 105–136. Springer, Berlin, Heidelberg.
- R CORE TEAM (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – URL: <https://www.R-project.org/>.
- RUDOLPH, D. (2002): Räumliche Vielfalt und zeitliche Variabilität in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen. – Dipl. Arb. Univ. Göttingen: 77 pp.
- SCHALL, P., HEINRICHS, S., AMMER, C. ... GOSSNER, M.M. (2020): Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? – J. Appl. Ecol. 57: 1363–1375. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13635>
- SCHMIDT, M. (2013): Vegetationsentwicklung in Buchenwäldern nach Aufgabe der forstlichen Nutzung. – AFZ-Der Wald 68/24: 14–15.
- SCHMIDT, W. (1988): Langjährige Veränderungen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen). – Tuexenia 8: 327–338.
- SCHMIDT, W. (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. – Forstwiss. Centralbl. 116: 207–217.
- SCHMIDT, W. (2009): Vegetation. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies 208: 65–86. Springer, Berlin.
- SCHMIDT, W. (2020): Dynamik und Konstanz zweier Orchideen-Arten in der Ackerbrachen-Sukzession und im Kalk-Buchenwald – *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce und *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. – Tuexenia 40: 269–289. <https://doi.org/10.14471/2020.40.001>
- SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2015): Umwelt- und Nutzungswandel im Kalkbuchenwald (*Hordeleyo-Fagetum lathyretosum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – Hercynia N. F. 48: 21–50.
- SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2017): Flora und Vegetation der Lengder Burg im Göttinger Wald – Ein Hotspot der Phytodiversität und seine Veränderungen seit 1950. – Tuexenia 27: 95–125. <https://doi.org/10.14471/2017.37.011>
- SEIDLING, W. (2005): Ground floor vegetation assessment within the intensive (Level II) monitoring of forest ecosystems in Germany – chances and challenges. – Eur. J. Forest Res. 124: 301–312.
- SEIDLING, W., KANOLD, A., KOMPA, T. ... ZOLDAN, J.-W. (2014): Vegetationserhebungen: Bearbeiterunterschiede bei Artenzahlen von Gefäßpflanzen. – Tuexenia 34: 329–346. <https://doi.org/10.14471/2014.34.002>
- SEIDLING, W., HAMBERG, L., MÁLIS, F. ... CANULLA, R. (2020): Comparing observer performance in vegetation records by efficiency graphs derived from rarefaction curves. – Ecol. Indic. 109: 105790. <https://doi.org/10.1111/jvs.13115>
- SPERANDII, M.G., DE BELLO, F., VALENCIA, E. ... LEPŠ, J. (2022): LOTVS: a global collection of permanent vegetation plots. – J. Veg. Sci. 33: e13115.
- 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. – Nat. Ecol. Evol. 4: 802–808. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1176-8>

- STAUDE, I. R., PEREIRA, H. M., DASKALOVA, G. ... BAETEN, L. (2022): Directional turnover toward larger-ranged plants over time and across habitats. – *Ecol. Letters*: 25: 466–482. <https://doi.org/10.1111/ele.13937>
- STEGMANN, F. & SCHMIDT, W. (2005): Der Northeimer Mittelwald – Wald- und vegetationskundliche Untersuchungen zu einem Naturschutzprojekt. – *Gött. Naturkd. Schrift*. 6: 143–158.
- THOMAS, A., MROTZEK, R. & SCHMIDT, W. (1995): Biomonitoring in Buchenwäldern. Aufgaben, Methoden und Organisation eines koordinierten Biomonitoringsystems in naturnahen Waldökosystemen der Bundesrepublik Deutschland. – *Angew. Landschaftsökol.* 6: 150 pp.
- VELLEND, M., BAETEN, L., MYERS-SMITH, I.H. ... WIPF, S. (2013): Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. – *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 110: 19456–19459. <https://doi.org/10.1073/pnas.1312779110>
- VERHEYEN, K., BAETEN, L., DE FRENNE, P. ... VERSTRAETEN, G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. – *J. Ecol.* 100: 352–365.
- VERHEYEN, K., DE FRENNE, P., BAETEN, L. ... BERNHARDT-RÖMERMANN, M. (2017): Combining biodiversity resurveys across regions to advance global change research. – *BioScience* 67: 73–83.
- VERHEYEN, K., BAŽÁNY, M., CHEČKO, E. ... BAETEN, L. (2018): Observer and relocation errors matter in resurveys historical vegetation plots. – *J. Veg. Sci.* 29: 812–823. <https://doi.org/10.1111/jvs.12673>
- VOLLMUTH, D.W. (2021): Die Nachhaltigkeit und der Mittelwald. Eine interdisziplinäre vegetationskundlich-forsthistorische Analyse oder: Die pflanzensoziologisch-naturschutzfachlichen Folgen von Mythen, Macht und Diffamierungen. – *Göttinger Forstwissenschaften* 10: 1–570.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. – *Taxon* 21: 213–251.
- WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. – *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Klasse* 2: 1–79.
- WINTERHOFF, W. (1977): Über die Verbreitungslücken einiger Arten im Göttinger Wald. – *Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. N.F.* 19/20: 365–375.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 pp.
- ZOLLNER, A., MÜLLER-KROEHLING, S. & KUDERNATSCH, T. (2019): Wälder und ihre Biodiversität. Wie die Vielfalt unserer Wälder langfristig erhalten werden kann. – *LWF aktuell* 3: 6–12.
- ZOTZ, G., CUENI, N. & KÖRNER, C. (2006): In situ growth stimulation of a temperate zone liana (*Hedera helix*) in elevated CO₂. – *Funct. Ecol.* 20: 763–769.

Beilage S1. Mittlerer Prozent-Deckungsgrad und prozentuale Stetigkeit (in Klammern) von Pflanzenarten auf dem Großtransekt ($n = 281$) in den Aufnahmejahren. Dargestellt sind Arten mit mittlerem Deckungsgrad $\geq 1\%$ in mindestens einem Jahr oder einer Stetigkeit $\geq 10\%$ (+: Deckungsgrad unter $0,05\%$). Die Arten der Krautschicht sind nach Gewinnern, Verlierern und Arten ohne signifikante Zu- oder Abnahme nach einer Indikator-Arten-Analyse geordnet (siehe Text). IND = Aufnahmejahr(e), in dem Arten der Krautschicht als Indikator-Arten gelten; WA = Waldbindung der Arten nach HEINKEN et al. (2022); DE = deutschlandweite Gewinner (G) und Verlierer (V) nach JANDT et al. (2022b) und Mittelwaldarten (M) nach VOLLMUTH (2021). RL3 = Art der Roten Liste nach GARVE (2004) mit Gefährdungskategorie. Verschiedene Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Jahren (ANOVA mit Messwertwiederholung, $p \leq 0,05$). Die höchsten Werte sind jeweils fett markiert. NMDS1 und 2 zeigen die Korrelationskoeffizienten (r) der Deckungsgrade der Arten mit den Achsenwerten der Ordination aus Abb. 8. $r > 0,4$ ist fett markiert, nicht signifikante Korrelationen in kursiv.

Supplement S1. Mean percentage coverage and frequency (in parentheses) of single species on the large transect ($n = 281$) in the different survey years. Given are species with a mean cover value $\geq 1\%$ or a frequency $\geq 10\%$ in at least one year (+: cover ratio below $0,05\%$). Species of the herb layer are grouped as winners, losers, and species with no significant change according to a species-indicator-analysis (see text). Ind = Year(s) in which herb layer species were classified as indicator species; WA = forest affinity groups according to HEINKEN et al. (2022); DE = Winners (G) and losers (V) according to the German wide study by JANDT et al. (2022b); and indicators of coppice-with-standard forests according to VOLLMUTH (20021); RL3 = Red-List species according to GARVE (2004) with risk category. Different lowercase letters indicate significant differences between years (Repeated Measures ANOVA, $p \leq 0,05$). Regardless of statistical differences, the highest values are marked in bold. NMDS1 and 2 show the correlation coefficients (r) of the species cover values with the axis values of the ordination from Fig. 8. $r > 0,4$ are in bold, non-significant correlations in italics.

	IND	WA	DE	1981	1991	2001	2011	2021	NMDS 1	NMDS 2
Baumschicht (%)										
<i>Fagus sylvatica</i>		1.1	G	77,1 (99)	–	–	88,7 (100)	83,4 (100)		
<i>Acer platanoides</i>		2.1	G	1,7 (8)	–	–	0,7 (5)	0,8 (6)		
Strauchschicht (%)										
<i>Fraxinus excelsior</i>		2.1	G	5,0 (58)	11,8 (51)	8,3 (41)	2,2 (43)	0,1 (9)		
<i>Fagus sylvatica</i>		1.1	G	0,3 (29)	0,6 (35)	0,9 (31)	1,9 (54)	2,5 (84)		
<i>Ulmus glabra</i>		1.1	G	0,1 (16)	0,5 (24)	0,6 (26)	1,0 (21)	1,4 (34)		
<i>Acer platanoides</i>		2.1	G	+ (3)	0,2 (18)	1,2 (31)	0,5 (29)	0,6 (22)		
Krautschicht (%)										
Gewinner (deutlich)										
<i>Allium ursinum</i>	2011/21	1.1	G	33,0 (88) ^d	54,6 (91) ^c	57,5 (95) ^c	70,5 (94)^a	67,8 (98) ^b	0,524	0,654
<i>Hedera helix</i>	2011/21	1.1	G	0,1 (19) ^c	0,6 (26) ^b	1,8 (29) ^a	2,3 (38)^a	2,0 (41) ^a	0,238	0,319
<i>Epipactis helleborine</i>	2021	1.1		- ^b	+ (1) ^b	+ (1) ^b	+ (4) ^b	0,1 (28)^a	0,229	-0,059
Gewinner (Tendenz)										
<i>Neottia nidus-avis</i>	2011/21	1.1		+ (1) ^b	+ (1) ^b	+ (4) ^{bc}	0,1 (20)^a	+ (17) ^{ac}	0,346	-0,059
<i>Prunus avium</i>	2011/21	2.1		+ (<1) ^b	+ (<1) ^b	- ^b	+ (4) ^{ab}	+ (17) ^a	0,077	-0,187
Verlierer (deutlich)										
<i>Mercurialis perennis</i>	1981/91	1.1	V	31,2 (91)^a	14,9 (88) ^b	2,0 (49) ^d	2,1 (63) ^c	1,4 (57) ^d	-0,745	-0,157
<i>Oxalis acetosella</i>		1.1	V	8,1 (88)^a	3,0 (88) ^b	3,6 (69) ^{bc}	2,5 (71) ^c	1,4 (79) ^d	-0,484	0,102
<i>Galium odoratum</i>	1981/91	1.1		7,9 (98)^a	4,4 (92) ^a	0,6 (57) ^c	2,6 (61) ^b	2,3 (66) ^b	-0,566	-0,295
<i>Arum maculatum</i>		1.1		3,2 (94)^a	1,7 (92) ^b	1,8 (100) ^b	1,0 (85) ^c	0,9 (92) ^c	-0,521	-0,380
<i>Melica uniflora</i>	1981/91	1.1	V	2,2 (66) ^{ad}	3,5 (71)^b	0,7 (63) ^c	0,6 (58) ^c	0,9 (68) ^{cd}	-0,473	0,292
<i>Primula elatior</i>	1981/91	1.1	V	1,2 (78)^a	0,6 (54) ^b	0,2 (38) ^c	0,3 (29) ^c	0,2 (27) ^c	-0,678	-0,174
<i>Aconitum lycoctonum</i>		1.1	RL3	1,0 (17)^a	0,7 (15) ^a	0,9 (15) ^a	0,8 (10) ^a	0,3 (10) ^a	-0,159	0,103
<i>Polygonatum verticillatum</i>	1981/91	2.1		0,8 (72)^a	0,7 (63) ^a	0,4 (53) ^b	0,6 (53) ^{ab}	0,3 (50) ^b	-0,495	-0,294
<i>Stellaria holostea</i>	1981/91	1.1	M	0,8 (29)^a	0,7 (23) ^a	+ (12) ^b	0,1 (9) ^b	0,1 (13) ^b	-0,449	0,095
<i>Vicia sepium</i>	1981/91	2.1		0,5 (52)^a	0,5 (33) ^a	+ (17) ^b	0,1 (9) ^b	0,1 (13) ^b	-0,646	-0,170
<i>Viola reichenbachiana</i>	1981/91	1.1	V	0,4 (65)^a	0,4 (59) ^a	+ (8) ^b	0,1 (15) ^b	0,1 (21) ^b	-0,748	0,162
<i>Carex sylvatica</i>	1981/91	1.1	G	0,4 (55)^a	0,3 (38) ^b	0,1 (16) ^c	0,2 (26) ^b	0,1 (26) ^{bc}	-0,443	0,075
<i>Ranunculus auricomus</i>	1981/91	2.1	M	0,4 (54)^a	0,4 (32) ^b	+ (11) ^c	0,1 (9) ^c	+ (3) ^c	-0,629	0,171
<i>Lathyrus vernus</i>	1981/91	1.1	M	0,4 (45)^a	0,3 (40) ^{ab}	0,3 (33) ^b	0,2 (28) ^{bc}	0,1 (26) ^c	-0,479	0,118
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1981	1.1		0,4 (45)^a	0,1 (11) ^b	+ (8) ^b	0,1 (8) ^b	+ (5) ^b	-0,553	0,077
<i>Phyteuma spicatum</i>	1981/91	2.1		0,3 (53)^a	0,1 (15) ^b	+ (1) ^b	+ (0,1) ^b	- ^b	-0,650	0,121
<i>Polygonatum multiflorum</i>	1981/91	1.1	M	0,3 (36)^a	0,2 (25) ^{ac}	0,1 (18) ^{bc}	0,2 (18) ^{bc}	+ (13) ^b	-0,207	0,480
Verlierer (Tendenz)										
<i>Hordelymus europaeus</i>	1981/91	1.1	V	3,1 (100) ^a	3,3 (100)^a	1,4 (94) ^b	1,0 (92) ^b	1,8 (94) ^b	-0,592	0,051
<i>Stachys sylvatica</i>	1981/91	1.1		0,2 (16)^a	0,2 (12) ^{ab}	0,1 (8) ^{ab}	+ (3) ^{ab}	+ (1) ^b	-0,365	0,263
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1981/91	2.1		0,1 (23)^a	0,1 (17) ^{ab}	0,1 (9) ^b	+ (7) ^b	+ (6) ^b	-0,478	0,376
<i>Dactylis polygama</i>	1981/91	1.1	M	0,1 (22)^a	0,1 (16) ^{ab}	+ (7) ^{ab}	+ (3) ^b	+ (5) ^b	-0,489	0,378
<i>Athyrium filix-femina</i>	1981/91	2.1		0,1 (19)^a	0,1 (15) ^{ab}	+ (5) ^b	0,1 (6) ^{ab}	+ (7) ^b	-0,324	0,194
<i>Heracleum sphondylium</i>	1981/91	2.2	V	0,1 (19)^a	0,1 (14) ^{ab}	+ (7) ^{ab}	+ (2) ^b	+ (9) ^{ab}	-0,494	0,084
<i>Campanula trachelium</i>	1981	1.1		0,1 (11)^a	+ (3) ^a	- ^a	- ^a	+ (1) ^a	-0,422	0,191
<i>Lilium martagon</i>	1981/91	2.1	M, RL3	0,1 (15)^a	0,1 (12) ^a	+ (7) ^a	0,1 (10) ^a	+ (6) ^a	-0,249	-0,409
<i>Corydalis cava</i>		1.1	M	0,1 (11)^a	0,1 (10) ^a	+ (5) ^a	0,1 (7) ^a	+ (6) ^a	-0,313	0,166
<i>Pulmonaria obscura</i>		1.1	V	0,1 (12)^a	0,1 (8) ^a	+ (4) ^a	0,1 (5) ^a	+ (4) ^a	-0,294	-0,208
Indifferent bzw. schwankend										
<i>Anemone nemorosa</i>	2011/21	2.1		12,3 (100) ^b	13,0 (100) ^b	10,2 (100) ^c	19,0 (99)^a	15,1 (99) ^b	-0,154	-0,574
<i>Asarum europaeum</i>		1.1		9,6 (97) ^b	6,6 (98) ^b	8,7 (100) ^b	15,7 (94)^a	5,3 (96) ^c	-0,137	-0,441
<i>Lamium galeobdolon</i>	1981/91	1.1		7,8 (93)^a	6,7 (96) ^b	3,8 (94) ^c	3,9 (93) ^c	6,2 (98) ^b	-0,209	0,231
<i>Fraxinus excelsior</i>		2.1	G	4,0 (99) ^c	4,3 (97) ^c	10,9 (100)^a	7,0 (99) ^b	7,7 (100) ^b	0,410	0,175
<i>Dryopteris filix-mas</i>		1.1		1,6 (71) ^b	1,8 (72)^a	1,2 (87) ^b	1,5 (76) ^{ab}	1,2 (77) ^c	-0,131	0,511
<i>Anemone ranunculoides</i>		1.1		1,5 (100) ^c	4,3 (100) ^a	4,4 (100)^a	4,1 (97) ^a	2,7 (96) ^b	-0,042	-0,370
<i>Fagus sylvatica</i>		1.1	G	1,4 (93) ^{bc}	2,0 (93) ^b	11,0 (99)^a	1,1 (85) ^c	1,4 (98) ^{bc}	0,368	0,203
<i>Cardamine bulbifera</i>	1981/91	1.1	G	1,4 (75) ^b	1,9 (78)^a	0,8 (75) ^c	1,1 (75) ^b	1,2 (79) ^b	-0,416	-0,454
<i>Acer platanoides</i>		2.1	G	1,0 (97) ^c	1,3 (98) ^b	3,9 (98) ^a	1,4 (95) ^b	4,3 (100)^a	0,314	-0,184
<i>Acer pseudoplatanus</i>		2.1	G	0,6 (71) ^c	0,6 (71) ^c	2,4 (90)^a	0,7 (69) ^c	1,5 (96) ^b	0,206	-0,156
<i>Ulmus glabra</i>		1.1	G	0,3 (46) ^{ab}	0,3 (48) ^{ab}	0,1 (45) ^b	0,4 (43)^{ab}	0,3 (48) ^a	0,112	0,117
<i>Crataegus laevigata</i>		2.1	G	0,2 (37) ^b	0,2 (38) ^b	0,4 (43)^a	0,2 (31) ^b	0,2 (49) ^{ab}	-0,026	0,447
<i>Dryopteris carthusiana</i> agg.		2.1	G	0,1 (21) ^b	0,2 (26) ^b	0,3 (47) ^a	0,4 (38)^a	0,1 (35) ^b	0,195	0,134
<i>Sorbus aucuparia</i>		2.1		0,1 (13) ^a	0,1 (13) ^a	0,1 (16)^a	0,1 (13) ^a	+ (12) ^a	0,017	0,191