

Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz	S. 1–36	11 Fig. 9 Tab. + Anh.
urn:nbn:de:0041-2607211451156.304335269833		



Scopus Indexed Journal

Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz – Forest Ecology, Landscape Research and Nature Conservation

www.afsv.de/index.php/waldoekologie-landschaftsforschung-und-naturschutz


Vegetationsdynamik nach Windwurf und Nutzungsverzicht – Ungestörte Sukzession im Naturwald Hainholz in der Gipskarstlandschaft des südwestlichen Harzvorlandes

Vegetation dynamics after windthrow and non-intervention management – Undisturbed succession in the strict forest nature reserve Hainholz in the gypsum karst landscape of the southwestern foothills of the Harz mountains

Wolfgang Schmidt & Katja Lorenz

Abstract:

The Hainholz on the southwestern edge of the Harz mountains is one of the last near-natural beech forest areas in the gypsum karst landscape of the Zechstein formation and is characterized by a high variety of site conditions. Therefore, together with adjacent open land areas, it was placed as nature conservation reserve more than 50 years ago but continues to be managed. With the designation as a strict forest nature reserve in 1996, forest management was stopped. Due to a local summer thunderstorm in 1997, some of the beech stands were thrown over large areas. By setting up a 100 x 100 m permanent grid system and two extensively thrown core areas with different site conditions, the undisturbed succession could then be monitored on permanent plots until 2024. After the disturbance, the number of species increased significantly in the first four years after the thunderstorm, but then rapidly declined with the regrowth of natural regeneration into the shrub and tree layer. This species dynamics is directly related to the decline of light and disturbance indicators or species of forest edges, in clearings and in open land, therophytes and neophytes. Species largely restricted to closed forest or species that occurs in forests as well as in open land and in forest, on the other hand, were hardly affected by the disturbance and the non-intervention management. The local site conditions as well as the initial vegetation in the two core areas significantly modify this succession process. On a deep, fresh dolomite site (Hordelymo-Fagetum) with extensively thrown stands, *Allium ursinum* showed a high resistance with consistently high cover values. On dry gypsum hills (Carici-Fagetum), diversity was higher and species change was stronger. In the first years after the thunderstorm vegetation was dominated by *Impatiens parviflora*. Regardless of the intensity of the disturbance and the site conditions, 27 years after the windthrow in the Hainholz, the climax tree species determine

the vegetation. In particular beech (*Fagus sylvatica*) is proving to be resilient, dominating the tree layer again today and thus also determining the conditions on the forest herb layer with its ecological properties. Pioneer and light-demanding tree species, on the other hand, played no role in the course of succession.

Keywords: Biodiversity, Disturbance, Disturbance indicators, Forest habitat indicators, Indicator values, Nature conservation, Neophytes, Protecting natural processes, Resilience, Resistance, Silviculture, Strict forest nature reserve

Zusammenfassung:

Das Hainholz am südwestlichen Harzrand ist eines der letzten naturnahen Buchenwaldgebiete in der Gipskarstlandschaft des Zechsteins und zeichnet sich durch eine hohe standörtliche Vielfalt aus. Daher wurde es zusammen mit angrenzenden Offenlandflächen bereits vor mehr als 50 Jahren unter Naturschutz gestellt, aber weiterhin bewirtschaftet. Mit der Ausweisung als Naturwald erfolgte 1996 die Einstellung der forstlichen Nutzung. Durch einen lokalen Sommergewittersturm 1997 wurden die Buchenbestände z. T. großflächig geworfen. Mit der Einrichtung eines permanenten Gitternetzsystems im 100 x 100 m-Raster und zwei standörtlich unterschiedlichen Kernflächen mit Flächenwurf konnte danach die ungestörte Sukzession bis 2024 auf Dauerflächen repräsentativ dokumentiert werden. Nach der Störung stieg die Artenzahl in den ersten vier Jahren nach dem Sturm deutlich an, sank danach aber rasch wieder mit dem Einwachsen der Naturverjüngung in die Strauch- und Baumschicht. Diese Artendynamik steht im direkten Zusammenhang mit dem Rückgang von Licht- und Störungszeigern bzw. Arten der Verlichtungen und des Offenlandes, Therophyten und Neophyten. Arten des geschlossenen Waldes bzw. Arten, die sowohl im Offenland als auch im Wald zu finden sind, waren dagegen durch die Störung und den Nutzungsverzicht kaum betroffen. Die standörtlichen Unterschiede sowie die Ausgangsvegetation in den beiden Kernflächen modifizieren

diesen Sukzessionsverlauf deutlich. Auf tiefgründigem, frischem Dolomitstandort (Hordelymo-Fagetum) mit Flächenwurf zeigte *Allium ursinum* mit durchgehend hohen Deckungsgraden eine hohe Resistenz. Auf trockenen Gipskuppen (Carici-Fagetum) war die Diversität höher und der Artenwechsel stärker und wurde in den ersten Jahren nach dem Sturm von *Impatiens parviflora* geprägt. Unabhängig von der Störungsintensität und den Standortverhältnissen bestimmen 27 Jahre nach dem Windwurf im Hainholz die Klimaxbaumarten die Vegetation. Die Buche (*Fagus sylvatica*) zeigte sich besonders resilient, dominiert heute wieder in der Baumschicht und bestimmt mit ihren ökologischen Eigenschaften damit auch die Bedingungen am Waldboden. Pionier- und Lichtbaumarten spielten dagegen im Verlauf der Sukzession keine Rolle.

Schlüsselwörter: Biodiversität, Naturschutz, Naturwald, Neophyten, Prozessschutz, Resilienz, Resistenz, Störung, Störungszeiger, Waldarten, Waldbau, Zeigerwerte

1 Einleitung

Störungen spielen in der Dynamik von Wäldern eine herausragende Rolle und steuern maßgebliche Prinzipien und Ökosystemprozesse: Sie unterbrechen die ungestörte Entwicklung von der Verjüngungs- bis zur Alterungsphase und lösen Sukzessionen aus, die in Abhängigkeit vom Standort, der Intensität der Störung und der forstlichen Behandlung der Störungsflächen sehr unterschiedlich verlaufen können (PICKETT & WHITE 1985, KORPEL 1985, SCHMIDT 1998, WHITE & JENTSCH 2001, FISCHER et al. 2002, PAPAİK & CANHAM 2006, THORN et al. 2013, THOM & SEIDEL 2016, JALOVIAK et al. 2018, MEYER et al. 2021). In bewirtschafteten Wäldern sind Störungen vor allem mit den gezielten Auflichtungen und Bodenverwundungen durch die forstlichen Eingriffe verbunden (SCHMIDT et al. 2018, MIDOLA et al. 2022). Ziel ist dabei vor allem in der Optimalphase nicht nur die Holzernte, sondern auch die Einleitung und Förderung der Verjüngung der nächsten Waldgeneration (BARTSCH et al. 2020). Wirtschaftswälder in Mitteleuropa erfahren aber nicht nur Störungen durch forstliche Eingriffe, sondern sind auch auf Grund des Klimawandels mit seinen Witterungsextremen zunehmend und verstärkt ungeplanten bzw. unvorhersehbaren Störungen ausgesetzt: Windwürfe, Eisbruch, Feuer oder Insektenkalamitäten verändern nicht nur die Struktur und Artenzusammensetzung der prägenden Gehölzschichten in Wäldern, sondern haben auch vielfältige Auswirkungen auf alle Waldlebensgemeinschaften (FISCHER 1998, THOM & SEIDEL 2016, SEIDEL et al. 2017). Ob und unter welchen Bedingungen hier durch natürliche Wiederbewaldung wieder stabile und vielfältige Wälder entstehen können, lässt sich am besten an nicht bewirtschafteten Wäldern erkennen, die sich nach einer entsprechenden Störung ohne direkte forstliche (menschliche, anthropogene) Eingriffe entwickeln konnten (KORPEL 1995, FISCHER et al. 2002, WOHLGEMUTH et al. 2002, HEINRICHS et al. 2012, FISCHER et al. 2013, THORN et al. 2013, JALOVIAK et al. 2018, DÖLLE et al. 2021, MEYER et al. 2021, KULLA et al. 2023).

In diesem Kontext sind die Langzeituntersuchungen im Naturwald Hainholz zu sehen. Bereits 1967 als Naturschutzgebiet ausgewiesen, aber weiter forstlich bewirtschaftet, wurde dieses Waldgebiet im Gipskarst des südwestlichen Harzvorlandes 1996 im Rahmen eines Naturschutzgroßprojektes vollständig aus der Nutzung genommen. Bei einem starken,

aber räumlich auf eine 40 x 5 Kilometer große Sturmschneise begrenzten Sommergewittersturm am 29. Juni 1997 (KOMPA 2004, KOMPA & SCHMIDT 2006) wurden im Hainholz nicht nur Einzelbäume oder kleinere Gruppen geworfen, sondern es entstanden durch großflächigen Windwurf auch Freiflächen mit radikal veränderten Wuchsbedingungen wie einem hohen Lichtangebot und extremerem Mikroklima am Waldboden, großen Biomassemengen durch gebrochenes oder geworfenes Holz oder dem freigelegten Mineralboden an Windwurfteflern.

Unter diesen Rahmenbedingungen wurde das Hainholz 1998 als eine der wenigen Naturwaldflächen außerhalb der Niedersächsischen Landesforsten in das Naturwaldforschungsprogramm der (heutigen) Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt aufgenommen (SCHMIDT 2002, MEYER et al. 2015, SCHMIDT & HEINRICHS 2024, SCHMIDT & LORENZ 2025). Mit der Einrichtung von systematisch über den gesamten Naturwald verteilten Gitternetzpunkten im 100 x 100 m-Raster und der Ausweisung von zwei standörtlich unterschiedlichen je ca. 1 ha großen Kernflächen mit Flächenwurf, sollten die Sukzessionsprozesse nach dem Windwurf langfristig und vielseitig untersucht werden.

Die regelmäßige Aufnahme der Vegetation auf Dauerflächen gehört seit langem zu den bewährten Methoden der Naturwaldforschung (THOMAS et al. 1995, SCHMIDT 2012, MEYER et al. 2023). Diese erfolgte an den Gitternetzpunkten und in den beiden Kernflächen in den ersten vier Jahren unmittelbar nach dem Windwurf (1998–2001, KOMPA 2004), Wiederholungsaufnahmen fanden dann 17 bzw. 18 Jahre (2014/15) und 27 Jahre (2024) nach der Störung statt. Im Gegensatz zu den Untersuchungen von BRUELHEIDE & LUGINBÜHL (2009), die 42 von CONRAD (1997) markierte und vor dem Sturm im Hainholz aufgenommene Dauerflächen in den ersten fünf Jahren (1998–2002) wiederholt aufnahmen, gibt es für die hier untersuchten Gitternetzpunkte und Kernflächen keine punktgenauen Angaben zur Vegetation vor dem Sturm. BRUELHEIDE & LUGINBÜHL (2009) fanden für den von ihnen untersuchten Zeitraum unmittelbar nach der Störung, dass die Vegetation vor dem Sturm und die Störungsintensität die floristische Entwicklung und die Resistenz der Bodenvegetation gegenüber der Störung bestimmten, aber noch keine Aussage zur Resilienz erlaubten. Dies gilt auch für die zahlreichen anderen Windwurf-Untersuchungen in Mitteleuropa, die vor allem nach den Stürmen Vivian und Wiebke 1990 und Friederike 2018 begonnen wurden, sich mit ihren Ergebnissen aber meist nur auf das erste Jahrzehnt nach der Störung beziehen. Zudem handelt es sich überwiegend um Windwurfteflächen auf basenarmen Standorten bzw. um Fichtenwälder, die geworfen wurden und danach eine ungestörte Sukzession durchlaufen konnten (u. a. FISCHER 1998, FISCHER et al. 2002, WOHLGEMUTH et al. 2002, BÖHLING 2007, SCHMIDT & HEINRICHS 2012, HEINRICHS & SCHMIDT 2013, HEINRICHS et al. 2017, DÖLLE et al. 2021, MEYER et al. 2021).

Mit der Erweiterung des Beobachtungszeitraums auf 27 Jahre nach dem Sturm und einer Stratifizierung der Dauerflächen soll jetzt versucht werden, den Einfluss der Störungsintensität auf die Sukzession und Stabilität der Wälder im Hainholz mit seinen für Deutschland sehr seltenen und für den Naturschutz wertvollen Gipskarststandorten (SCHÖNFELDER 1978, ELLWANGER 1999, SCHMIDT 2002) über einen längeren Zeitraum zu analysieren. Im Einzelnen möchten wir dazu folgende Fragen mit Bezug zum Untersuchungsgebiet beantworten:

- Welche wesentlichen Veränderungen in der Waldstruktur sind nach dem Windwurf erfolgt, auch in Abhängigkeit vom Standort und der Störungsintensität?
- Wie haben sich die Diversität und Zusammensetzung bestimmter Artengruppen (Zeigerarten, Waldbindung, Störungszeiger, Lebensformen, Neophyten, Rote-Liste-Arten) verändert?
- Lassen sich aus der Zusammensetzung von Gewinnern und Verlierern im Sukzessionsverlauf Rückschlüsse auf die Stabilität (Resistenz, Resilienz) der Wälder ziehen?

Aus der Beantwortung dieser Fragen soll abschließend – auch im Kontext der Herausforderungen, die sich durch den Klimawandel mit der erwarteten Zunahme an Störungen ergeben – verallgemeinernd diskutiert werden, wie Störungsflächen bei gleichzeitiger Aufgabe der forstlichen

Nutzung aus waldbaulicher und naturschutzfachlicher Sicht zu bewerten sind.

2 Untersuchungsgebiet

2.1 Naturräumliche Lage, Klima, Geologie und Böden

Das Hainholz liegt im südlichen Niedersachsen nahe der Ortschaft Düna (Landkreis Göttingen, MTB 4327/2, 10,270999°E; 51,685347°N) und ist Bestandteil der naturräumlichen Einheit und des forstlichen Wuchsbezirks Südwestliches Harzvorland (HÖVERMANN 1963, GAUER & ALDINGER 2005). Mit Höhen von etwa 240 m im SO bis maximal 283 m NN (Sommersitz) erstreckt sich das Hainholz als Laubwaldstreifen in einer ansonsten durch Grünland (besonders im Norden) und Ackerflächen (besonders im Süden) geprägten Landschaft der Osteroder Kalkberge (Abb. 1). Jahresniederschläge um

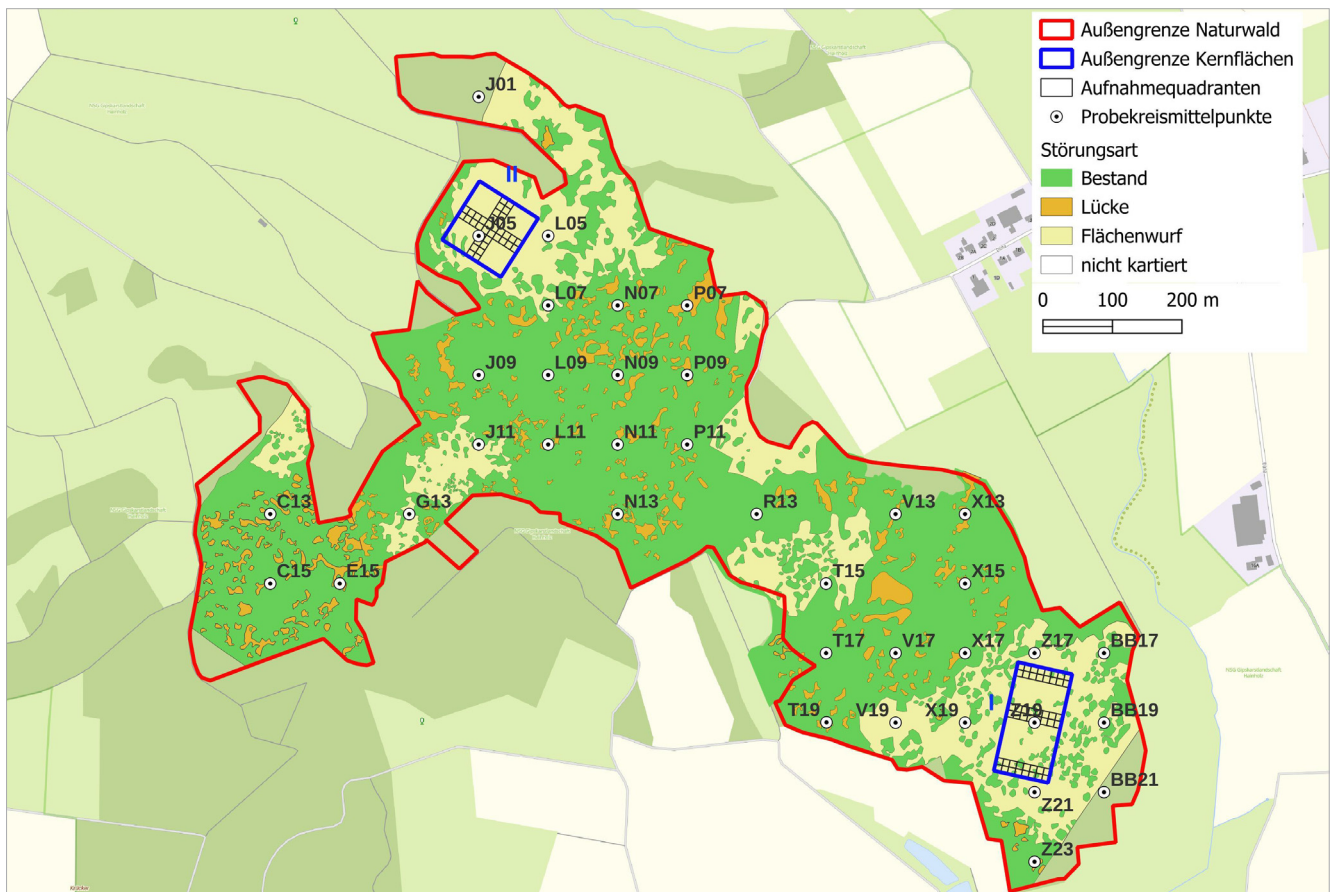


Abb. 1: Lage der Vegetationsdauerflächen im Naturwald Hainholz mit der Lückenverteilung nach der Luftbildauswertung von FUCHS & KUNTH (1999). Die über Luftbilder ausgewertete Fläche betrug insgesamt 53,8 ha (100 %), davon entfielen 18,3 ha (35 %) auf Lücken im Kronendach > 6 m Durchmesser bzw. > 30 m² (Lücke, Flächenwurf), 35,4 ha (66 %) auf den geschlossenen Bestand. Die Karte zeigt die 37 Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten im 100 x 100 m-Raster sowie die Lage der beiden Kernflächen an der Jettenhöhlenbreite im Südosten (Kernfläche I, 48 Aufnahmeflächen) und am Bollerkopf im Nordwesten (Kernfläche II, 36 Aufnahmeflächen). Die rote Umrandung markiert die aktuelle Außengrenze des Naturwaldes, die blauen Umrandungen die Lage der beiden Kernflächen.

Fig. 1: Location of the permanent plots in the strict forest nature reserve Hainholz with the distribution of gaps according to the aerial photo analysis by FUCHS & KUNTH (1999). The total area evaluated by aerial photographs was 53.8 ha (100%), of which 18.3 ha (35%) was accounted for by gaps in the canopy > 6 m diameter or >30 m² (gap, extensively thrown stand), 35.4 ha (66%) by the unthrown stand. The map shows the 37 permanent plots at the grid points in a 100 x 100 m grid system as well as the location of the two core areas at the Jettenhöhle in the southeast (core area I, 48 permanent plots) and at the Bollerkopf in the northwest (core area II, 36 permanent plots). The red border marks the current outer boundary of the strict forest nature reserve, the blue borders the location of the two core areas.

800 mm und eine Jahresmitteltemperatur um 8°C prägen das subatlantisch geprägte Klima des südwestlichen Harzvorlandes mit dem Hainholz (GLÄSSER 1994).

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

Dolomit-Standorte (besonders im Südosten), als Gips/Dolomit-Mischstandorte und als Löss-überdeckte Buntsandstein- bzw. Gips-Standorte (Tab. 1).

Vielfältige Karsterscheinungen wie steile Kuppen, weitläufige Karrenfelder (Flächenanteil 7 %), tiefe und teilweise wassergefüllte Dolinen (Flächenanteil 3 %) sowie zwei überregional bekannte Höhlen sind charakteristisch für das Hainholz (BERND et al. 1994, ELLWANGER 1999) und bedingen eine geomorphologische und bodenkundliche Vielfalt. Die Böden der Gipskarst-Standorte sind meist flachgründig (besonders im

Tab. 1: Anteil (absolut, in Klammern in %) an Substrattypen (Geologie), Wasserhaushaltsstufen (Bodenfeuchtigkeit und Geländeform), Vegetationseinheiten (Pflanzengesellschaften) und an den Störungskategorien nach dem Windwurf von 1997 für die Aufnahme-flächen an den Gitternetzpunkten und in den Kernflächen I und II im Naturwald Hainholz. Zusammengestellt nach Angaben von SCHÖNFELDER (1978) und UNKRIG et al. (1999).

Tab. 1: Proportion (absolute, in brackets in %) of substrate types (geology), water balance levels (soil moisture and geomorphological landforms), vegetation units (plant communities) and disturbance categories after the windthrow of 1997 for the permanent plots at the grid points and in the core areas I and II in the strict forest nature reserve Hainholz. Compiled from SCHÖNFELDER (1978) and UNKRIG et al. (1999).

	Gitternetzpunkte (n=37)	Kernfläche I (n=48)	Kernfläche II (n=36)
Substrattyp (UNKRIG et al. 1999)			
Gips	24 (64,9 %)	–	10 (27,7 %)
Dolomit	7 (18,9 %)	32 (66,7 %)	–
Mischtyp Gips/Dolomit	4 (10,8 %)	16 (33,3 %)	26 (72,2 %)
Löss über Buntsandstein	2 (5,4 %)	–	–
Wasserhaushaltsstufen (UNKRIG et al. 1999)			
Tiefe Täler/Dolinen	1 (2,7 %)	2 (4,2 %)	–
Bachtäler	2 (5,4 %)	–	–
Normal-feuchte, ebene Lagen	13 (35,1 %)	29 (60,4 %)	–
Normal-feuchter Schatthangstandort	6 (16,2 %)	–	9 (25,0 %)
Normal-feuchter Sonnhangstandort	10 (27,0 %)	17 (35,4 %)	9 (25,0 %)
Mäßig trockener Sonnhangstandort	3 (8,1 %)	–	–
Exponierte, mäßig trockene Kuppe	2 (5,4 %)	–	18 (50,0 %)
Vegetationseinheiten (SCHÖNFELDER 1978)			
Carici-Fagetum	–	–	2 (5,6 %)
Hordelymo-Fagetum lathyretosum	9 (24,3 %)	–	34 (94,4 %)
Hordelymo-Fagetum typicum, <i>Allium</i> -Variante	18 (48,6 %)	48 (100 %)	–
Hordelymo-Fagetum typicum, typ. Variante	4 (10,8 %)	–	–
Kahlschlag, z. T. aufgeforstet	3 (8,1 %)	–	–
Ohne Kartierung	3 (8,1 %)	–	–
Störungsintensität (UNKRIG et al. 1999)			
Ohne Störung (Bestand)	7 (18,9 %)	–	–
Lücke	19 (51,4 %)	5 (10,4 %)	–
Loch (Flächenwurf)	11 (29,7 %)	43 (89,6 %)	36 (100 %)

Bereich der Kuppen) und den Gips-Rendzinen zuzuordnen, welche kleinflächig und z. T. durch Lössbeimengungen (z. B. an Hangfüßen) in Lehm- und Braunerde-Rendzinen übergehen können. Mit zunehmendem Dolomit-Anteil werden die Böden tiefgründiger und damit auch besser wasserversorgt. Insgesamt dominieren unter den klimatischen Voraussetzungen des Harzvorlandes normal-feuchte, frische Standorte. Besonders charakteristisch für das Hainholz ist aber die weite Spanne mit den Extremen von offenen Wasserflächen (z. B. Pferdeteich) und Quellbereichen bis hin zu exponierten, sehr trockenen, felsigen Kuppen und Steilabstürzen (z. B. Bollerkopf) (Tab. 1, UNKRIG et al. 1999, SCHMIDT 2002, KOMPA & SCHMIDT 2005).

2.2 Nutzungsgeschichte, Vegetation und Windwurf von 1997

Beim Hainholz handelt es sich um einen historisch alten Waldstandort (GLASER & HAUCKE 2002), dessen Grenzen für die Laubwaldflächen nach den Karten der Kurhannoverschen Landesaufnahme von 1784/85 im Großen und Ganzen gleichgeblieben sind (SCHÖNFELDER 1978, SCHMIDT 2002). Seit dem Mittelalter bis zur Ablösung der Weiderechte zwischen 1860 und 1900 war Mittelwaldnutzung mit Waldweide vorherrschend. Danach setzte die Überführung der Mittelwälder in Buchenhochwälder ein, dementsprechend waren um 1970 nach der Vegetationskarte von SCHÖNFELDER (1978) naturnahe Buchenwälder die dominierenden Waldgesellschaften im Hainholz (Tab. 1), die bis zur Einstellung der forstlichen Bewirtschaftung um 1995 vorwiegend im Schirmschlagverfahren, z. T. auch im Kahlschlag naturverjüngt wurden. Auf den flachgründigen Gipskarststandorten waren es verschiedene naturnahe Ausprägungen trockener Kalkbuchenwälder (Carici-Fagetum, Hordelymo-Fagetum lathyretosum, *Convallaria*-Variante, in Anpassung an die heute üblichen synsystematischen Bezeichnungen, u. a. nach DIERSCHKE (1989), ELLENBERG & LEUSCHNER (2010)), auf den tiefgründigeren Gips- und/oder Dolomitstandorten des mesophilen bzw. frischen Waldgersten-Buchenwaldes (Hordelymo-Fagetum typicum bzw. circaeetosum), die im Frühjahr häufig vom Bärlauch (*Allium ursinum*-Variante) beherrscht wurden. Kleinflächig fanden sich im südwestlichen Übergangsbereich zum Buntsandstein der Hainsimsen-Buchenwald (Luzulo-Fagetum) und im Bereich der Dolinen der Bergahorn-Schatthangwald (Phyllito-Aceretum, z. B. am Hirschzungen-Erdfall). In feuchten Senken, wie z. B. am Pferdeteich, traten Flutrasen (Agropyro-Rumicic) auf, an die sich im Auslauf ein Bach-Eschenwald (Carici remotae-Fraxinetum) anschloss. In Kahlstellen und auf angrenzenden Wiesen und Trockenrasen wurden nach dem zweiten Weltkrieg Fichten gepflanzt. Mit der langfristigen Anpachtung und dem Verzicht auf weitere forstliche Nutzung wurden nach 1996 auch auf einigen ehemaligen Fichtenaufforstungen, die an das Hainholz angrenzen, die Fichten beseitigt und wieder einer ungestörten Waldsukzession überlassen, z. T. aber auch in eine extensive Grünland-Nutzung überführt (SCHMIDT 2002). Die meisten Buchen-Bestände waren vor dem Sturm vom 29.06.1997 etwa 120–150 Jahre alt, befanden sich also in der Optimal- oder Wachstumsphase und waren je nach Tiefgründigkeit des Standortes unterschiedlich verjüngungsreich (SCHMIDT 2002, KOMPA & SCHMIDT 2005).

Vom 1997er Sturm blieben nach der Luftbildkartierung etwa 66 % des Kronendaches der naturnahen Bestände

weitestgehend unbeeinflusst, d. h. wiesen keine Lücken mit einem Durchmesser von mehr als 6 m im Kronendach auf (FUCHS & KUNTH 1999). Ein großer Flächenanteil war von lückigem Windwurf betroffen, wobei die allermeisten Lücken (etwa 86 %) unter 250 m² groß waren und damit im Bereich von 1–2 Baumkronen lagen. Nur 3 % der Lücken waren über 2.000 m² groß, stellten damit aber immerhin 78 % der geworfenen Fläche. Die beiden größten Flächenwürfe (bis maximal 5,5 ha groß) befanden sich im Südosten (Jettenhöhlenbreite) und Nordwesten (Bollerkopf), flächig geworfen wurden aber auch Bereiche im zentralen Teil und an der südwestlichen Flanke des Hainholzes (Abb. 1). Altbestände wurden eindeutig stärker vom Orkan getroffen als Jungbestände.

3 Material und Methoden

3.1 Aufnahmeflächen und Datenerhebung

Das vegetationskundliche Untersuchungskonzept folgt im Wesentlichen dem von THOMAS et al. (1995) vorgeschlagenen Ansatz für das Biomonitoring von naturnahen Buchenwäldern. Es besteht aus einer Kombination von systematisch verteilten Aufnahmeflächen an Gitternetzpunkten und repräsentativen Kernflächen. Die Vegetationsaufnahme an 37 im 100 x 100 m-Raster über den gesamten Naturwald verteilten Gitternetzpunkten erfolgte unabhängig vom Standort, der Vegetation vor dem Windwurf und der Störungsintensität (Abb. 1). Diese Aufnahmeflächen repräsentieren nicht nur das breite Spektrum der im Hainholz am häufigsten vorkommenden Standorts- und Vegetationseinheiten, sondern enthalten im Gegensatz zu den beiden Kernflächen auch alle drei Kategorien der Störungsintensitäten, die nach dem Windwurf von 1997 unterschieden wurden (UNKRIG et al. 1999, KOMPA & SCHMIDT 2001, 2005, 2006, SCHMIDT 2002, Tab. 1). Als „Bestand“ wurde eingestuft, wenn der Deckungsgrad der Baumschicht unmittelbar nach dem Sturm noch mindestens 70 % betrug, d. h. in der Regel keine stärkere Störung des Kronendaches gegeben war. Dies betraf ein Fünftel der aufgenommenen Probekreise um die Gitternetzpunkte. Bei gut der Hälfte der Probekreise mit einem Deckungsgrad der Baumschicht zwischen 10–65 % waren die seitlich umschließenden Kronen in der Lage, die Öffnung wieder zu schließen (Kategorie „Lücke“), während dies beim Rest mit unter 10 % Deckungsgrad der Baumschicht nicht der Fall war (Kategorie „Loch/Flächenwurf“). Diese Kategorisierung ist gut vergleichbar mit den Angaben von CONRAD (1997) und BRUELHEIDE & LUGINBÜHL (2009), die bei 42 randomisierten, vegetationskundlich aufgenommenen Dauerbeobachtungsflächen in den Buchenwäldern des Hainholzes einen durchschnittlichen Deckungsgrad der Baumschicht von 75 % vor dem Sturm (1996) notierten, der ein Jahr nach dem Sturm (1998) auf 33 % abgenommen hatte.

Neben den systematisch verteilten, für das Gesamtgebiet repräsentativen Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten wurden in den beiden größten durch den Windwurf entstandenen Freiflächen mit maximal 5,5 ha zwei Kernflächen ausgewählt, die sich nach Standort und Vegetation vor dem Windwurf deutlich unterscheiden (Tab. 1, Abb. 1). Kernfläche I (1,28 ha) im Südosten der Jettenhöhlenbreite befindet sich überwiegend auf tiefgründigen, normal-feuchten Dolomit-Verwitterungsböden, wurde vor dem Windwurf von der *Allium ursinum*-Variante des Hordelymo-Fagetum typicum beherrscht und umfasste sowohl flächig geworfene Teile als auch noch vereinzelt Reste eines stehendgebliebenen

Bestandes. Kernfläche II (1 ha) in exponierter Oberhang- und Kuppenlage am Bollerkopf wies vor allem flachgründige Gipskarstböden mit einem trockenheitsertragenden Carici-Fagetum bzw. Hordelymo-Fagetum lathyretosum auf, war beim Windwurf 1997 vollständig geworfen und enthielt danach einen hohen Anteil an Kronenverhau. Sie bildet das am stärksten Wind und Austrocknung ausgesetzte Extrem der lokalen Toposequenz (vergl. 2.1). Beide Kernflächen sind in ein lückenloses 10 x 10 m-Raster gegliedert und wie die Gitternetzpunkte durch Alustäbe dauerhaft markiert, so dass über den gesamten Aufnahmezeitraum eine exakte Relokalisation der Einzelflächen gewährleistet werden konnte.

Sowohl an den 37 Gitternetzpunkten im 100 x 100 m-Raster als auch in den Kernflächen wurden von 1998–2001 jährlich, danach 2014/15 und 2024 auf 100 m² großen Dauerflächen Vegetationsaufnahmen angefertigt. Von den insgesamt 128 Rasterfeldern in Kernfläche I wurden dabei nur 48 Rasterflächen, von den 100 Rasterfeldern in Kernfläche II 36 Rasterflächen aufgenommen, die in Streifen über die Kernflächen so angeordnet wurden, dass sie die kleinräumigen Unterschiede im Standort gut repräsentierten (Abb. 1). An der Jettenhöhlenbreite (Kernfläche I) waren fünf der 48 Aufnahmeflächen mit einem maximalen Deckungsgrad der Baumschicht von 30 % unmittelbar nach dem Windwurf als „Lücke“ einzustufen, ansonsten entfielen alle übrigen Aufnahmeflächen in den beiden Kernflächen in die Störungskategorie „Loch/Flächenwurf“ (Tab. 1).

Bei den Vegetationsaufnahmen wurde der Deckungsgrad der Arten in den Vegetationsschichten direkt in Prozent geschätzt. Bei der Baumschicht wurde nicht durchgehend zwischen Baumschicht 1 (> 20 m Höhe) und Baumschicht 2 (5–20 m Höhe) unterschieden. 2024 wurden die Baumschicht 1 und 2 nicht nach Höhe, sondern nach der Bestandesstruktur getrennt, d. h. die Grenze zwischen beiden Schichten konnte geringer als 20 m sein. Auf Grund des hohen Anteils an Frühjahrsblühern in der Krautschicht erfolgten die Aufnahmen zweimal im Jahr (Frühjahr: Anemone-Blüte, April/Mai, Sommer: nach Verschwinden von *Allium*, meist Juli/August). In den Tabellen und Auswertungen wird bei der Krautschicht jeweils nur der höhere Deckungsgradwert berücksichtigt. Bei der Mooschicht wurde durchgehend nur der Gesamtdeckungsgrad der bodenbewohnenden Moose geschätzt, eine Differenzierung nach den Arten mit Deckungsgradschätzung erfolgte nur in einzelnen Aufnahmejahren.

Die Aufnahme der Vegetation erfolgte durch unterschiedliche Personen: 1998: S. Michel, 1999–2001: T. Kompa, 2014–15: W. Schmidt, 2024: K. Lorenz/J. Wellhäuser. Bearbeitungsbedingte Unterschiede aufgrund des Übersehens einzelner Arten, Fehlbestimmungen oder der individuellen artspezifischen Deckungsgradschätzung sind jedoch wahrscheinlich (JANDT et al. 2022a). Dies zeigt auch eine Studie, die im Göttinger Wald mit fünf verschiedenen Einzelpersonen und zwei Zweierteams durchgeführt wurde (SEIDLING et al. 2014, 2020). Individuelle Artenkenntnisse und Erfahrungen spielen dabei 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). S. Michel und T. Kompa zählten bei den Erhebungen von 1998–2001 damals noch zu den Junior Scientists, wurden aber von W. Schmidt als Senior Scientist geschult und intensiv betreut. Danach erfolgte die Bearbeitung ausschließlich durch Vegetationskundler mit langjähriger Erfahrung.

Insgesamt schätzen wir daher den bearbeitungsbedingten Fehler bei den Wiederholungsaufnahmen als gering ein.

Die Nomenklatur der Pflanzenarten richtet sich nach der Florenliste von Deutschland (HAND et al. 2025). Bei bestimmungskritischen Sippen haben die jeweiligen Bearbeiter z. T. unterschiedliche Differenzierungen vorgenommen, u. a. weil auch wichtige morphologische Merkmale zum Aufnahmezeitpunkt nicht vorhanden waren oder sich intermediäre Merkmalsausprägungen zeigten. In solchen Fällen wurden bei der Auswertung die Sippen häufig in Artengruppen (Aggregat, Sektion) zusammengefasst, wobei dabei überwiegend dem Rothmaler (MÜLLER et al. 2021) gefolgt wird. Nähere Angaben zu den bestimmungskritischen Sippen im Hainholz finden sich bei SCHMIDT & LORENZ (2025). Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften folgt ELLENBERG & LEUSCHNER (2010).

3.2 Datenauswertung

Alle Auswertungen erfolgen zunächst getrennt für die Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten (GNP) sowie den Kernflächen I und II (KFI, KFII). Da ein Schwerpunkt der Untersuchungen auch die Sukzession nach Windwurf in Abhängigkeit von der Störungsintensität sein soll, erfolgte eine differenzierte Auswertung nach den Störungskategorien „Bestand“, „Lücke“ und „Flächenwurf“ anhand der 37 systematisch über das gesamte Hainholz verteilten Gitternetzpunkten, da allein hier alle drei Störungskategorien vertreten waren, während auf den beiden Kernflächen der Flächenwurf dominierte und geschlossene Bestände fehlten (Tab. 1).

Zur Kennzeichnung der Waldstruktur wurden die Deckungsgrade der Vegetationsschichten herangezogen. 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 Quadrate der jeweiligen Untersuchungseinheit (GNP, KFI, KFII) und die β -Diversität das Verhältnis aus Gesamtartenzahl und mittlerer α -Diversität. Außerdem wurden die Shannon-Diversität und die Pielou-Evenness der Krautschicht für jede Aufnahmefläche und jedes Aufnahmejahr ermittelt (WHITTAKER 1972, HAEUPLER 1982, DIERSCHKE 1994, MAGURRAN 2004).

Wichtige Hinweise auf einen Artenwechsel bzw. Verschiebungen im Artenspektrum im Verlauf von Sukzessionen geben der Anteil an perduranten Arten sowie Gemeinschaftskoeffizienten im Vergleich von Vegetationsaufnahmen unterschiedlicher Jahre. Der Anteil an perduranten Arten errechnet sich aus dem prozentualen Verhältnis der Zahl der Arten, die in allen Aufnahmejahren über alle Vegetationsschichten gefunden wurden, zur Gesamtartenzahl im Untersuchungszeitraum 1998–2024. Als Maßstab für Verschiebungen im Artenspektrum der Krautschicht wurde der Gemeinschaftskoeffizient (coefficient of community) von SØRENSEN (1948) herangezogen. Um dabei auch die Mengenverhältnisse zu berücksichtigen, wurde die prozentuale Ähnlichkeit (percentage similarity) berechnet, die auf dem Sørensen-Index aufbaut (SCHMIDT 1981, DIERSCHKE 1994, MAGURRAN 2004).

Als Standortparameter wurden aus dem Arteninventar der Krautschicht die mittleren Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) für Licht, Temperatur, Kontinentalität, Feuchte,

Bodenreaktion und Nährstoffe (v.a. Stickstoff) ermittelt. Außerdem erfolgte eine Einteilung der Krautschichtarten anhand ihrer Bindung an den Wald basierend auf der deutschlandweiten, regionalisierten Einstufung (hier: Hügel- und Bergland) in der europäischen Waldartenliste (SCHMIDT et al. 2011, HEINKEN et al. 2022). Für die Bewertung der Störungsintensität und der Naturnähe wurde neben dem Vorkommen von Störungszeigern nach der Definition und Zusammenstellung von SCHMIDT (2013) für das Hordelymo-Fagetum auch der Anteil der Neophyten (GARVE 2004) und Therophyten (ELLENBERG et al. 2001) herangezogen (SCHMIDT 2012). Für die genannten Artengruppen wurde sowohl ihr Anteil an der Artenzahl pro Aufnahme- und Aufnahmejahr als auch ihr Anteil am Gesamtdeckungsgrad der Krautschicht errechnet.

Um Gewinner und Verlierer bzw. fluktuierende Arten herauszuarbeiten, wurden der mittlere Deckungsgrad und die Stetigkeit (Frequenz) der einzelnen Arten für die Aufnahmejahre – getrennt nach den Aufnahmen der Gitternetzpunkte und der beiden Kernflächen (Beilage S1–3 im Anhang) – gegenübergestellt. Dabei wurde zunächst geprüft, ob Stetigkeitsveränderungen von mindestens 20 % und/oder Deckungsgradveränderungen von mehr als 50 % zwischen dem Mittelwert der ersten vier Aufnahmejahre (1998–2001) und dem letzten Aufnahmejahr (2024) vorlagen. Als deutliche Gewinner bzw. Verlierer wurden dann die Arten eingestuft, bei denen die Deckungsgradveränderungen zwischen 1998–2001 und 2024 statistisch signifikant waren. Tendenzielle Gewinner bzw. Verlierer waren Arten mit nicht signifikanten, aber ebenfalls gerichteten Veränderungen sowie Arten, die im Vergleich zwischen 1998–2001 und 2024 neu auftraten oder verschwunden waren, aber eine Stetigkeit von weniger als 20 % erreichten. Arten ohne klare gerichtete Veränderung wurden als „schwankend“ bzw. „indifferent“ klassifiziert. Seltene Arten (Stetigkeit < 10 % bzw. mittlerer Deckungsgrad < 1,0 % in einem Aufnahmejahr) wurden nicht berücksichtigt.

Zur Analyse von Unterschieden zwischen Aufnahmezeiträumen und Störungsintensitäten wurden je nach Datenstruktur und Erfüllung der Modellannahmen geeignete parametrische bzw. nichtparametrische Verfahren angewendet. Jahrweise Mittelwertvergleiche von Deckungsgraden und Artenzahlen wurden als abhängige Stichprobe mit fehlender Normalverteilung in den Differenzen mit einem Vorzeichen-Rang-Test nach Wilcoxon auf signifikante Unterschiede getestet. Bei zusätzlicher Gliederung des Aufnahmekollektivs nach Störungsintensität wurde aufgrund des Wegfalls der paarweisen Abhängigkeit der Stichproben der Wilcoxon-Rangsummentest verwendet. Zur Kontrolle multipler Test-Verfahren wurde eine Benjamini-Hochberg-Korrektur angewendet.

Die Analyse der Unterschiede ungewichteter und gewichteter mittlerer Zeigerwerte zwischen den Aufnahmejahren erfolgte aufgrund der Datenkomplexität modellbasiert. Für ungewichtete Zeigerwerte wurden aufgrund weitgehend normalverteilter Ausgangsdaten lineare gemischte Modelle (LMM) berechnet, wobei das Aufnahmejahr als fester Effekt und die Aufnahme- und Kernfläche als zufälliger Effekt (random intercept) berücksichtigt wurde. Diese stellen sicher, dass bei wiederholten Beobachtungen derselben Flächen über mehrere Jahre, aber generellen Unterschieden zwischen den Probestellen Autokorrelationen berücksichtigt und Varianzen richtig geschätzt werden. Paarweise Vergleiche zwischen den ungewichteten Zeigerwerten erfolgten auf Basis der Estimated Marginal Means (emmeans) mit Sidak-Korrektur, um Zufallseffekte bei der Berechnung zu berücksichtigen.

Die gewichteten Zeigerwerte zeigten teilweise Abweichungen von der Normalverteilung. Daher wurden generalisierte lineare Modelle (GLM) verwendet, um flexibel auf unterschiedliche Verteilungsformen reagieren zu können. Abhängig von der Datenstruktur wurde automatisch zwischen einer Gauß- und einer Gamma-Verteilung gewählt. Positive und rechtsschief verteilte Daten wurden mit Gamma-Verteilung und logarithmischer Linkfunktion modelliert. Anschließend wurden auch hier geschätzte marginale Mittelwerte (emmeans) berechnet und mittels Tukey-korrigierter Paarvergleiche auf Unterschiede zwischen den Aufnahmejahren getestet.

Die Analyse der Gewinner- und Verliererarten erfolgte bei erfüllten Modellannahmen mittels einfaktorieller ANOVA mit anschließendem Tukey-HSD-Post-hoc-Test. Wenn die Modellannahmen nicht erfüllt waren, wurde stattdessen ein Kruskal-Wallis-Test mit anschließendem Dunn-Test und Benjamini-Hochberg-Korrektur durchgeführt. Der Signifikanzschwellenwert betrug einheitlich $p \leq 0,05$. Die ANOVA eignet sich in diesem Zusammenhang, da geprüft werden sollte, ob sich die Mittelwerte der Zielgröße Deckungsgrad zwischen mehreren unabhängigen Jahresgruppen unterscheiden.

Zur Analyse von Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung zwischen den Aufnahmezeiträumen wurde eine nichtmetrische multidimensionale Skalierung (NMDS) der Artenvorkommen in einem zweidimensionalen Ordinationsraum (Funktion metaMDS im R-Paket vegan; OKSANEN et al. 2019) auf Basis der Bray-Curtis-Distanz (BRAY & CURTIS 1957) durchgeführt. Die NMDS eignet sich besonders für vegetationsökologische Datensätze, da sie auch mit nicht normalverteilten, hochdimensionalen und nullreichen Artenmatrizen robust umgehen kann. Ziel der Ordination war die Visualisierung floristisch ähnlicher bzw. unterschiedlicher Vegetationsaufnahmen zwischen den Erfassungsjahren. Struktur-, Diversitäts-, Standort- und Störungsparameter wurden mit den Ordinationsachsen korreliert, um zeitliche Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung und deren ökologische Bedeutung zu charakterisieren. Zur Visualisierung der Beziehungen wurden diese Variablen mit der Funktion ordisurf (R-Paket vegan) in den Ordinationsraum eingepasst, wobei generalisierte additive Modelle und Glättungsfunktionen verwendet wurden.

Alle statistischen Analysen wurden mit **R** durchgeführt (R CORE TEAM 2024). Ordinationsanalysen erfolgten mit dem Paket *vegan* (OKSANEN et al. 2019). Lineare gemischte Modelle wurden mit *lme4* (BATES et al. 2015), paarweise Vergleiche der geschätzten marginalen Mittelwerte wurden mit dem Paket *emmeans* (LENTH 2023) berechnet.

4 Ergebnisse

4.1 Vegetationsstruktur (Deckungsgrade der Vegetationsschichten)

Unabhängig davon, welches Aufnahmekollektiv (Gitternetzpunkte oder Kernflächen) man betrachtet, lässt sich für die Vegetationsstruktur eine einheitliche Veränderung der Deckungsgrade in den unterschiedenen Vegetationsschichten feststellen (Tab. 2a). Der Deckungsgrad der **Baumschicht** hat nach dem Windwurf von 1997 kontinuierlich zugenommen und erreichte 2024 an den Gitternetzpunkten und auf der Kernfläche I mit ca. 80 % einen Wert, wie er nach den Angaben von SCHÖNFELDER (1978), CONRAD (1997) und BRUELHEIDE

Tab. 2a: Vegetationsstruktur auf den Dauerflächen im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehler, getrennt nach den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten und in den Kernflächen I und II. Signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Aufnahmejahren sind innerhalb einer Vegetationsschicht durch unterschiedliche Buchstaben markiert (paarweiser Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test für verbundene Stichproben, $p \leq 0,05$, korrigiert nach Benjamini-Hochberg). „–“ keine Angaben. Die höchsten Werte sind unabhängig von statistischen Unterschieden jeweils fett markiert.

Tab. 2a: Vegetation structure of the permanent plots in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024. The mean values are given with standard error, separated by the permanent plots at the grid points and in the core areas I and II. Significantly different values between the surveyed years are marked by different letters within a vegetation layer (pairwise Wilcoxon sign rank test for combined samples, $p \leq 0.05$, corrected according to Benjamini-Hochberg). „–“ no information. The highest values are marked in bold, regardless of statistical differences.

	1998	1999	2000	2001	2014/15	2024
Jahre nach Windwurf	1	2	3	4	17/18	27
Gitternetzpunkte (n=37)						
Baumschicht gesamt	31,5±4,5e	36,8±4,9d	40,2±4,9c	41,6±5,0b	81,9±2,1a	81,1±2,8a
Baumschicht 1	23,3±4,5e	24,3±4,6d	29,2±4,7c	29,7±4,7c	42,0±5,5b	63,2±3,6a
Baumschicht 2	10,9±2,4c	16,2±3,6b	16,1±3,4b	17,2±3,6b	50,9±4,0a	24,9±3,5b
Strauchschicht	8,6±2,2d	13,4±2,7c	22,7±3,6b	33,0±4,8a	23,9±3,5ab	8,2±1,9cd
Krautschicht	55,8±3,9a	58,9±4,0a	60,1±3,8a	60,1±3,8a	58,4±4,8a	37,6±5,7b
Moosschicht	1,3±0,7e	6,2±1,3c	8,8±1,6b	10,2±1,7a	3,7±1,2d	0,4±0,0e
Kernfläche I (n=48)						
Baumschicht gesamt	2,9±0,8d	8,3±1,2c	8,5±1,3c	8,2±1,3c	50,9±2,8b	78,3±2,6a
Baumschicht 1	–	6,3±1,2c	5,8±1,2c	5,6±1,2c	15,2±3,6b	55,4±3,4a
Baumschicht 2	–	2,4±0,6d	3,0±0,7c	3,0±0,7c	38,8±2,6a	31,1±3,8b
Strauchschicht	3,9±0,9d	11,8±1,1c	31,3±2,8b	58,3±3,6a	28,1±2,2b	10,0±1,1c
Krautschicht	77,9±1,2c	85,5±1,0b	88,2±0,7a	84,6±0,9b	78,8±1,8c	64,3±3,5d
Moosschicht	0,2±0,1f	4,9±0,7d	7,4±0,8c	10,1±0,8a	14,6±1,5b	1,1±0,3e
Kernfläche II (n=36)						
Baumschicht gesamt	0,4±0,2d	1,6±0,6c	1,4±0,6cd	1,4±0,7cd	52,9±3,3b	71,5±3,1a
Baumschicht 1	–	1,0±0,7b	0,7±0,6b	0,7±0,6b	1,7±1,4b	61,7±4,6a
Baumschicht 2	–	<0,1±<0,1b	<0,1±<0,1b	<0,1±<0,1b	51,8±3,3a	11,0±3,9b
Strauchschicht	0,6±0,2f	1,8±0,5e	3,6±1,0d	9,3±1,9c	31,3±2,2a	13,9±1,4b
Krautschicht	17,9±2,7d	47,6±2,8c	58,2±2,0b	66,3±2,1a	50,4±3,5bc	11,8±1,7d
Moosschicht	<0,1±<0,1e	10,3±1,2c	16,6±1,5b	20,1±2,1a	11,6±1,1c	0,6±<0,1d

& LUGINBÜHL (2009) für den ungestörten Buchenwald vor dem Windwurf angenommen werden darf. Nur in der Kernfläche II mit den flachgründigen Gipskarstböden, trockenen Standorten und den komplett geworfenen Beständen am Bollerkopf lag der Gesamtdeckungsgrad mit ca. 70 % etwas niedriger, entspricht aber durchaus den etwas lichtereren Verhältnissen im Carici-Fagetum gegenüber dem sonst vorherrschenden Hordelymo-Fagetum (GRIMME 1977, SCHÖNFELDER 1978, SCHMIDT 2002, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Sowohl in der Aufgliederung der beiden Baumschichten als auch in der

Entwicklung des Deckungsgrades der **Strauchschicht** lässt sich diese Veränderung zeitlich gut nachverfolgen: Vor allem aus der bereits vor dem Sturm vorhandenen Naturverjüngung entwickelte sich zunächst eine dichter schließende Strauchschicht, die an den Gitternetzpunkten und in der Kernfläche I bereits 2001 ihren höchsten Wert in den Aufnahmejahren erreichte, in der Kernfläche II dagegen erst 2015. Danach wuchs die Verjüngung bis 2014/15 in die untere Baumschichthöhe ein, um dann 2024 als oberste Baumschicht die deckungsreichste Gehölzschicht zu bilden, während in

der unteren Baumschicht und in der Strauchschicht der Deckungsgrad wieder deutlich abnahm. Der Deckungsgrad der **Krautschicht** entwickelte sich in den drei Aufnahmekollektiven dagegen deutlich unterschiedlich. Für die Gitternetzpunkte schwankten die Deckungsgrade zwischen 1998 und 2014 ohne signifikante Unterschiede zwischen 56 und 60 %, um dann bis 2024 auf 37 % signifikant abzunehmen. Auf Grund des hohen Deckungsgradanteils von *Allium ursinum* bewegte sich bei der Kernfläche I der Deckungsgrad der Krautschicht zwischen 64 und 88 %, wobei nach dem Höchstwert im Jahr 2000 bis 2024 eine kontinuierliche, signifikante Abnahme erfolgte. In der Kernfläche II stieg der Deckungsgrad der Krautschicht von 18 % unmittelbar nach dem Windwurf bis 2001 rasch und signifikant auf 66 % an, um dann bis 2024 mit nur noch 12 % sogar noch unter dem Wert von 1998 zu fallen (signifikant nicht unterschiedlich). Die Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten nehmen eine intermediäre Stellung ein, da hier zwar viele Flächen der in der Kernfläche I vorherrschenden *Allium*-Variante des *Hordelymo-Fagetum typicum* zugeordnet werden können, aber auch einige Flächen den trockeneren, deckungsgradärmeren Waldgesellschaften, wie sie für die Kernfläche II typisch sind (*Carici-Fagetum*, *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, Tab. 1, SCHÖNFELDER 1978, SCHMIDT 2002).

Vergleichbar ist auch die Abstufung, wenn man die Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten nach ihrer Störungsintensität aufteilt (Tab. 2b). Im ungestörten **Bestand** sind die zeitlichen Unterschiede im Deckungsgrad der Vegetationsschichten gering. Nicht zuletzt auch auf Grund der fehlenden Bewirtschaftung erreichte der Gesamtdeckungsgrad der Baumschicht bereits 2014 91 %, d.h. es gab hier ein dicht geschlossenes Kronendach, wobei immer die Bäume der oberen Baumschicht dominierten, auch im Vergleich zu **Lücken** und **Flächenwurf**. Eine untere Baumschicht mit Höhen von 5 bis zu 20 m war in den Lücken ab 1999 zunehmend prägend, nach Flächenwurf aber erst 2014. Strauch-, Kraut- und Moosschicht waren im Bestand signifikant deckungsgradärmer als in den stärker gestörten Lücken oder bei Flächenwurf. In den Lücken erreichte die Strauchschicht bis 2001 mit 34 %, die Krautschicht bis 2014 mit 59 % ihren höchsten Deckungsgrad. Bei den Gitternetzpunkten mit Flächenwurf wurden zwischen 2000 und 2014 die höchsten Deckungsgrade der Strauchschicht im Vergleich der drei Störungskategorien gefunden. Mit im Mittel 71–77 % erreichte in diesem Zeitraum auch die Krautschicht hier die höchsten Deckungsgrade, um dann auch wie im Bestand oder in den Lücken bis 2024 wieder deutlich abzunehmen. Mit 41 % (Lücke) bzw. 42 % (Flächenwurf) lag der Deckungsgrad der Krautschicht aber 2024 immer noch fast doppelt so hoch wie im Bestand mit nur 22 %.

4.2 Diversität (Artenzahlen, Indizes, Gemeinschaftskoeffizienten)

In der **Baumschicht** lag die mittlere Artenzahl/100 m² (α -Diversität) in den vier Aufnahmejahren unmittelbar nach dem Windwurf (1998–2001) deutlich niedriger als im Zeitraum ab 2014/15 (Tab. 3a, 3b). Erwartungsgemäß wiesen die flächig geworfenen beiden Kernflächen sowie die Gitternetzpunkte mit Flächenwurf 1998–2001 im Mittel weniger als die Hälfte an Baumschichtarten auf als die Gitternetzpunkte mit überwiegend lückiger oder geschlossener Bestandesstruktur. 2014/15 und 2024 waren diese Unterschiede nicht mehr gegeben, im Gegenteil: die Bestandesflächen mit der

meist dominierenden Buche waren artenärmer als die vom Windwurf stark betroffenen Flächen in den Kernflächen und an den entsprechend eingestufteten Gitternetzpunkten. Anders verhält es sich mit der β -Diversität: sie war unmittelbar nach dem Windwurf am höchsten und nahm danach bis 2024 ab (Tab. 3c, d). Am geringsten fiel dabei der Rückgang an den Gitternetzpunkten aus, die dem ungestörten Bestand zugeordnet wurden. Mit dem Einwachsen der Baumarten aus der Strauchschicht in die Baumschicht zwischen 2001 und 2014/15 stieg die Gesamtartenzahl deutlich an und erreichte mit bis zu 12 Arten in den flächig gestörten Kernflächen eine Gesamtartenzahl, die gegenüber den ersten Aufnahmejahren eine Zunahme um 267 % (KF I) bzw. 600 % (KF II) bedeutet (Tab. 3c). Im Vergleich der drei Störungsvarianten der Gitternetzpunkt-Aufnahmen wirkt sich die geringe Aufnahmeflächengröße für die Bestandes-Aufnahmepunkte im Vergleich etwa zu der Aufnahmefläche mit Lücken-Charakter sicher reduzierend aus, gleichwohl zeigt sich bei den Bestandes-Flächen keine entsprechende zeitliche Veränderung in der Gesamtartenzahl, d.h. hier hat sich die Baumartenzahl durch den Windwurf nicht verändert (Tab. 3d).

Die Entwicklung der α -Diversität der **Strauchschicht** zeigt über alle unterschiedenen Aufnahmekollektive einen einheitlichen Verlauf: unmittelbar nach dem Sturm stieg sie bis 2001 deutlich an, um danach mehr oder weniger wieder abzunehmen. Unterschiede gab es dabei zwischen den beiden Kernflächen und den flächig geworfenen Gitternetzpunkten, die 2024 nicht nur in der α -, besonders aber auch in der γ -Diversität deutlich artenreicher als die Gitternetzpunkte mit lückiger oder geschlossener Bestandesstruktur waren. Insgesamt ergibt sich daraus für die β -Diversität eine Verteilung, die durch hohe Werte jeweils zu Beginn oder zum Ende des Untersuchungszeitraums gekennzeichnet war. 2000/01 gab es die niedrigsten β -Diversitätswerte, bedingt durch gleichermaßen hohe mittlere Artenzahlen als auch hohen Gesamtartenzahlen, ehe viele Arten der Gehölzverjüngung danach in die untere Baumschicht einwuchsen.

Auch in der **Krautschicht** trat das Maximum der α -Diversität drei oder vier Jahre nach dem Windwurf auf und nahm danach bis 2024 deutlich ab. Kernfläche II war wie schon bei den Gehölzschichten deutlich artenreicher als Kernfläche I. Im Vergleich der Störungsintensität waren die Aufnahmeflächen mit geschlossenem Bestand immer am artenärmsten, diejenigen mit Flächenwurf am artenreichsten. Bei der γ -Diversität trifft diese Abstufung nur für die beiden letzten Aufnahmejahre (2014, 2024) zu. Für die β -Diversität bedeutet dies – wie für die Strauchschicht – hohe Werte entweder zu Beginn oder am Ende des Untersuchungszeitraumes, wobei Kernfläche I und die Bestandesflächen an den Gitternetzpunkten sich wiederum 2024 durch relativ niedrige Werte auszeichnen. Insgesamt ist die β -Diversität am höchsten bei den zufällig im 100 x 100 m-Raster verteilten Gitternetzpunkten, d.h. hier spiegelt sich besonders deutlich die Vielfalt und heterogene Verteilung der Standorts- und Vegetationsverhältnisse im Hainholz wider.

Tab. 2b: Vegetationsstruktur auf den Dauerflächen der 37 Gitternetzpunkte im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024, gegliedert in die drei Störungskategorien „Bestand“, „Lücke“ und „Flächenwurf“. Signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungskategorien innerhalb eines Jahres sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert (Wilcoxon-Rangsummen-Test für unabhängige Stichproben, $p \leq 0,05$, korrigiert nach Benjamini-Hochberg). Die höchsten Werte sind unabhängig von statistischen Unterschieden jeweils fett markiert.

Tab. 2b: Vegetation structure of the permanent plots at the 37 grid points in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024, divided into the three disturbance categories „unthrown stand“, „gap“ and „extensively thrown stand“. Significantly different values between the disturbance categories within a year are marked by different letters (Wilcoxon rank sum test for independent samples, $p \leq 0.05$, corrected according to Benjamini-Hochberg). The highest values are marked in bold, regardless of statistical differences.

	Jahre nach Windwurf	Bestand (n=7)	Lücke (n=19)	Flächenwurf (n=11)
Baumschicht gesamt				
1998	1	73,6±2,4a	31,6±4,4b	4,7±0,9c
1999	2	77,9±2,1a	39,2±5,3b	6,6±1,5c
2000	3	78,6±1,8a	44,5±5,2b	8,6±2,4c
2001	4	79,3±2,0a	46,8±5,4b	8,6±2,4c
2014	17	91,4±1,4a	83,7±1,8b	72,7±5,3b
2024	27	87,1±3,4	81,8±3,2	75,9±7,2
Baumschicht 1				
1998	1	65,7±5,6a	20,0±4,9b	2,0±1,0c
1999	2	58,6±10,1a	23,3±5,6b	4,2±1,9c
2000	3	70,0±3,8a	27,6±5,3b	5,9±2,7c
2001	4	70,0±3,8a	28,7±5,5b	5,9±2,7c
2014	17	82,1±5,8a	41,3±7,2b	17,7±5,9b
2024	27	82,1±5,8a	60,8±4,2b	55,5±8,0b
Baumschicht 2				
1998	1	14,7±6,7	14,2±3,8	2,7±0,8
1999	2	24,3±10,4a	21,2±5,3a	2,3±0,8b
2000	3	18,6±7,3a	22,9±5,5a	2,7±1,2b
2001	4	17,1±6,0a	25,5±6,0a	2,7±1,2b
2014	17	20,7±8,5b	56,8±4,5a	60,0±5,8a
2024	27	14,1±4,9	28,2±4,9	26,1±7,2
Strauchschicht				
1998	1	0,9±0,4b	11,4±3,5a	8,5±3,6ab
1999	2	1,6±0,7b	17,2±4,4a	14,4±4,1a
2000	3	1,6±0,7b	25,8±4,8a	30,9±6,9a
2001	4	6,6±4,8b	34,4±6,2a	47,3±9,2a
2014	17	10,4±8,3c	21,3±4,7b	36,8±5,1a
2024	27	10,3±8,4ab	5,8±1,9b	11,0±2,2a
Krautschicht				
1998	1	39,3±8,1	55,3±4,7	67,3±7,7
1999	2	41,4±7,5	58,6±5,6	70,5±6,7
2000	3	41,4±7,8b	58,4±5,5ab	75,0±3,5a
2001	4	38,6±6,7b	58,4±5,3b	76,8±3,3a
2014	17	32,1±8,5b	58,8±7,0ab	74,4±5,6a
2024	27	22,2±9,4	40,8±8,7	41,7±10,3
Mooschicht				
1998	1	0,7±0,4	2,0±1,4	0,5±0,3
1999	2	2,7±1,3	7,8±2,1	5,9±1,8
2000	3	3,7±2,0	10,7±2,8	8,6±2,1
2001	4	3,8±2,0b	12,4±2,9a	10,5±2,1a
2014	17	0,4±0,3b	5,4±2,3ab	3,0±0,9a
2024	27	0,4±0,1	0,3±0,1	0,5±0,1

Tab. 3a: Mittlere Artenzahl/100 m² (α -Diversität), der Anteil an perduranten Arten (%-Anteil an der Gesamtartenzahl aller Vegetationsschichten) und Diversitätsindizes (Shannon, Evenness) für die Krautschicht auf den Dauerflächen im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehler, getrennt nach den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten und in den Kernflächen I und II. Signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Aufnahmejahren sind innerhalb einer Vegetationsschicht durch unterschiedliche Buchstaben markiert (paarweiser Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test für verbundene Stichproben, $p \leq 0,05$, korrigiert nach Benjamini-Hochberg). Die höchsten Werte sind unabhängig von statistischen Unterschieden jeweils fett markiert.

Tab. 3a: Mean number of species/100 m² (α -diversity), the proportion of perdurant species (% share of the total number of species of all vegetation layers) and diversity indices (Shannon, Evenness) for the herbaceous layer of the permanent plots in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024. The mean values are given with standard error, separated by the permanent plots at the grid points and in the core areas I and II. Significantly different values between the surveyed years are marked by different letters within a vegetation layer (pairwise Wilcoxon sign rank test for connected samples, $p \leq 0.05$, corrected according to Benjamini-Hochberg). The highest values are marked in bold, regardless of statistical differences.

	1998	1999	2000	2001	2014/15	2024
Jahre nach Windwurf	1	2	3	4	17/18	27
Gitternetzpunkte (n=37)						
Baumschicht	1,8±0,1b	1,9±0,1b	2,0±0,2b	2,0±0,2b	3,2±0,2a	3,1±0,2a
Strauchschicht	2,4±0,3de	3,4±0,4c	4,6±0,4b	5,9±0,5a	3,4±0,4cd	2,3±0,3e
Krautschicht	25,4±1,2c	27,7±1,4b	31,4±1,7a	29,9±1,7a	23,2±1,8c	18,1±1,7d
Baum-, Strauch-, Krautschicht	26,9±1,3c	29,1±1,4b	33,0±1,7a	31,5±1,8a	24,6±1,9c	19,0±1,7d
Perdurante Arten	20,7 %±1,2 %					
Shannon-Index (Krautschicht)	1,80±0,09d	2,03±0,09bc	2,13±0,10a	2,10±0,10ab	1,79±0,12cd	1,55±0,17d
Evenness (Krautschicht)	55,8±2,3b	61,5±2,2a	62,0±2,3a	62,2±2,2a	58,1±3,2ab	52,6±5,7ab
Kernfläche I (n=48)						
Baumschicht	0,8±0,1c	1,0±0,1bc	1,0±0,1bc	1,0±0,1b	2,9±0,2a	3,0±0,1a
Strauchschicht	1,9±0,1e	2,9±0,2d	4,6±0,2b	5,3±0,2a	3,9±0,2c	3,9±0,3bc
Krautschicht	16,4±0,8d	20,8±0,8c	28,2±0,8a	26,0±0,9b	25,9±0,8ab	21,0±0,8c
Baum-, Strauch-, Krautschicht	17,5±0,9d	21,9±0,8c	29,6±0,9a	27,6±1,0b	27,8±0,8ab	22,7±0,9c
Perdurante Arten	18,7 %±0,6 %					
Shannon-Index (Krautschicht)	1,41±0,04d	1,65±0,05c	1,86±0,04ab	1,79±0,04b	1,87±0,05a	1,18±0,09e
Evenness (Krautschicht)	51,4±1,2c	54,8±1,0b	56,0±1,0ab	55,1±1,0b	57,7±1,1a	38,5±2,8d
Kernfläche II (n=36)						
Baumschicht	0,1±0,1b	0,3±0,1b	0,3±0,1b	0,3±0,1b	4,3±0,2a	4,3±0,2a
Strauchschicht	1,4±0,2d	2,0±0,3c	4,6±0,3b	7,1±0,4a	6,7±0,3a	4,8±0,3b
Krautschicht	18,4±1,1d	29,3±1,0c	42,2±1,5b	49,8±1,6a	37,9±1,5b	29,9±1,5c
Baum-, Strauch-, Krautschicht	19,4±1,1d	29,9±1,0c	42,9±1,5b	51,5±1,6a	41,8±1,4b	32,7±1,6c
Perdurante Arten	7,9 %±0,5 %					
Shannon-Index (Krautschicht)	2,02±0,11d	2,01±0,07d	2,37±0,09c	2,77±0,08ab	2,56±0,07bc	2,86±0,07a
Evenness (Krautschicht)	70,9±3,3bc	60,0±2,0d	63,4±1,9c	71,1±1,5b	71,6±1,8b	86,7±1,8a

Tab. 3b: Mittlere Artenzahl/100 m² (α -Diversität), der Anteil an perduranten Arten (%-Anteil an der Gesamtartenzahl aller Vegetationsschichten) und Diversitätsindizes (Shannon, Evenness) für die Krautschicht auf den Dauerflächen der 37 Gitternetzpunkte im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024, gegliedert in die drei Störungskategorien „Bestand“, „Lücke“ und „Flächenwurf“. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehler. Signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungskategorien innerhalb eines Jahres sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert (Wilcoxon-Rangsummen-Test für unabhängige Stichproben, $p \leq 0,05$, korrigiert nach Benjamini-Hochberg). Die höchsten Werte sind unabhängig von statistischen Unterschieden jeweils fett markiert.

Tab. 3b: Mean number of species/100 m² (α -diversity), the proportion of perdurant species (% share of the total number of species of all vegetation layers) and diversity indices (Shannon, Evenness) for the herbaceous layer on the permanent plots at the 37 grid points in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024, divided into the three disturbance categories „un-thrown stand“, „gap“ and „extensively thrown stand“. The mean values are indicated with standard error. Significantly different values between the disturbance categories within a year are marked by different letters (Wilcoxon rank sum test for independent samples, $p \leq 0.05$, corrected according to Benjamini-Hochberg). The highest values are marked in bold, regardless of statistical differences.

	Jahre nach Windwurf	Bestand (n=7)	Lücke (n=19)	Flächenwurf (n=11)
Baumschicht				
1998	1	2,3±0,4a	2,3±0,4a	1,1±0,2b
1999	2	2,1±0,3a	2,1±0,3a	1,2±0,1b
2000	3	2,1±0,3a	2,1±0,3a	1,2±0,1b
2001	4	2,1±0,3a	2,1±0,3a	1,2±0,1b
2014	17	2,3±0,3b	2,3±0,3b	3,7±0,3a
2024	27	2,1±0,4	2,1±0,4	3,4±0,4
Strauchschicht				
1998	1	1,3±0,5	3,1±0,4	2,1±0,5
1999	2	1,3±0,4b	3,8±0,5a	3,9±0,5a
2000	3	2,0±0,4b	5,1±0,6a	5,5±0,8a
2001	4	2,9±0,5b	6,4±0,7a	7,0±0,9a
2014	17	0,9±0,3c	3,1±0,3b	5,6±0,7a
2024	27	0,9±0,3b	1,7±0,2b	4,2±0,7a
Krautschicht				
1998	1	19,7±2,4	26,7±1,3	26,8±2,8
1999	2	21,0±3,1	28,5±1,4	30,7±2,9
2000	3	23,9±4,4	31,6±1,6	35,8±3,7
2001	4	21,7±3,0b	31,3±1,5a	32,9±4,5ab
2014	17	17,0±2,4	21,8±1,6	29,5±4,9
2024	27	13,4±2,7	17,1±1,7	22,7±4,3
Baum-, Strauch-, Krautschicht				
1998	1	21,0±2,7	28,5±1,4	27,9±2,8
1999	2	22,1±3,5	30,2±1,5	31,6±2,8
2000	3	25,0±4,6	33,6±1,7	37,1±3,7
2001	4	22,7±3,3b	33,1±1,6a	34,3±4,4ab
2014	17	17,4±2,5	23,2±1,6	31,6±4,8
2024	27	13,7±2,7	18,1±1,6	23,9±4,4
Perdurante Arten		26,0 %±3,3 %	19,6 %±1,6 %	19,1 %±2,0 %
Shannon-Index (Krautschicht)				
1998	1	1,57±0,30	1,83±0,08	1,90±0,20
1999	2	1,84±0,30	2,06±0,17	2,11±0,11
2000	3	1,88±0,36	2,14±0,11	2,26±0,18
2001	4	1,73±0,27	2,17±0,12	2,21±0,20
2014	17	1,65±0,27	1,80±0,15	1,88±0,28
2024	27	1,39±0,32	1,53±0,25	1,67±0,33
Evenness (Krautschicht)				
1998	1	51,4±8,3	56,1±2,0	58,1±4,8
1999	2	60,3±7,6	61,9±2,8	61,7±3,6
2000	3	58,9±8,3	62,4±2,8	63,2±3,6
2001	4	56,4±6,7	63,4±2,8	63,7±3,8
2014	17	60,4±5,8	59,1±6,4	55,1±4,6
2024	27	57,8±12,2	50,0±8,5	53,7±10,2

Tab. 3c: γ - und β -Diversität auf den Dauerflächen im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024, getrennt nach den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten und in den Kernflächen I und II. Die höchsten Werte sind jeweils fett markiert. Zusätzlich ist die Gesamtzahl an Rote-Liste-Arten für das niedersächsische Hügelland und Bergland (GARVE 2004, einschließlich Vorwarnliste) angegeben (in Klammern: %-Anteil an der Gesamtartenzahl).

Tab. 3c: γ - and β -diversity on the permanent plots in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024, separated according to the permanent plots at the grid points and in the core areas I and II. The highest values are marked in bold. In addition, the total number of Red Data Book species for the hills and mountains of Lower Saxony (GARVE 2004, including taxa showing a decline in population size, but are still frequent) is given (in brackets: % share of the total number of species).

	1998	1999	2000	2001	2014/15	2024
Jahre nach Windwurf	1	2	3	4	17/18	27
γ-Diversität (Gesamtartenzahl)						
Gitternetzpunkte (3.700 m²)						
Baumschicht	9	9	9	8	15	13
Strauchschicht	14	19	24	27	24	19
Krautschicht	148	157	168	163	141	118
Baum-, Strauch-, Krautschicht	150	157	171	166	144	120
Rote-Liste-Arten	5 (3,3)	5 (3,2)	6 (3,5)	5 (3,0)	6 (4,2)	5 (4,2)
Kernfläche I (4.800 m²)						
Baumschicht	3	3	3	3	8	6
Strauchschicht	6	10	19	18	17	18
Krautschicht	82	86	101	89	102	83
Baum-, Strauch-, Krautschicht	82	88	107	95	104	86
Rote-Liste-Arten	1 (1,2)	1 (1,1)	3 (2,8)	2 (2,1)	2 (1,9)	1 (1,2)
Kernfläche II (3.600 m²)						
Baumschicht	2	2	2	2	12	12
Strauchschicht	8	8	14	21	28	23
Krautschicht	107	136	151	157	149	120
Baum-, Strauch-, Krautschicht	107	136	152	160	150	120
Rote-Liste-Arten	2 (1,9)	3 (2,2)	5 (3,3)	6 (3,8)	8 (5,3)	4 (3,3)
β-Diversität (γ/α-Diversität)						
Gitternetzpunkte (n=37)						
Baumschicht	5,00	4,74	4,74	4,21	4,55	4,06
Strauchschicht	5,83	5,59	5,22	4,58	7,06	8,26
Krautschicht	5,83	5,67	5,35	5,45	6,08	6,52
Baum-, Strauch-, Krautschicht	5,58	5,40	5,18	5,27	5,85	6,32
Kernfläche I (n=48)						
Baumschicht	3,75	3,00	3,00	3,00	2,76	2,00
Strauchschicht	3,16	3,45	4,13	3,40	4,36	4,61
Krautschicht	5,00	4,13	3,58	3,42	3,94	3,95
Baum-, Strauch-, Krautschicht	4,69	4,02	3,61	3,42	3,74	3,79
Kernfläche II (n=36)						
Baumschicht	20,00	6,67	6,67	6,67	2,73	2,79
Strauchschicht	5,71	4,00	3,04	2,96	4,18	4,79
Krautschicht	5,82	4,64	3,58	3,15	3,93	4,01
Baum-, Strauch-, Krautschicht	5,52	4,55	3,54	3,11	3,59	3,67

Tab. 3d: γ - und β -Diversität auf den Dauerflächen der 37 Gitternetzpunkte im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024, gegliedert in die drei Störungskategorien „Bestand“, „Lücke“ und „Flächenwurf“. Die höchsten Werte innerhalb eines Jahres sind jeweils fett markiert.

Tab. 3d: γ - and β -diversity on the permanent plots at the 37 grid points in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024, divided into the three disturbance categories „unthrown stand“, „gap“ and „extensively thrown stand“. The highest values within a year are marked in bold.

	Jahre nach Windwurf	γ-Diversität (Gesamtartenzahl)			β-Diversität (γ/α-Diversität)		
		Bestand (700 m²)	Lücke (1.900 m²)	Flächenwurf (1.100 m²)	Bestand	Lücke	Flächenwurf
Baumschicht							
1998	1	6	9	3	2,61	4,29	2,73
1999	2	5	9	4	2,38	4,09	3,33
2000	3	5	9	4	2,38	3,91	3,33
2001	4	5	8	4	2,38	3,45	3,33
2014	17	4	11	11	1,74	3,33	2,97
2024	27	5	12	8	2,38	3,64	2,29
Strauchschicht							
1998	1	6	13	9	4,62	4,19	4,29
1999	2	6	15	13	4,62	3,95	3,33
2000	3	9	20	19	4,50	3,92	3,45
2001	4	11	23	21	3,79	3,59	3,00
2014	17	4	15	19	4,44	4,84	3,39
2024	27	4	10	17	4,44	5,88	4,05
Krautschicht							
1998	1	64	124	108	3,25	4,64	4,03
1999	2	65	128	110	3,10	4,49	3,58
2000	3	74	133	129	3,10	4,21	3,60
2001	4	64	134	116	2,95	4,28	3,53
2014	17	54	100	116	3,18	4,59	3,93
2024	27	39	86	92	2,91	5,03	4,05
Baum-, Strauch-, Krautschicht							
1998	1	66	126	109	3,14	4,42	3,91
1999	2	65	131	113	2,94	4,34	3,58
2000	3	76	137	132	3,04	4,08	3,56
2001	4	64	137	121	2,82	4,14	3,53
2014	17	55	102	118	3,16	4,40	3,73
2024	27	40	88	96	2,92	4,86	4,02

Über alle Vegetationsschichten aufsummiert unterscheiden sich die Kennwerte der Diversität gegenüber den allein auf die Krautschicht bezogenen Ergebnissen nur minimal, da nur wenige Arten in einzelnen Aufnahmejahren ausschließlich in der Baum- oder Strauchschicht notiert wurden. Dementsprechend gelten die für die Krautschicht gemachten Aussagen auch für die Gefäßpflanzendiversität insgesamt (Tab. 3). Als Indexwert in Relation zur Erstaufnahme 1998 stieg die α -Diversität unmittelbar nach dem Windwurf an, allerdings mit deutlichen Unterschieden zwischen den

Aufnahmekollektiven (Abb. 2). Während an den Gitternetzpunkten insgesamt oder denjenigen mit ungestörten oder nur lückig aufgelichteten Beständen nur etwa 20 % höhere Gefäßpflanzenzahlen gegenüber 1998 gefunden wurden, nahm diese an den flächig geworfenen Gitternetzpunkten um knapp 40 % zu. Noch höher lag die Zunahme an Gefäßpflanzen bis 2000 in Kernfläche I mit 70 % und besonders stark auf der Kernfläche II bis 2001 mit 165 % gegenüber 1998. In beiden Kernflächen lag die α -Diversität auch noch 2024 30 bzw. 70 % höher als 1998, während an den

Gitternetzpunkten die mittlere Artenzahl bereits bis 2014 deutlich zurückgegangen war und 2024 nur noch zwischen 65–90 % des Vergleichswertes von 1998 betrug, auch einschließlich der Gitternetzpunkte mit Flächenwurf.

Auch die **γ -Diversität** stieg in allen Aufnahmekollektiven bis zum 3. oder 4. Jahr (2000/01) nach dem Windwurf an. Dieser Anstieg fällt wiederum in den flächig geworfenen beiden Kernflächen und an den Gitternetzpunkten mit Flächenwurf mit einer Zunahme von 20–50 % gegenüber 1998 am stärksten aus. Danach ging in allen Aufnahmekollektiven die γ -Diversität stark zurück. Sie lag aber in den beiden Kernflächen 2024 immer noch um 5–12 % höher als 1998, während in allen übrigen Aufnahmeeinheiten die Artenzahlen unter den Werten von 1998 lagen. Am stärksten war der Artenrückgang an den Gitternetzpunkten, die 1997 durch den Windwurf am geringsten gestört waren: im Bestand erreichte

die γ -Diversität nur noch 61 %, während sie im Flächenwurf bei 88 % des Vergleichswertes lag.

In den beiden Kernflächen hat die **β -Diversität** relativ am stärksten abgenommen und auch 2024 noch nicht wieder das Niveau des Ausgangswertes erreicht. Anders sieht es bei den Gitternetzpunkten insgesamt und auch bei deren Aufgliederung in die drei unterschiedlichen Störungskategorien aus: hier wurden bereits 2014/15 vergleichbar hohe Werte wie 1998 erreicht, d.h. die standörtliche Heterogenität sorgt hier wieder für eine hohe Heterogenität in der Artenvielfalt.

In Tabelle 3c finden sich auch Angaben zum Vorkommen an Rote-Liste-Arten für das niedersächsische Hügel- und Bergland (GARVE 2004). Sowohl absolut als auch relativ bewegen sich hier die Zahlen gut vergleichbar mit den Gesamtartenzahlen in den drei Aufnahmekollektiven: am wenigsten

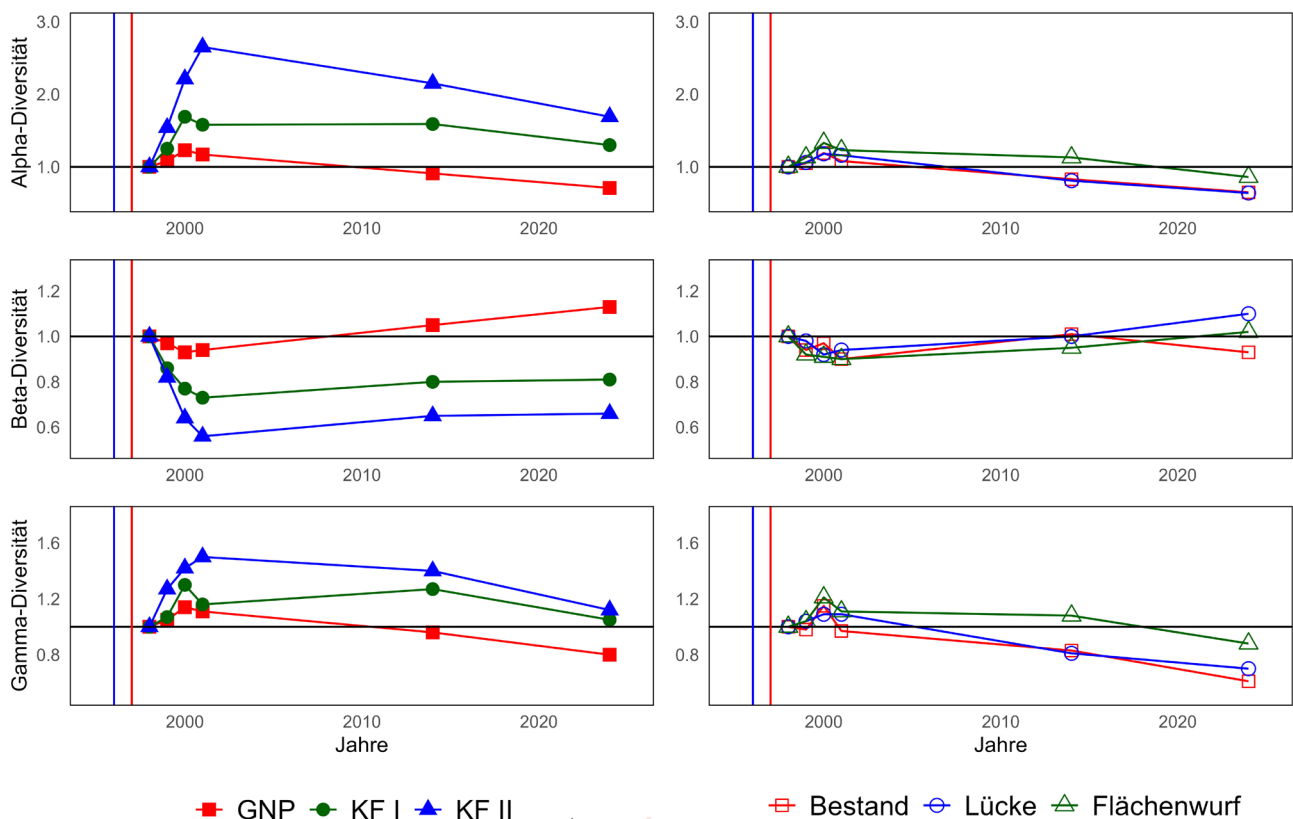


Abb. 2: Veränderung der Artenvielfalt der Gefäßpflanzen auf den Dauerflächen im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024. Die α -, β - und γ -Diversität ist jeweils in Relation zur Erstaufnahme 1998 als Indexwert dargestellt und gegen die Jahre aufgetragen (vergl. Tab. 3). Berücksichtigt wurde das Vorkommen in allen Vegetationsschichten. Der Zeitpunkt der Nutzungsaufgabe ist durch eine senkrechte blaue Linie (1996), der Zeitpunkt des Windwurfs durch eine senkrechte rote Linie (1997) markiert. Links sind die Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten (GNP, $n=37$) und den beiden Kernflächen (KF I, $n=48$; KF II, $n=36$) dargestellt, rechts die Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten, getrennt nach den Störungskategorien „Bestand“ ($n=7$), „Lücke“ ($n=19$) und „Flächenwurf“ ($n=11$). Man beachte, dass die Lage des Ausgangswertes (Erstaufnahme 1998: 1,0) und die Abstände auf den Ordinaten bei den drei Diversitätsindizes unterschiedlich sind.

Fig. 2: Change in the biodiversity of vascular plant species on the permanent plots in the strict forest nature reserve Hainholz in the recording years between 1998 and 2024. The α -, β - and γ -diversity is shown as an index value in relation to the first recording in 1998 and plotted against the years (see Tab. 3). The occurrence in all vegetation layers was considered. The time of forest unmanagement is marked by a vertical blue line (1996), the time of windthrow by a vertical red line (1997). On the left, the permanent plots at the grid points (GNP, $n=37$) and the two core areas (KF I, $n=48$; KF II, $n=36$), on the right the permanent plots at the grid points, separated according to the disturbance categories unthrown stand ($n=7$), gap ($n=19$) and extensively thrown stand ($n=11$). Note that the position of the baseline value (first record 1998: 1.0) and the distances on the ordinates are different for the three diversity indices.

waren Rote-Liste-Arten in der von *Allium ursinum* in der Krautschicht beherrschten Kernfläche I zu finden (1–3 Arten, 1,1–2,8 %-Anteil), am häufigsten in der artenreichen Kernfläche II mit ihren offenen, trockenen Felsköpfen. Hier gab es auch die deutlichsten zeitlichen Veränderungen mit relativ wenigen Rote-Liste-Arten unmittelbar nach dem Windwurf 1998 (2 Arten, 1,9 %-Anteil) und einem kontinuierlichen Anstieg bis 2015 (8 Arten, 5,3 %-Anteil), um dann bis 2024 – wie auch bei der Gesamtartenzahl – wieder deutlich zurückzugehen. In den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten blieb das Vorkommen von Rote-Liste-Arten über den gesamten Untersuchungszeitraum relativ konstant (5–6 Arten, 3,2–4,2 %-Anteil).

Der Anteil an **perduranten Arten** war an den Gitternetzpunkten und in Kernfläche I mit 19–21 % an der Gesamtartenzahl am höchsten. In Kernfläche II waren dagegen nur noch 8 % der Arten in allen Aufnahmejahren durchgehend vertreten, d.h. hier hat ein stärkerer Artenwechsel stattgefunden (Tab. 3a). Im Vergleich der Störungsintensitäten nahm der Anteil an perduranten Arten von 26 % im Bestand auf 19 % bei Flächenwurf ab (Tab. 3b).

In der Krautschicht zeigt sich an den Gitternetzpunkten für die **Diversitätsindices (Shannon, Evenness)** ein Maximum im dritten bzw. vierten Jahr nach dem Windwurf, danach nimmt insbesondere der Shannon-Index stark ab (Tab. 3a). Für die Kernfläche I liegt der Höchstwert erst 2015, um danach bis 2024 wieder stark abzunehmen. Hier sorgen die Dominanzbestände von *Allium ursinum* durchgehend für sehr niedrige Evenness-Werte. Anders verhält es sich für die Kernfläche II, wo die höchsten Diversitätsindices erst 2024 erreicht werden und auch im Vergleich mit den anderen Aufnahmekollektiven am höchsten liegen. Im Vergleich der Störungskategorien lag der Shannon-Index in allen Untersuchungsjahren beim Bestand am niedrigsten, beim Flächenwurf am höchsten – allerdings mit starken Streuungen und nicht gesicherten Differenzen (Tab. 3b). Dies gilt noch stärker für die Evenness, so dass hier keine weiteren Aussagen zum Einfluss der Störungsintensität erlaubt sind.

Ein Vergleich der **SØRENSEN(CC)**-Koeffizienten zeigt (Abb. 3a), dass der Artenwechsel in der Krautschicht in den ersten vier Jahren nach dem Windwurf kontinuierlich erfolgte, dabei zwischen 1998 und 1999 stärker war als in den beiden Jahren danach. Für die Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten und in der Kernfläche I liegen die CC-Koeffizienten über die Distanz zwischen 1998 und 2024 zwischen 48 und 80 %, so dass man nach DIERSCHKE (1994) noch von floristisch nah verwandten Gesellschaften ausgehen kann. In Kernfläche II unterschreitet der CC-Koeffizient mit 31 % den Wert von 50 % dagegen deutlich, d.h. hier hat im Laufe der Sukzession eine deutlich stärkere floristische Veränderung stattgefunden. Getrennt nach der Störungsintensität ist im zeitlichen Verlauf vom Bestand über die Lücken bis zum Flächenwurf eine zunehmende floristische Differenzierung erkennbar (Abb. 3b). So liegt der CC-Koeffizient zwischen benachbarten Aufnahmejahren im Bestand durchgehend um 80 %, bei Flächenwurf im Vergleich der letzten Aufnahmejahre dagegen nur um 60 %, d.h. hier hat noch ein stärkerer Artenwechsel als im Bestand stattgefunden.

Wird der Artenwechsel wie bei der Berechnung des PS-Koeffizienten mit den quantitativen Veränderungen des Deckungsgrads verknüpft, so ergeben sich ähnliche Kurvenverläufe. Bezogen auf das 1. Aufnahmejahr 1998 sind diese

stärker asymptotisch, bezogen auf das letzte Aufnahmejahr 2024 stärker linear im Anstieg. Ausgeprägter als bei den CC-Koeffizienten sind die Unterschiede zwischen den beiden Kernflächen (Abb. 3a). Auf Grund der durchgehend hohen Dominanz von *Allium ursinum* lagen die PS-Koeffizienten in Kernfläche I durchgehend zwischen 42 und 75 %, in Kernfläche II dagegen – bezogen auf das 1. Aufnahmejahr 1998 und auf das letzte Aufnahmejahr – nur zwischen 14 und 39 %, d.h. hier ist der Artenwechsel auch mit einem starken Deckungsgradwechsel verbunden gewesen. Auffällig ist in Kernfläche II zudem der hohe PS-Koeffizient zwischen den zeitlich benachbarten Aufnahmen von 1999/2000 und 2000/2001, bedingt durch die Dominanz von *Impatiens parviflora* in diesen Aufnahmejahren. Wenig unterschiedlich sind dagegen die Kurvenverläufe für die PS-Koeffizienten für die drei unterschiedenen Störungsarten. Sie liegen zwischen dem Bezugsjahr und dem letzten bzw. dem ersten Aufnahmejahr jeweils um 35 % (Abb. 3b).

4.3 Mittlere Zeigerwerte – Indikatoren für die Standortbedingungen und ihre Veränderungen

Über den gesamten Untersuchungszeitraum und alle Untersuchungsflächen betrachtet, wird das Hainholz in der Krautschicht überwiegend geprägt von Schatten- und Halbschattenpflanzen und submontanen Mäßigwärmezeigern mit ozeanisch-subozeanischem Verbreitungsschwerpunkt. Edaphisch herrschen Frischezeiger vor, die gleichzeitig Standorte mit einer guten Basen- und Stickstoffversorgung bevorzugen. Im Vergleich der drei Aufnahmekollektive ergeben sich die größten Unterschiede im Vergleich der beiden Kernflächen, die Aufnahmen an den Gitternetzpunkten nehmen erwartungsgemäß eine intermediäre Stellung ein (Tab. 4a). Kernfläche I wird im Vergleich zu Kernfläche II stärker durch Schattenpflanzen mit ozeanischer Verbreitung und Präferenz für Standorte mit höherer Bodenfeuchte und Stickstoffverfügbarkeit geprägt. In Kernfläche II sind dagegen Halbschattenpflanzen mit subkontinentaler Verbreitung stärker vertreten, die mehr auf trockeneren und basenreicheren, aber stickstoffärmeren Böden konkurrenzfähig sind. Diese Unterschiede zwischen den beiden Kernflächen werden besonders deutlich an den gewichteten Licht-, Kontinentalitäts-, Reaktions- und Nährstoff-Zeigerwerten und spiegeln vor allem das Vorkommen von *Allium ursinum* als besonders schattentoleranter Art mit ozeanischer Verbreitung wider, die als konkurrenzkräftige Art in der Krautschicht mit durchgehend hohen Deckungsgraden in der Kernfläche I vorkommt, in der Kernfläche II dagegen weitgehend fehlt.

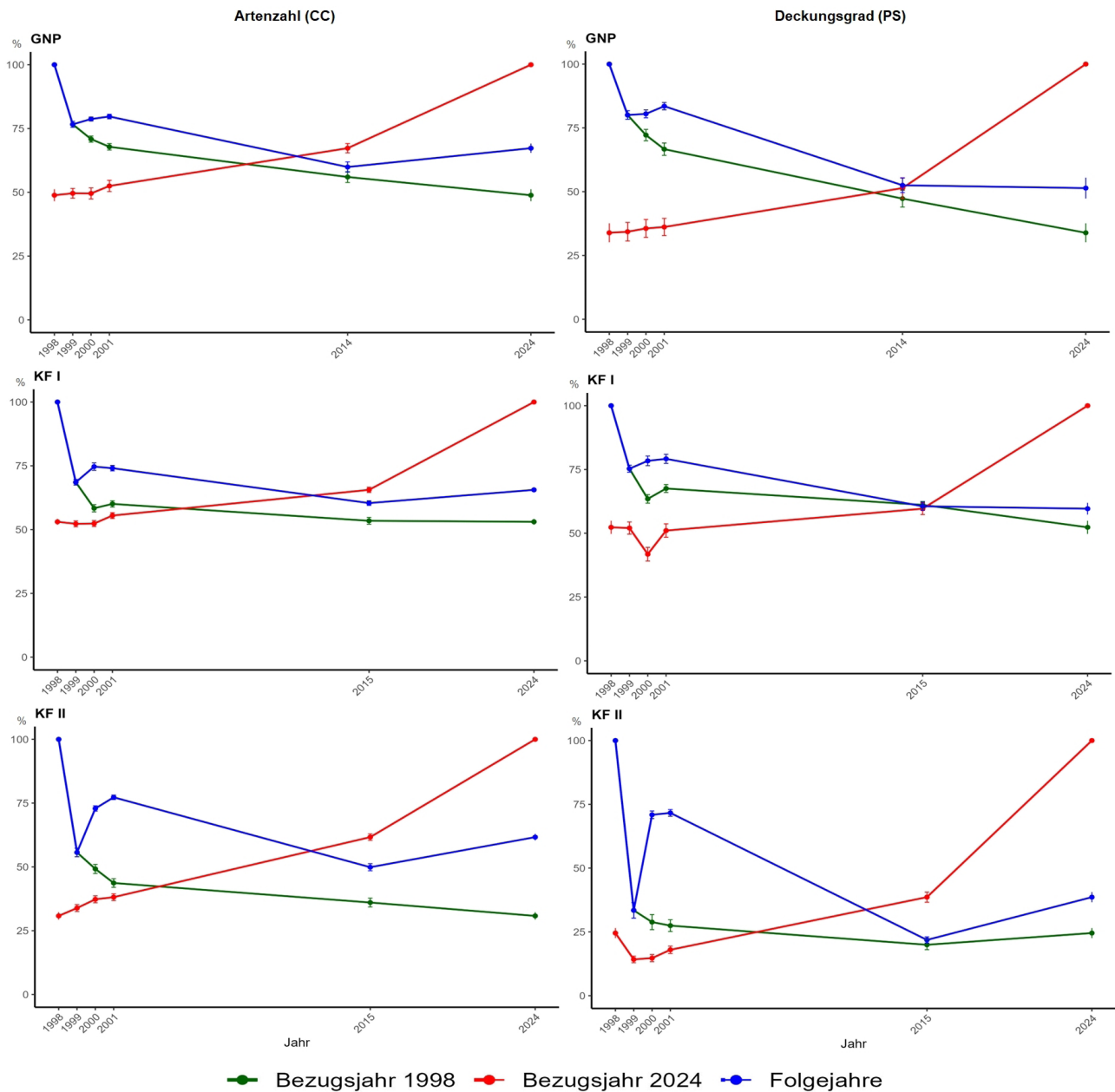


Abb. 3a: Verlauf des SØRENSEN-Index/Koeffizienten (CC) und der prozentualen Ähnlichkeit (PS) für die Krautschicht der Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten (GNP, $n=37$) und den beiden Kernflächen I (KF I, $n=48$; KF II, $n=36$, Mittelwerte mit Standardfehler) im Naturwald Hainholz. Grüne Linie: Vergleich mit der Vegetation der 1. Aufnahme 1998. Rote Linie: Vergleich mit der Vegetation der letzten Aufnahme 2024. Blaue Linie: Vergleich mit der Vegetation aufeinanderfolgender Jahre. Angegeben sind jeweils Mittelwerte mit Standardfehler.

Fig. 3a: Development of the SØRENSEN index/coefficient (CC) and the percentage similarity (PS) for the herb layer of the vegetation relevés at the grid points (GNP, $n=37$) and the two core areas (KF I, $n=48$; KF II, $n=36$, mean values with standard error) in the strict forest nature reserve Hainholz. Green line: comparison with the vegetation of the 1st record in 1998. Red line: comparison with the vegetation of the last record in 2024. Blue line: comparison with the vegetation of consecutive years. Mean values with standard error are given in each case.

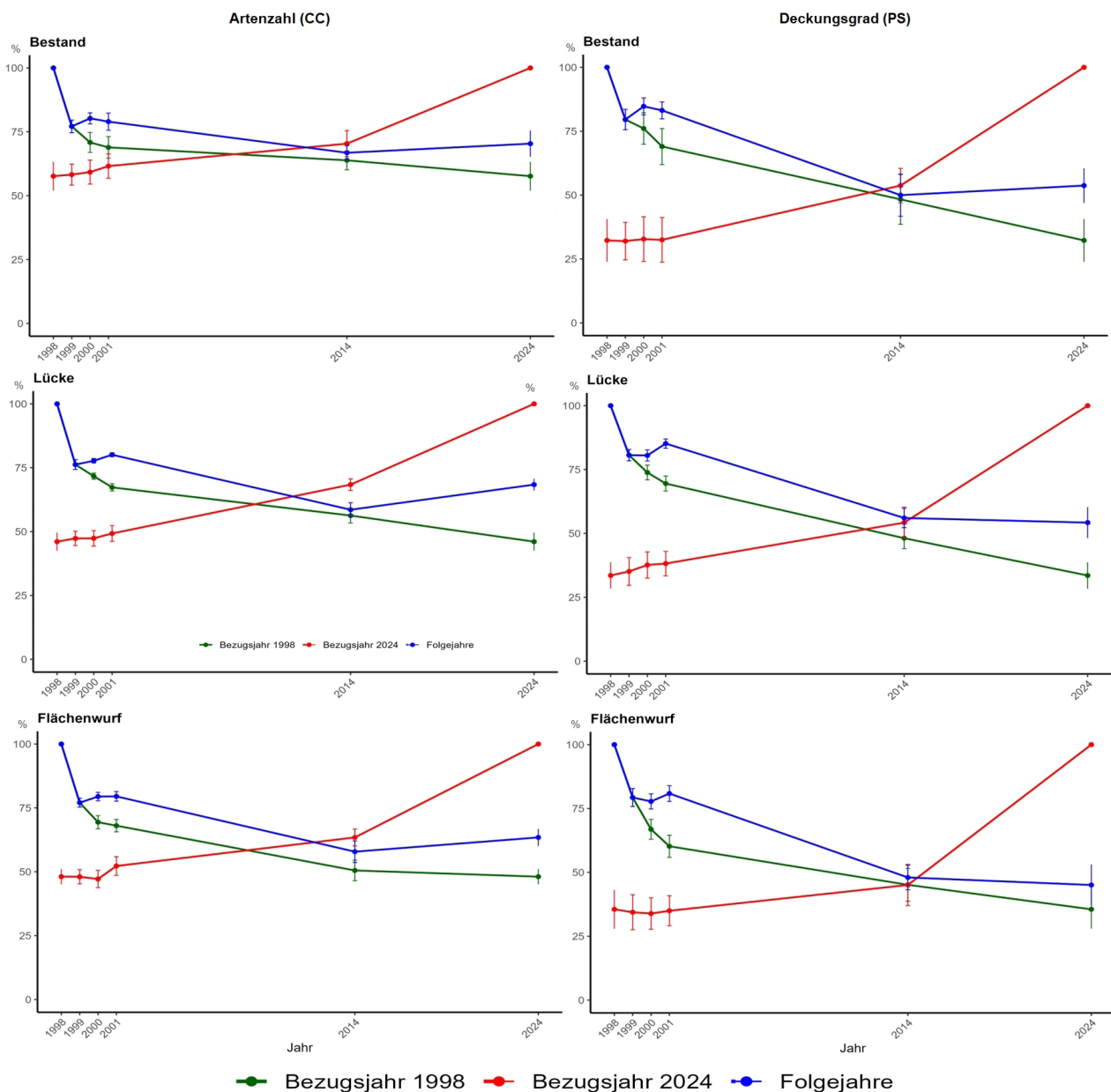


Abb. 3b: Verlauf des SØRENSEN-Index/Koeffizienten (CC) und der prozentualen Ähnlichkeit (PS) für die Krautschicht der Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten, getrennt nach den Störungskategorien „Bestand“ ($n=7$), „Lücke“ ($n=19$) und „Flächenwurf“ ($n=11$) im Naturwald Hainholz. Grüne Linie: Vergleich mit der Vegetation der 1. Aufnahme 1998. Rote Linie: Vergleich mit der Vegetation der letzten Aufnahme 2024. Blaue Linie: Vergleich mit der Vegetation aufeinanderfolgender Jahre. Angegeben sind jeweils Mittelwerte mit Standardfehler.

Fig. 3b: Development of the SØRENSEN index/coefficient (CC) and the percentage similarity (PS) for the herb layer of the vegetation relevés at the grid points, separated according to the disturbance categories „unthrown stand“ ($n=7$), „gap“ ($n=19$) and „extensively thrown stand“ ($n=11$) in the strict forest nature reserve Hainholz. Green line: comparison with the vegetation of the 1st record in 1998. Red line: comparison with the vegetation of the last record in 2024. Blue line: comparison with the vegetation of consecutive years. Mean values with standard error are given in each case.

Tab. 4a: Ungewichtete und gewichtete Zeigerwerte für die Krautschicht auf den Dauerflächen im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024, getrennt nach den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten und in den Kernflächen I und II. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehler. Signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Aufnahmejahren sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert ($p \leq 0,05$, lineare Modelle mit Post-hoc-Tests je nach Datenverteilung). Die höchsten Werte sind unabhängig von statistischen Unterschieden jeweils fett markiert.

Tab. 4a: *Unweighted and weighted indicator values for the herbaceous layer on the permanent plots in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024, separated by the permanent plots at the grid points and in the core areas I and II. Significantly different values between the surveyed years are marked by different letters ($p \leq 0.05$, linear models with post-hoc tests depending on data distribution). The highest values are marked in bold, regardless of statistical differences.*

		1998	1999	2000	2001	2014/15	2024
Jahre nach Windwurf		1	2	3	4	17/18	27
Gitternetzpunkte (n=37)							
Licht	ungewichtet	4,6±0,1a	4,7±0,1a	4,7±0,1a	4,6±0,1a	4,1±0,1b	3,9±0,1c
	gewichtet	3,5±0,2	3,7±0,2	3,7±0,2	3,7±0,2	3,3±0,2	3,1±0,2
Temperatur	ungewichtet	5,3±<0,1ab	5,3±<0,1ab	5,3±<0,1a	5,3±<0,1ab	5,3±<0,1ab	5,3±<0,1b
	gewichtet	5,0±0,1	5,0±0,1	5,1±0,1	5,0±0,1	5,2±<0,1	5,2±<0,1
Kontinentalität	ungewichtet	3,3±<0,1a	3,3±<0,1ab	3,3±<0,1a	3,3±<0,1a	3,3±<0,1ab	3,2±<0,1b
	gewichtet	3,0±0,1	3,0±0,1	3,0±0,1	3,0±0,1	2,8±0,1	2,7±0,1
Feuchte	ungewichtet	5,4±0,1ab	5,4±<0,1ab	5,4±0,1b	5,4±0,1ab	5,4±0,1ab	5,5±0,1a
	gewichtet	5,4±0,1	5,4±0,1	5,4±0,1	5,4±0,1	5,4±0,1	5,6±0,1
Reaktion	ungewichtet	6,6±0,1	6,6±0,1	6,7±0,1	6,7±<0,1	6,7±0,1	6,6±0,2
	gewichtet	6,8±0,1	6,8±0,1	6,9±0,1	6,9±0,1	6,9±0,1	6,7±0,2
Nährstoff (Stickstoff)	ungewichtet	6,4±0,1ab	6,5±0,1a	6,3±0,1b	6,4±0,1ab	6,3±0,1b	6,3±0,1b
	gewichtet	6,6±0,1	6,6±0,1	6,5±0,2	6,6±0,1	6,6±0,2	6,9±0,2
Kernfläche I (n=48)							
Licht	ungewichtet	4,2±0,1b	4,6±0,1a	4,7±<0,1a	4,6±<0,1a	4,3±0,1b	3,8±0,1c
	gewichtet	2,8±<0,1b	2,9±0,1ab	3,0±<0,1a	2,9±0,1ab	2,8±<0,1b	2,5±0,1c
Temperatur	ungewichtet	5,2±<0,1b	5,2±<0,1ab	5,2±<0,1a	5,2±<0,1b	5,2±<0,1a	5,2±<0,1b
	gewichtet	4,5±<0,1c	4,5±<0,1c	4,5±<0,1c	4,5±<0,1c	4,8±<0,1b	5,0±<0,1a
Kontinentalität	ungewichtet	3,2±<0,1c	3,2±<0,1bc	3,2±<0,1ab	3,2±<0,1bc	3,3±<0,1a	3,2±<0,1abc
	gewichtet	3,2±0,1a	3,2±<0,1a	3,2±<0,1a	3,2±0,1c	2,9±<0,1b	2,4±0,1c
Feuchte	ungewichtet	5,6±<0,1abc	5,6±<0,1bc	5,6±<0,1c	5,6±<0,1ab	5,6±<0,1abc	5,7±<0,1a
	gewichtet	6,0±<0,1a	5,9±<0,1b	5,8±<0,1c	5,8±<0,1c	5,8±<0,1c	6,0±<0,1a
Reaktion	ungewichtet	6,8±<0,1a	6,8±<0,1b	6,7±<0,1c	6,7±<0,1bc	6,6±<0,1d	6,6±<0,1d
	gewichtet	7,0±<0,1a	7,0±<0,1ab	7,0±<0,1ab	6,9±<0,1b	6,9±<0,1c	7,0±<0,1ab
Nährstoff (Stickstoff)	ungewichtet	6,7±<0,1a	6,7±<0,1a	6,6±<0,1b	6,6±<0,1b	6,4±<0,1c	6,4±<0,1c
	gewichtet	7,1±<0,1b	7,0±<0,1bc	6,9±<0,1cd	6,9±<0,1d	7,1±<0,1b	7,6±0,1a
Kernfläche II (n=36)							
Licht	ungewichtet	5,5±0,1b	5,9±0,1a	6,0±<0,1a	6,0±<0,1a	5,6±0,1b	5,1±0,1c
	gewichtet	5,1±0,1b	5,0±0,1b	5,1±0,1b	5,5±0,1a	5,0±0,1b	5,0±0,1b
Temperatur	ungewichtet	5,5±<0,1a	5,5±<0,1a	5,5±<0,1a	5,4±<0,1ab	5,4±<0,1ab	5,4±<0,1b
	gewichtet	5,6±<0,1c	5,9±<0,1a	5,9±<0,1a	5,8±<0,1b	5,4±<0,1d	5,4±<0,1d
Kontinentalität	ungewichtet	3,3±<0,1b	3,4±<0,1ab	3,5±<0,1a	3,5±<0,1a	3,4±<0,1a	3,4±<0,1ab
	gewichtet	5,6±0,1b	5,9±<0,1a	5,9±<0,1a	5,8±<0,1a	5,4±<0,1c	5,4±<0,1c
Feuchte	ungewichtet	5,0±<0,1b	5,1±<0,1ab	5,1±<0,1ab	5,2±<0,1a	5,1±<0,1ab	5,1±<0,1a
	gewichtet	4,8±0,1b	5,0±<0,1a	5,0±<0,1a	5,1±<0,1a	5,0±0,1a	5,0±0,1a
Reaktion	ungewichtet	7,0±0,1a	6,9±<0,1ab	6,8±<0,1ab	6,8±<0,1b	6,8±<0,1ab	6,8±<0,1b
	gewichtet	7,1±0,1bc	7,4±0,1a	7,1±<0,1b	7,1±0,1bc	7,0±0,1bc	6,9±<0,1c
Nährstoff (Stickstoff)	ungewichtet	6,3±0,1a	6,4±<0,1a	6,3±0,1a	6,2±<0,1a	5,9±0,1b	5,8±0,1b
	gewichtet	6,0±0,1b	6,4±0,1a	6,3±<0,1a	6,4±<0,1a	5,5±0,1c	5,5±0,1c

Im zeitlichen Vergleich der Aufnahmen zwischen 1998 und 2024 zeigen sich Unterschiede von $\geq 0,3$ vor allem beim Licht-Zeigerwert: für alle drei Aufnahmekollektive fanden sich zwischen 1999 und 2001 deutlich mehr Lichtzeiger (sowohl ungewichtet als auch gewichtet) als davor und danach. Bis 2024 hatten dann in der Krautschicht Schattenpflanzen wieder stark zugenommen, so dass die mittleren Licht-Zeigerwerte durchgehend unter den Werten des ersten Aufnahmejahrs (1998) unmittelbar nach dem Windwurf lagen. Ähnlich starke und einheitliche Veränderungen ergeben sich bei den übrigen Zeigerwerten nur noch für den Stickstoff bei den beiden vom Flächenwurf geprägten Kernflächen I und II: besonders 1999 und 2000 waren hier Stickstoffzeiger stark vertreten, ihr Anteil sank dann bis 2024 wieder deutlich. Für beide Kernflächen ist außerdem ein stärkerer Rückgang in der mittleren gewichteten Temperatur- und Kontinentalitäts-Zahl von 1999/2000 bis 2024 charakteristisch. Veränderungen von $\geq 0,3$ Einheiten in der mittleren gewichteten Feuchte- und Reaktions-Zahl betrafen nur die Kernfläche II: Frischezeiger – vor allem *Impatiens parviflora* mit hohen Deckungsgraden – prägten im 4. Jahr nach dem Windwurf (2001) die Aufnahmeflächen hier stärker als vor und danach, während der hohe Anteil an Kalkzeigern von 1999 bis 2024 kontinuierlich abnahm.

Im Vergleich für die drei Störungskategorien ergeben sich mit Ausnahme für die Licht-Zeigerwerte keine signifikanten bzw. mehr als $\geq 0,3$ großen Unterschiede (Tab. 4b). Erwartungsgemäß liegen die ungewichteten Licht-Zeigerwerte nach Flächenwurf durchgehend und auch signifikant mit mehr als $\geq 0,3$ Differenz höher als bei den Bestands-Flächen, auch noch im letzten Aufnahmejahr 2024. Die Lücken ordnen sich intermediär dazwischen an. Bei den gewichteten Licht-Zeigerwerten zeigt sich eine entsprechende Abstufung,

allerdings sind die Differenzen geringer und auf Grund der großen Streuung der Werte nicht signifikant gesichert. Durchgängig in allen drei Störungskategorien fanden sich in den ersten vier Jahren nach dem Windwurf die höchsten Licht-Zeigerwerte, um danach bis 2024 deutlich abzunehmen.

4.4 Waldarten-Bindung

Die beiden wichtigsten Artengruppen im Hinblick auf die Kategorien für die Waldarten-Bindung (SCHMIDT et al. 2011, HEINKEN et al. 2022) sind die Arten des geschlossenen Waldes und die Arten, die im Wald und Offenland gleichermaßen zu finden sind (Abb. 4a). Ungewichtet, d.h. allein nach ihrer Artenpräsenz, waren die Arten des geschlossenen Waldes am stärksten in der Kernfläche I, in der Kernfläche II dagegen am schwächsten vertreten. Für die Artengruppe, die im Wald und Offenland gleichermaßen zu finden sind, war es dagegen umgekehrt. Gewichtet, d.h. unter Berücksichtigung ihres Deckungsgradanteils verstärkte sich diese Differenzierung noch. So lag der gewichtete Anteil bei den Arten des geschlossenen Waldes in der Krautschicht der Kernfläche I zwischen 84 % (2000) und 96 % (1998), in der Kernfläche II dagegen nur zwischen 33 % (2024) und 47 % (2000), während sich der Anteil der Arten, die im Wald und Offenland gleichermaßen auftreten können, sich in Kernfläche II zwischen 26 % (2000) und 62 % (2024) bewegte, in Kernfläche I dagegen nur zwischen 4 % (1998) und 11 % (2000). Die Aufnahmen an den Gitternetzpunkten lagen wiederum intermediär dazwischen. Arten der Waldverlichtungen und des Waldrandes sowie des Offenlandes sind ebenfalls in Kernfläche II stärker vertreten als in Kernfläche I oder an den Gitternetzpunkten und erreichten dort im 2. oder 3. Jahr nach

Tab. 4b: Ungewichtete und gewichtete Licht-Zeigerwerte für die Krautschicht auf den Dauerflächen der 37 Gitternetzpunkte im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024, gegliedert in die drei Störungskategorien „Bestand“, „Lücke“ und „Flächenwurf“. Signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungskategorien innerhalb eines Jahres sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert ($p \leq 0,05$, bei Normalverteilung GLM mit Tukey-Post-hoc-Test, bei fehlender Normalverteilung Kruskal–Wallis-Test mit Dunn-Post-hoc-Test). Die höchsten Werte sind unabhängig von statistischen Unterschieden jeweils fett markiert.

Tab. 4b: *Unweighted and weighted light indicator values for the herbaceous layer on the permanent plots at the 37 grid points in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years between 1998 and 2024, divided into the three disturbance categories „un-thrown stand“, „gap“ and „extensively thrown stand“. Significantly different values between the disturbance categories within a year are marked by different letters ($p \leq 0.05$, GLM with Tukey post-hoc test for normal distribution, Kruskal–Wallis test with Dunn-post-hoc test for the absence of normal distribution). The highest values are marked in bold, regardless of statistical differences.*

	Jahr	Jahre nach Windwurf		Bestand (n=7)	Lücke (n=19)	Flächenwurf (n=11)
Licht	1998	1	ungewichtet	4,4±0,2	4,7±0,1	4,8±0,2
			gewichtet	3,5±0,3	3,5±0,2	3,6±0,4
	1999	2	ungewichtet	4,3±0,2b	4,7±0,1ab	5,0±0,2a
			gewichtet	3,6±0,3	3,6±0,2	3,8±0,4
	2000	3	ungewichtet	4,2±0,2b	4,7±0,1ab	5,1±0,2a
			gewichtet	3,6±0,3	3,6±0,2	3,9±0,4
	2001	4	ungewichtet	4,2±0,2b	4,6±0,1ab	4,9±0,2a
			gewichtet	3,6±0,3	3,6±0,2	3,9±0,4
	2014	17	ungewichtet	3,8±0,2b	4,1±0,1ab	4,5±0,2a
			gewichtet	3,2±0,3	3,3±0,2	3,5±0,4
	2024	27	ungewichtet	3,6±0,1b	3,9±0,1ab	4,1±0,2a

dem Windwurf ungewichtet bis zu 9 % bzw. gewichtet bis zu 21 % bei den Waldverlichtungs-Arten, bei den Offenlandarten ungewichtet bis zu 29 % bzw. gewichtet bis zu 12 %.

Im zeitlichen Verlauf erreichten die Arten des geschlossenen

Waldes nach einem Rückgang unmittelbar nach dem Windwurf bis 2024 wieder den Ausgangswert von 1998. Arten, die im Wald und Offenland gleichermaßen vertreten sind, waren dagegen 2014/15 und 2024 in der Krautschicht deutlich stärker vertreten als in den Jahren unmittelbar nach dem

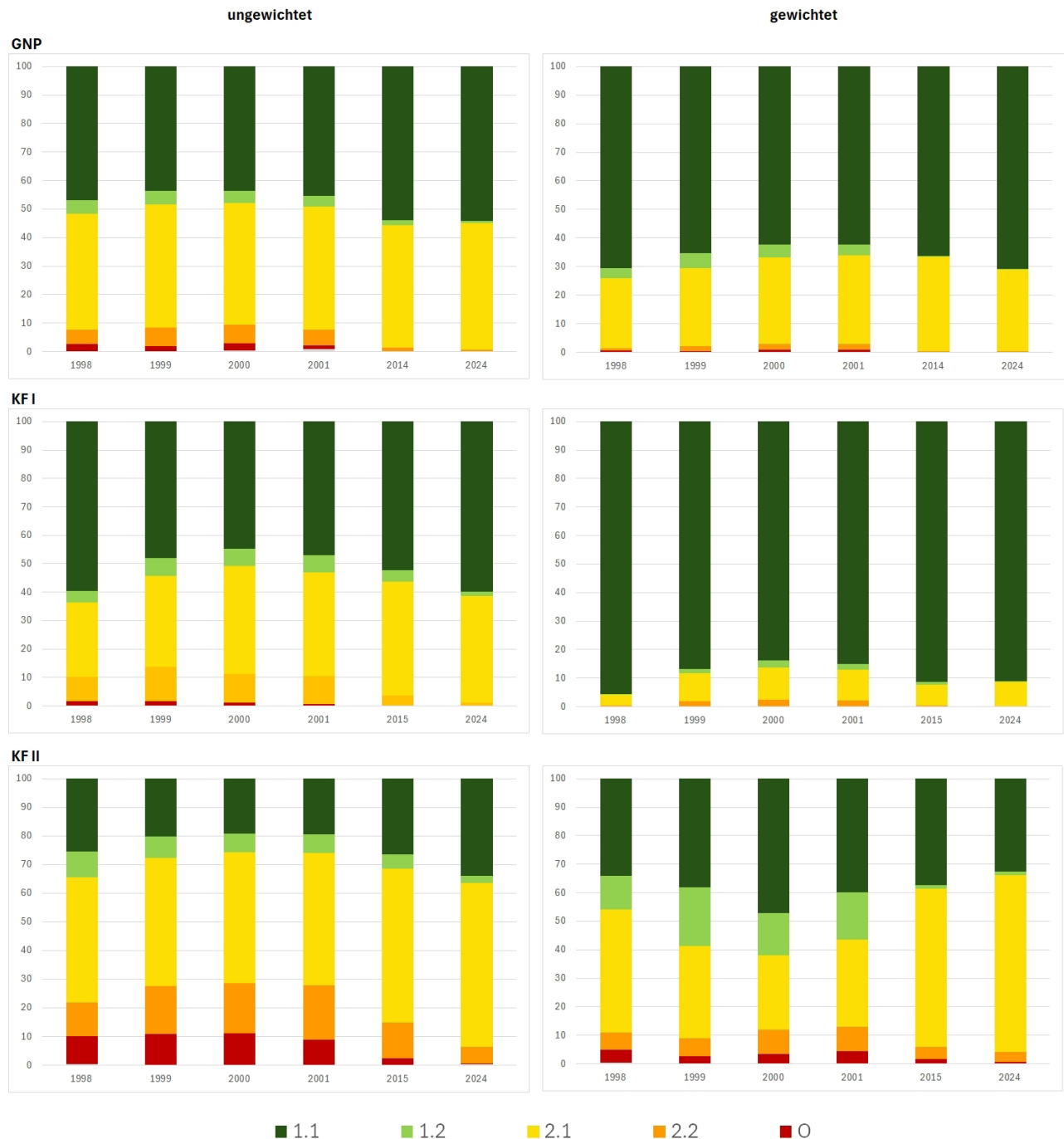


Abb. 4a: Ungewichtete und gewichtete prozentuale Anteile der Gefäßpflanzenarten der Krautschicht mit unterschiedlicher Waldbindung in den Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen an den Gitternetzpunkten (GNP, $n=37$) und den beiden Kernflächen I (KF I, $n=48$, KF II, $n=36$) im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024. 1.1 = Arten der geschlossenen Wälder, 1.2 = Arten der Waldränder und Verlichtungen, 2.1 = Arten im Wald und Offenland, 2.2 = Arten überwiegend im Offenland, O = Reine Offenlandarten.

Fig. 4a: Unweighted and weighted percentages of vascular plant species of the herb layer bound to different forest habitats of the vegetation relevés at the grid points (GNP, $n=37$) and the two core areas (KF I, $n=48$, KF II, $n=36$) in the strict forest nature reserve Hainholz between 1998 and 2024. 1.1 = species largely restricted to closed forest, 1.2 = species preferring forest edges and in clearings, 2.1 = species occurring in forests as well as in open land, 2.2 = species may occur in forests, but preferring open land, O = species only in open land.

Windwurf. Bei den Arten der Waldverlichtungen, des Waldrandes oder des Offenlandes war es dagegen umgekehrt: nach Höchstwerten zwischen 14 % und 35 % (ungewichtet) bzw. 3 % und 29 % (gewichtet) 1999 und 2000 sank ihr Anteil auf 1 % bis 8 % (ungewichtet) bzw. 0,3 % und 5 % (gewichtet) bis 2024.

Im Vergleich der drei Störungskategorien bestehen bei den Arten mit Schwerpunkt im geschlossenen Wald nur geringe, nicht signifikante Unterschiede (Abb. 4b): Unmittelbar nach dem Windwurf ist ihr Anteil mit 48 % bis 51 % ungewichtet zwar im Bestand durchgehend höher als im Flächenwurf mit 39 % bis 48 %, bei den gewichteten Anteilen besteht



Abb. 4b: Ungewichtete und gewichtete prozentuale Anteile der Gefäßpflanzenarten der Krautschicht mit unterschiedlicher Waldbindung in den Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten, getrennt nach den Störungskategorien „Bestand“ (n=7), „Lücke“ (n=19) und „Flächenwurf“ (n=11) im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024. 1.1 = Arten der geschlossenen Wälder, 1.2 = Arten der Waldränder und Verlichtungen, 2.1 = Arten im Wald und Offenland, 2.2 = Arten überwiegend im Offenland, O = Reine Offenlandarten.

Fig. 4b: Unweighted and weighted percentages of vascular plant species of the herb layer bound to different forest habitats of the vegetation relevés at the grid points, separated according to the disturbance categories „unthrown stand“ (n=7), „gap“ (n=19) and „extensively thrown stand“ (n=11) in the strict forest nature reserve Hainholz between 1998 and 2024. 1.1 = species largely restricted to closed forest, 1.2 = species preferring forest edges and in clearings, 2.1 = species occurring in forests as well as in open land, 2.2 = species may occur in forests, but preferring open land, O = species only in open land.

aber zwischen dem Bestand mit 57 % bis 71 % und dem Flächenwurf mit 62 % bis 71 % kein Unterschied, d.h. auch auf den am stärksten gestörten Flächen bilden die typischen Waldarten die dominierende Artengruppe. Bei der zweitwichtigsten Gruppe, den Arten, die ihren Schwerpunkt sowohl im Wald als auch im Offenland haben können, verschiebt sich das Bild insofern, dass diese unmittelbar nach dem Windwurf ungewichtet im Bestand am stärksten vertreten waren, 2014 und 2024 dagegen auf den durch Flächenwurf betroffenen Aufnahmeflächen. Gewichtet blieb ihr Anteil durchgehend im Bestand am höchsten. Einheitlich verhielten sich die Arten mit Schwerpunkt in Waldverlichtungen, am Waldrand oder im Offenland: sie hatten durchgehend ihren höchsten Anteil mit zusammen bis zu 20 % (ungewichtet) bzw. 16 % (gewichtet) unmittelbar nach dem Windwurf in der Störungskategorie Flächenwurf, nahmen danach deutlich ab und erreichten 2024 insgesamt sowohl gewichtet als auch ungewichtet nur noch 2 %, d.h. spielten in der Artenzusammensetzung und im Deckungsgrad der Krautschicht keine Rolle mehr. Dies entspricht ungefähr dem Anteil, den diese Artengruppe unmittelbar nach dem Windwurf in der Störungskategorie Bestand aufwies, um dann im weiteren Verlauf bis zum Ende des Beobachtungszeitraumes dort ganz zu verschwinden. Die den Lücken zugeordneten Gitternetzaufnahmen bewegen sich mit ihren Anteilen an den unterschiedlichen Waldarten-Bindungs-Gruppen intermediär zwischen den Störungskategorien Bestand und Flächenwurf.

4.5 Störungszeiger, Neophyten, Therophyten

Störungszeiger für das Hordelymo-Fagetum (SCHMIDT 2013) sind in den ersten vier Jahren nach dem Windwurf an den Aufnahmen der Gitternetzpunkte und den beiden Kernflächen mit ungewichtet 13–23 % vertreten (Abb. 5a). Dabei fällt bei Kernfläche I der signifikante Anstieg von 1998 (13 %) bis 2000 (22 %) auf, während sich der Störungszeigeranteil für die Gitternetzpunkte und Kernfläche II etwa gleichbleibend und nicht signifikant unterschiedlich zwischen 15 und 18 % bewegt. Maßgeblich daran beteiligt sind in Kernfläche I mit einer deutlichen Zunahme in der Stetigkeit die Stickstoffzeiger *Galium aparine* und *Urtica dioica* sowie als einjähriger Neophyt *Impatiens parviflora* (Anhang A2). Auch 2015 sind Störungszeiger in der Kernfläche I immer noch mit fast einem Viertel an der Artenzahl in der Krautschicht beteiligt, gehen aber bis 2024 auf 15 % signifikant zurück. An den Gitternetzpunkten und in Kernfläche II setzt dieser Rückgang bereits 2014/15 ein. Er ist an den Gitternetzpunkten mit einem hohen Anteil an geschlossenen Beständen am deutlichsten ausgeprägt. In der Kernfläche II mit einer deutlich offeneren Baumschicht liegt der Anteil der Störungszeiger dagegen 2024 immer noch bei 12 %. Deutlich unterschiedlich stellt sich die Situation unter Berücksichtigung des Deckungsgrades dar. Gewichtet bewegt sich ihr Anteil in den ersten vier Jahren nach dem Windwurf mit 4–6 % in der Kernfläche I am

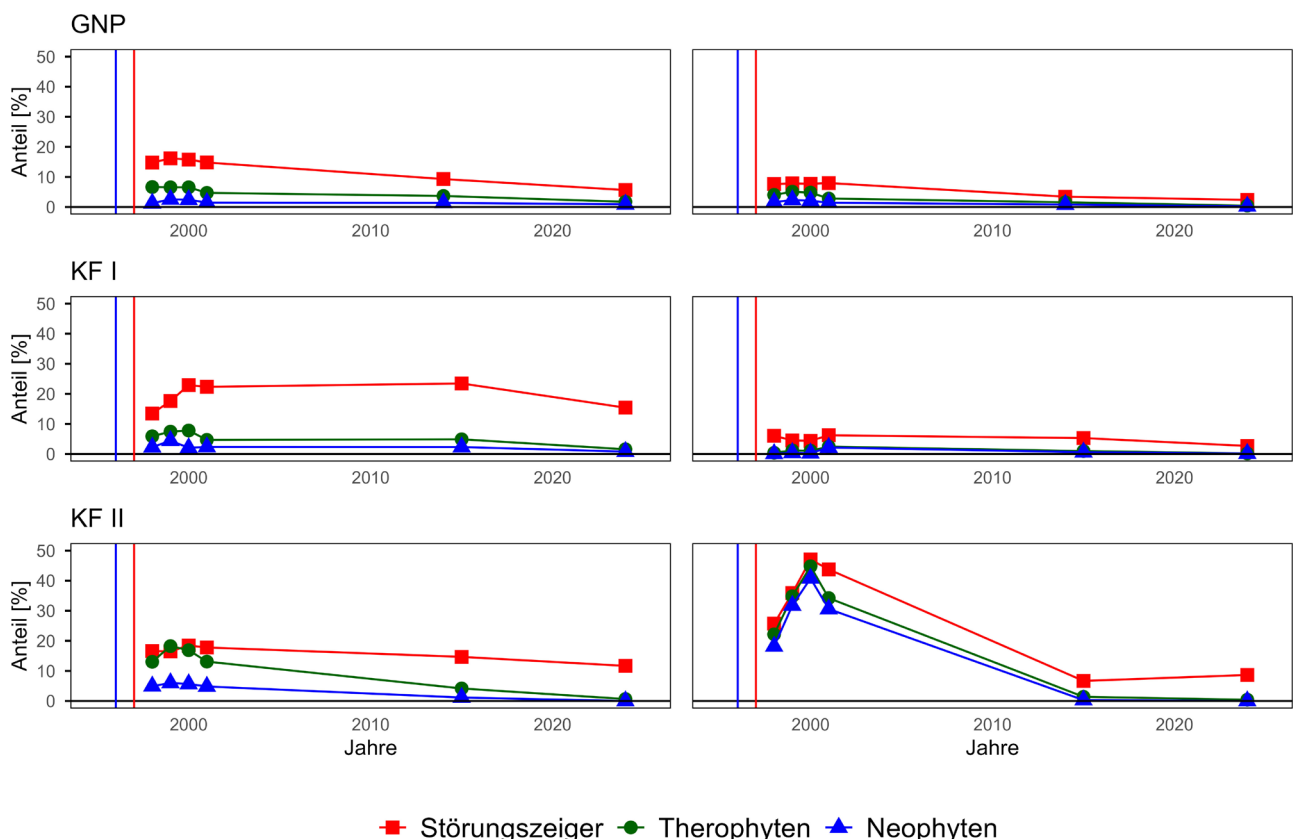


Abb. 5a: Ungewichtete (links) und gewichtete (rechts) prozentuale Anteile an Störungszeigern, Therophyten und Neophyten in der Krautschicht der Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten (GNP, n=37) und den beiden Kernflächen I (KF I, n=48; KF II, n=36) im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024.

Fig. 5a: Unweighted (left) and weighted (right) percentages of disturbance indicators, therophytes and neophytes of the herb layer in the vegetation relevés at the grid points (GNP, n=37) and the two core areas (KF I, n=48; KF II, n=36) in the strict forest nature reserve Hainholz between 1998 and 2024.

niedrigsten und geht bis 2024 dort auf 3 % zurück. Auch an den Gitternetzpunkten liegt ihr Anteil mit 8 % (1998–2001) zu Beginn und mit 2 % (2024) 27 Jahre nach dem Windwurf im vergleichbaren Rahmen. In Kernfläche II dagegen erreicht der Anteil bereits ein Jahr nach dem Windwurf (1998) 26 % und steigt dann bis 2000/01 signifikant auf 45–47 %. Danach sinkt der Anteil an Störungszeigern bis 2024 auf 9 %. Dieser Verlauf ist fast ausschließlich auf das deckungsreiche Vorkommen und die rasche Ausbreitung von *Impatiens parviflora* unmittelbar nach dem Windwurf im Bereich der Kernfläche II zurückzuführen, während die Art in Kernfläche I und an den Gitternetzpunkten nur vereinzelt mit geringen Deckungsgraden vertreten war. *Impatiens parviflora* ist nicht nur ein typischer Störungszeiger im Hordelymo-Fagetum, sondern gleichzeitig als Therophyt und Neophyt für den hohen gewichteten Anteil und die zeitlichen Veränderungen dieser beiden Artengruppen in der Kernfläche II entscheidend. An den Gitternetzpunkten und in Kernfläche I erreichen die Therophyten und Neophyten nie mehr als 10 %-Anteil unmittelbar nach dem Windwurf und spielen ebenso wie die Störungszeiger am Ende des Untersuchungszeitraums mit weniger als 2 %-Anteil keine Rolle mehr an der Zusammensetzung der Krautschicht.

Im Vergleich der drei Störungsintensitäten fällt auf, dass zwar Störungszeiger, Therophyten und Neophyten an den Gitternetzpunkten mit Flächenwurf häufiger und deckungsgradstärker vertreten sind als an denen mit lückigen oder

geschlossenen Beständen, aber auf Grund der großen Streuung kaum signifikante Unterschiede bestehen (Abb. 5b). Typisch ist dagegen für die drei Artengruppen ihr hoher Anteil unmittelbar in den ersten vier Jahren nach dem Sturm und der starke Rückgang bis zum Jahr 2024. Anders als in Kernfläche II spielt auch kein Störungszeiger, Therophyt oder Neophyt wie *Impatiens parviflora* eine so dominierende Rolle an den Gitternetzpunkten, so dass die gewichteten Anteile im zeitlichen Verlauf durchgehend niedriger liegen als die ungewichteten. Viele Vertreter dieser Artengruppen wurden immer nur vereinzelt und mit geringen Deckungsgraden gefunden.

4.6 Gewinner und Verlierer (Anlage A1-A3)

Gewinner in der **Baumschicht** sind die Klimax-Baumarten: *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior* und *Ulmus glabra* konnten bis 2024 die durch den Sturm geschaffenen Lücken über Randbäume wieder schließen oder hatten aus der Naturverjüngung heraus bereits wieder die Baum-schichthöhe von mehr als 5 m erreicht. Eine Besonderheit dokumentiert sich dabei in der Deckungsgradentwicklung von *Fraxinus excelsior*, die seit 2012 im Hainholz sehr stark unter dem Eschentriebsterben litt (KOWALSKI et al. 2010, PAUTASSO et al. 2013). Zunächst starben viele Eschen in der Baumschicht ab, die den Sturm überlebt hatten, d.h. es betraf vor allem Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten, so dass die Esche hier keine signifikanten Unterschiede im Deckungsgrad aufweist und daher als indifferent eingestuft wird. Bis

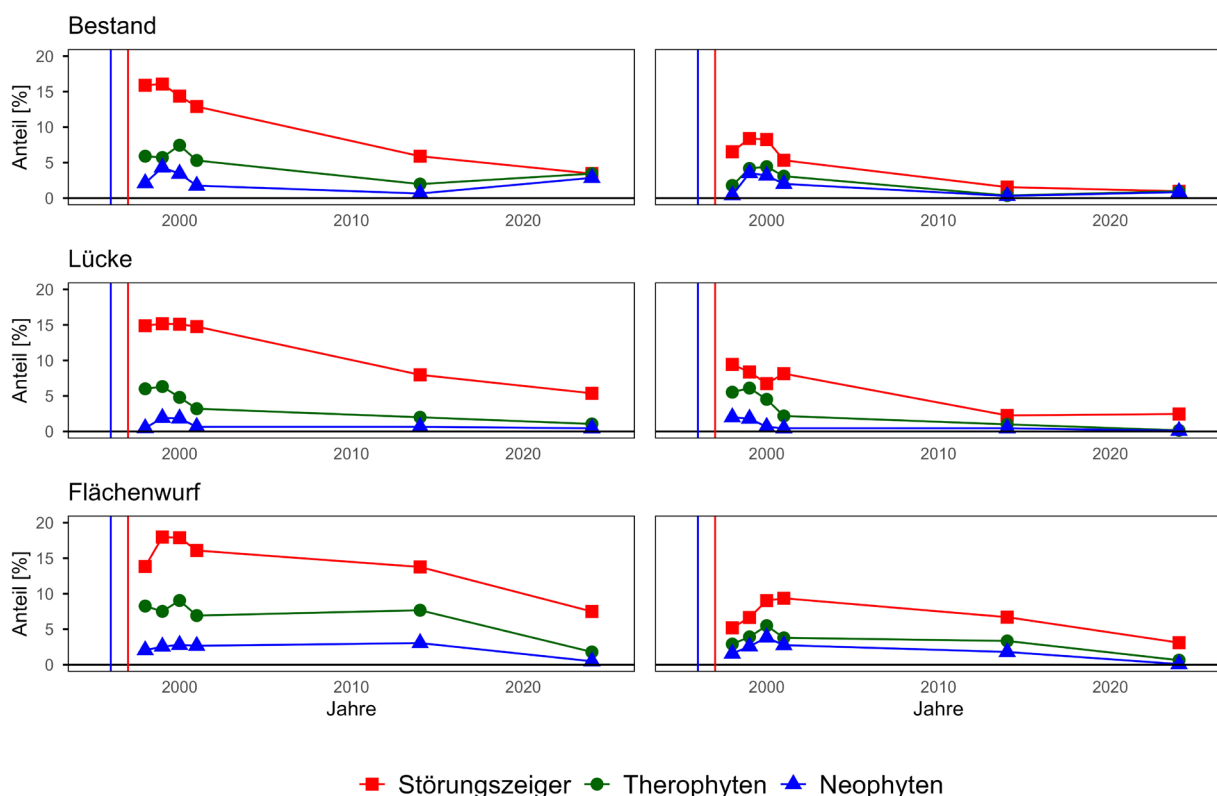


Abb. 5b: Ungewichtete (links) und gewichtete (rechts) prozentuale Anteile an Störungszeigern, Therophyten und Neophyten in der Krautschicht der Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten, getrennt nach den Störungskategorien „Bestand“ (n=7), „Lücke“ (n=19) und „Flächenwurf“ (n=11) im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren zwischen 1998 und 2024.

Fig. 5b: Unweighted (left) and weighted (right) percentages of disturbance indicators, therophytes and neophytes in the herb layer of the vegetation relevés at the grid points, separated according to the disturbance categories „unthrown stand“ (n=7), „gap“ (n=19) and „extensively thrown stand“ (n=11) in the strict forest nature reserve Hainholz between 1998 and 2024.

2024 traf es aber auch auf Eschen zu, die zuvor aus der Naturverjüngung bis in Baumschichthöhe hochgewachsen waren, wie vor allem in den flächig geworfenen Kernflächen I und II. Im Vergleich der drei Aufnahmekollektive erreichten außerdem in der Kernfläche II (A3) noch als Klimax-Baumart *Acer platanoides* und als lichtbedürftige Pionierbaumarten *Betula pendula* und *Salix caprea* vereinzelt, d.h. meist mit geringeren, aber signifikant höheren Deckungsgraden bis 2024 die Baumschichthöhe.

In der **Strauchschicht** sind entsprechend dem Gesamtdeckungsgrad mit einem Maximum 2001 (GNP, KF I) bzw. 2015 (KF II) und einem Rückgang bis 2024 eine geringere Zahl an langfristigen Gewinnern und eine größere Zahl an Verlierern zu finden. Dabei ist in vielen Fällen auf Grund dieses zeitlichen Verlaufs keine deutliche, sondern nur eine tendenzielle Einstufung möglich. So hat sich der Deckungsgrad der schattentoleranten Buche durchgehend in allen drei Aufnahmekollektiven bis 2014/15 erhöht, um dann bis 2024 aber auch wieder abzunehmen, in erster Linie, da jetzt viele Buchen die Baumschichthöhe erreichten. Typische Sträucher wie *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata* und *Prunus spinosa*, die im Wald, aber auch in Offenland wie z.B. Hecken vorkommen, konnten sich vor allem in der offeneren Kernfläche II bis 2024 etablieren, waren aber auch hier häufig bereits wieder abnehmend im Deckungsgrad. Als einzige typische Sträucher des geschlossenen Waldes fanden sich bis 2024 vereinzelt *Daphne mezereum* und *Lonicera xylosteum*. Auf Grund des Eschentriebsterbens war *Fraxinus excelsior* 2024 in der Strauchschicht vieler Aufnahmeflächen verschwunden und lag so in allen drei Aufnahmekollektiven deutlich unter den Deckungsgraden zwischen 1998 und 2001. Als weitere Verlierer in der Strauchschicht konnten *Rubus idaeus*, *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa* identifiziert werden.

Alle Gehölze in der Baum- und Strauchschicht gehören – soweit aufgelistet – zu den Arten, die nach JANDT et al. (2022b) in den letzten hundert Jahren in Deutschland zugenommen haben. Dies gilt auch für *Fraxinus excelsior*, wobei zu berücksichtigen ist, dass der durch das Eschentriebsterben verursachte Rückgang erst vor zwei Jahrzehnten begann und in den meisten der von Jandt et al. (2022b) ausgewerteten Resurvey-Studien noch nicht berücksichtigt ist. Mit *Rubus idaeus* und *Rubus fruticosus* agg. finden sich unter den Strauchigen zwei Taxa, die gleichzeitig als Störungszeiger für Licht (SCHMIDT 2013) und als deutschlandweite Gewinner eingestuft werden. Für *Rubus idaeus* gilt dies im Hainholz nur für die Jahre unmittelbar nach dem Windwurf (1998–2001), bereits 2014/15 nahm die Himbeere stark ab und zählt daher zu den Verlierern.

Stärker noch als für die Strauchschicht verschiebt sich in der Krautschicht entsprechend dem Rückgang im Deckungsgrad und der Artenzahl (Tab. 2a, 3a) das Verhältnis von Gewinnern und Verlierern zugunsten der Verlierer. Unter den Gewinnern in der Krautschicht, die sich vor allem durch ihre Zunahme in der Stetigkeit, weniger im Deckungsgrad definieren, dominieren vor allem viele Gehölze (erstmalig ab 2014/15 auch *Quercus*-Sämlinge mit höheren Anteilen) und Farne (*Athyrium filix-femina*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris carthusiana*), wobei besonders die Farne von den schattigen, luftfeuchten Bedingungen durch den zunehmenden Kronenschluss profitierten. Überraschend gering ist das Vorkommen unter den deutlichen Gewinnern, die von SCHMIDT et al. (2011) als typische Vertreter des geschlossenen Waldes

(1.1) eingestuft wurden: neben *Dryopteris filix-mas* sind hier nur noch *Elymus caninus*, *Epipactis helleborine* und *Sanícula europaea* in KF II zu nennen. In KF II findet sich auch die größte Zahl an Gewinner-Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt sowohl im Wald als auch im Offenland besitzen. Als einzige Rote-Liste-Arten gehören hierzu als tendenzielle Gewinner auch *Epipactis atrorubens* und *Gymnocarpium dryopteris*. Unter den Gewinnern finden sich mit *Agrimonia eupatoria* (deutlich), *Arrhenatherum elatius*, *Carex caryophyllaea*, *Dactylis glomerata*, *Galium album* und *Senecio jacobaea* (tendenziell) aber auch Arten mit Schwerpunkt im Offenland, was den weiterhin weitgehend gehölzfreien Charakter der Felsköpfe mit saumartigen Strukturen in dieser Kernfläche am Bollerkopf deutlich macht. Soweit bei JANDT et al. (2022b) aufgelistet, gehören auch alle im Hainholz als Gewinner eingestuften Arten zu den Arten, die in den letzten 100 Jahren in Deutschland zugenommen haben. Störungszeiger und gleichzeitig tendenzielle Gewinner in der Krautschicht waren in den beiden Kernflächen mit Flächenwurf die Lichtzeiger *Dactylis glomerata*, *Fragaria vesca* und *Rubus fruticosus* agg. sowie *Deschampsia cespitosa* als Indikator für Bodenfeuchte/-verdichtung.

Die umfangreichen Listen mit Verlierer-Arten in der Krautschicht setzen sich aus sehr heterogenen vegetationsökologischen Gruppen zusammen und werden vor allem durch signifikante, starke Rückgänge im Deckungsgrad geprägt. So finden sich Gehölze wie *Fagus sylvatica*, Kräuter wie *Campanula trachelium*, *Galeobdolon montanum*, *Impatiens parviflora* und *Viola reichenbachiana* und Gräser/Grasartige wie *Carex sylvatica*, *Festuca altissima* und *Hordelymus europaeus* als schattentolerante Vertreter des geschlossenen Waldes ebenso unter den Arten mit signifikanten Deckungsgradabnahmen bis 2024 wie auch die typischen Offenlandarten *Arenaria serpyllifolia*, *Chaenorhinum minus* und *Sonchus asper* (nur in der KF II). Erwartungsgemäß ist unter den deutlichen Verlierern ein großer Teil der Arten, die von SCHMIDT (2013) als Störzeiger für das Hordelymo-Fagetum genannt werden: Licht- und/oder Stickstoffzeiger wie *Campanula trachelium*, *Galium aparine*, *Rubus idaeus* und *Taraxacum sect. Ruderalia* und Neophyten wie *Impatiens parviflora*. Auf Grund dieser Vielfalt überrascht es auch nicht, dass es neben den vielen, von JANDT et al. (2022b) deutschlandweit als Verlierer gelisteten Arten (z.B. *Hordelymus europaeus*, *Viola reichenbachiana*) auch eine große Gruppe gibt, die in den letzten 100 Jahren deutlich zugenommen haben (z.B. *Carex sylvatica*, *Festuca altissima*, *Impatiens parviflora*, *Sambucus nigra*). Die jeweils drei Verlierer, die in der Krautschicht der drei Aufnahmekollektive am stärksten im Deckungsgrad bis 2024 im Vergleich unmittelbar nach dem Windwurf abgenommen haben, sind *Convallaria majalis*, *Galeobdolon montanum* und *Mercurialis perennis* in den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten, *Circaea lutetiana*, *Fraxinus excelsior* und *Galeobdolon montanum* in den Aufnahmeflächen der Kernfläche I und *Atropa bella-donna*, *Impatiens parviflora* und *Mycelis muralis* in den Aufnahmeflächen der Kernfläche II.

Zu den drei deckungsstärksten Arten, die im Untersuchungszeitraum nur geringe, nicht signifikante Schwankungen zeigten, gehören in den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten *Acer pseudoplatanus*, *Allium ursinum* und *Arum maculatum*, in Kernfläche I *Allium ursinum*, *Arum maculatum* und *Ficaria verna* und in Kernfläche II *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis polygama* und *Euphorbia amygdaloides*, d.h. vor allem Arten mit einem Schwerpunkt im geschlossenen Wald.

4.7 Interaktion zwischen Vegetation, Standort und Artengruppen im Verlauf der Sukzession (Ordination)

Die Ordination visualisiert die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der Artenzusammensetzungen der Aufnahmeflächen und deren zeitliche Veränderungen im Untersuchungszeitraum. Die Ellipsen verdeutlichen mit ihrer Größe die Streuung und Variabilität der Artenzusammensetzung der Aufnahmeflächen innerhalb der Aufnahmejahre. Die Aufnahmen an den Gitternetzpunkten verteilen sich in ihrer Artenzusammensetzung

in den Aufnahmejahren 1998–2001 sehr ähnlich im Ordinationsraum und verschieben sich in den Aufnahmejahren 2014 und 2024 vor allem entlang der 2. Achse (Abb. 6a). Dabei bleibt die Streuung über den gesamten Zeitraum weitgehend gleich. Signifikant mit der zeitlichen Verschiebung der Artenzusammensetzung korrelieren insbesondere die Zunahme im Deckungsgrad und der Artenzahl der Baumschicht, in geringerem Maße auch die Zunahme der Arten mit Schwerpunkt in geschlossenen Wäldern sowie der Arten, die in Wäldern und im Offenland gleichermaßen auftreten. Entgegengesetzt nahmen im Untersuchungszeitraum die Arten der Waldränder

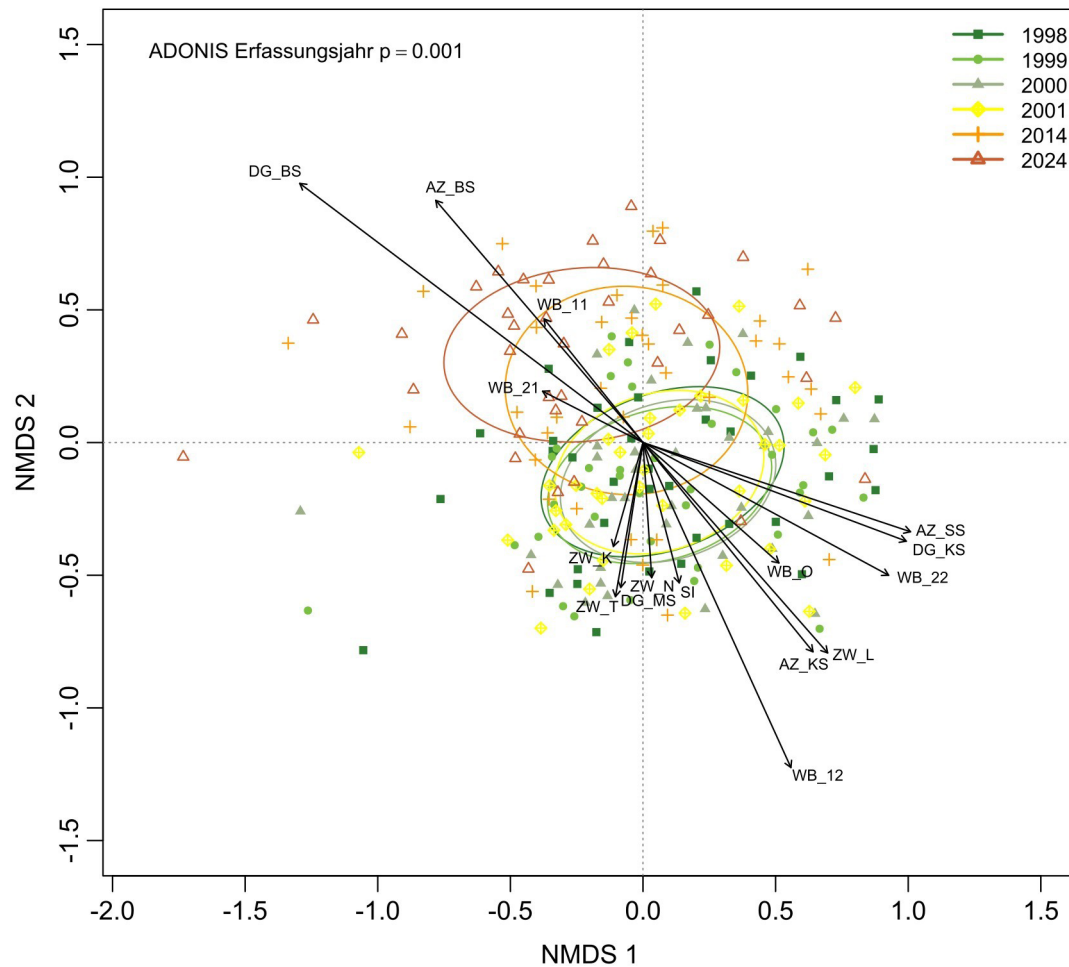


Abb. 6a: Zweidimensionale NMDS-Ordination der Krautschicht-Vegetation von 1998 bis 2024 für die 37 Dauerflächen an den Gitternetzpunkten (vergl. Abb. 1) im Naturwald Hainholz. Die Ellipsen zeigen die gruppenspezifische Streuung ($\pm$ Standardabweichung) um die jeweiligen Zentroiden. Signifikante Variablen (envfit, $p < 0,05$) sind als Vektoren dargestellt. Pfeillänge und -richtung entsprechen der Stärke und Richtung der Korrelation mit der Ordinationsstruktur. Deckungsgrade (DG) und Artenzahlen (AZ): Baumschicht (BS), Strauchschicht (SS), Krautschicht (KS), Moosschicht (MS); Shannon-Index (SI); ELLENBERG-Zeigerwerte (ZW): Licht, Temperatur, Kontinentalität, Nährstoffe; Waldarten-Bindung (WB): Arten der geschlossenen Wälder (11), Arten der Waldränder und Verlichtungen (12), Arten im Wald und Offenland (21), Arten überwiegend im Offenland (22), reine Offenlandarten (O). Der p-Wert der Adonisfunktion gibt die Signifikanz der Plotverteilung in Abhängigkeit der Erfassungsjahre an.

Fig. 6a: Two-dimensional NMDS ordination of the herb layer vegetation from 1998 to 2024 for the 37 permanent plots at the grid points (cf. Fig. 1) in the strict forest nature reserve Hainholz. The ellipses show the group-specific variability ($\pm$ standard deviation) around the respective centroids. Significant variables (envfit, $p < 0.05$) are represented as vectors. Arrow length and direction correspond to the strength and direction of the correlation with the ordination structure. Cover values (DG) and species numbers (AZ): tree layer (BS), shrub layer (SS), herb layer (KS), moss layer (MS); Shannon Index (SI); ELLENBERG indicator values (ZW): Light, Temperature, K(ontinentality, Nutrients; Species bound to forest habitats (WB): species largely restricted to closed forest (11), species preferring forest edges and in clearings (12), species occurring in forests as well as in open land (21), species may occur in forests, but preferring open land (22), species only in open land (O). The p-value of the Adonis function indicates the significance of the plot distribution as a function of the surveyed years.

und Verlichtungen sowie Arten, die überwiegend oder ausschließlich im Offenland vorkommen, deutlich ab. Damit korreliert auch der signifikante Rückgang der mittleren Lichtzeigerwerte, der Artenzahl in der Strauch- und Krautschicht sowie des Deckungsgrads der Krautschicht.

Vergleichbar zweigeteilt wie für die Gitternetzpunkte stellt sich die Vegetationsentwicklung auch für die Kernfläche I dar, wobei eine deutlich schärfere Differenzierung in der Artenzusammensetzung der Aufnahmeflächen unmittelbar

nach dem Windwurf (1998–2000) gegenüber den letzten beiden Aufnahmejahren (2015, 2024) erkennbar ist (Abb. 6b). Dabei korrelieren die verschiedenen Variablen auch weniger stark und gerichtet mit der zeitlichen Entwicklung der Artenzusammensetzung wie bei den Gitternetzpunkten (Abb. 6b).

Im Gegensatz zu den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten und der Kernfläche I visualisiert die Ordination für die Kernfläche II keine Zweiteilung, sondern eine kontinuierliche, starke Veränderung der Vegetationszusammensetzung von

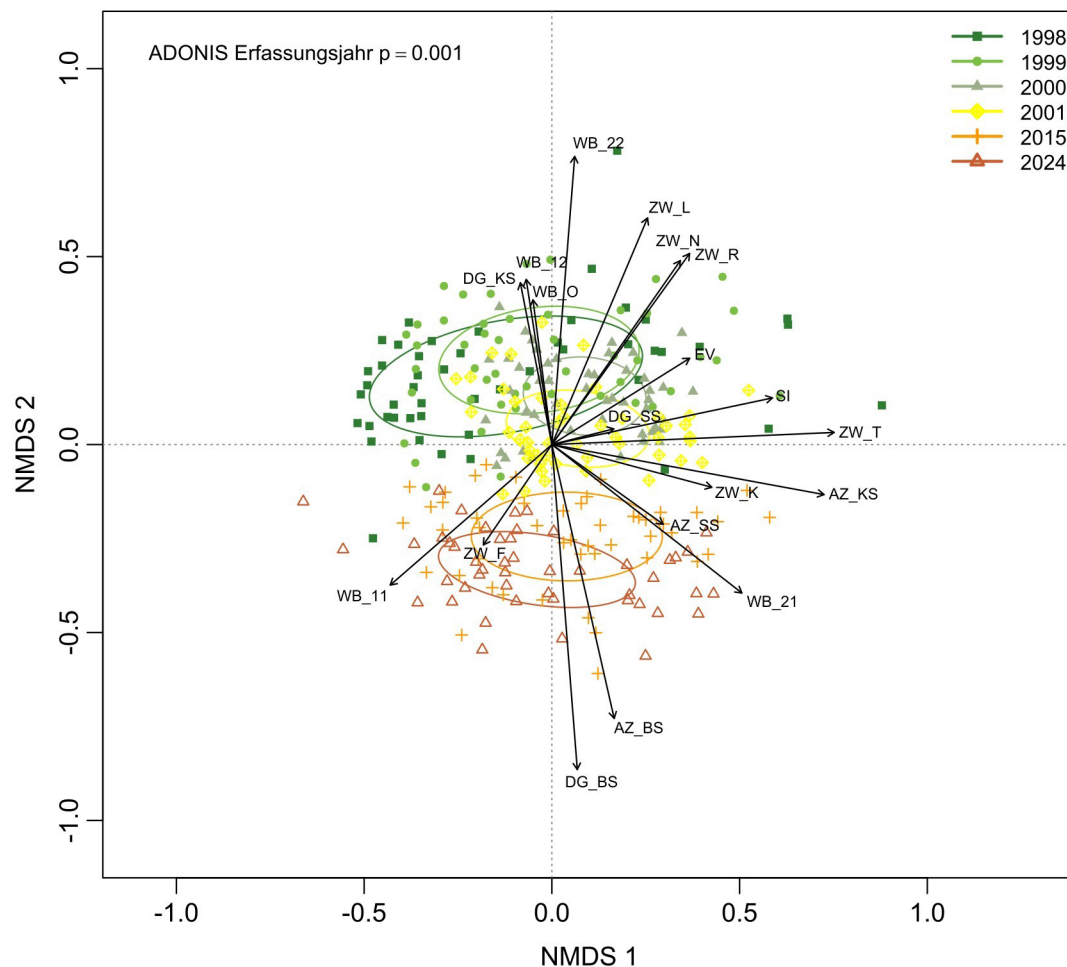


Abb. 6b: Zweidimensionale NMDS-Ordination der Krautschicht-Vegetation über die sechs Aufnahmejahre von 1998 bis 2024 für die 48 Aufnahmeflächen in der Kernfläche I (vergl. Abb. 1) im Naturwald Hainholz. Die Ellipsen zeigen die gruppenspezifische Streuung ($\pm$ Standardabweichung) um die jeweiligen Zentren. Signifikante Variablen (envfit, $p < 0.05$) sind als Vektoren dargestellt. Pfeillänge und -richtung entsprechen der Stärke und Richtung der Korrelation mit der Ordinationsstruktur. Deckungsgrade (DG) und Artenzahlen (AZ): Baumschicht (BS), Strauchschicht (SS), Krautschicht (KS); Shannon-Index (SI), Evenness (EV); ELLENBERG-Zeigerwerte (ZW): Licht, Temperatur, Kontinentalität, Feuchte, Reaktion, Nährstoffe; Waldarten-Bindung (WB): Arten der geschlossenen Wälder (11), Arten der Waldränder und Verlichtungen (12), Arten im Wald und Offenland (21), Arten überwiegend im Offenland (22), reine Offenlandarten (O). Der p-Wert der Adonisfunktion gibt die Signifikanz der Plotverteilung in Abhängigkeit der Erfassungsjahre an.

Fig. 6b: Two-dimensional NMDS ordination of the herb layer vegetation from 1998 to 2024 for the 48 permanent plots of the core area I (cf. Fig. 1) in the strict forest nature reserve Hainholz. The ellipses show the group-specific variability ($\pm$ standard deviation) around the respective centroids. Significant variables (envfit, $p < 0.05$) are represented as vectors. Arrow length and direction correspond to the strength and direction of the correlation with the ordination structure. Cover values (DG) and species numbers (AZ): tree layer (BS), shrub layer (SS), herb layer (KS), moss layer (MS); Shannon Index (SI); ELLENBERG indicator values (ZW): Light, Temperature, K(ontinentality, N)utrients; Species bound to forest habitats (WB): species largely restricted to closed forest (11), species preferring forest edges and in clearings (12), species occurring in forests as well as in open land (21), species may occur in forests, but preferring open land (22), species only in open land (O). The p-value of the Adonis function indicates the significance of the plot distribution as a function of the surveyed years.

Aufnahmejahr zu Aufnahmejahr (Abb. 6c). Entscheidend für diese Differenzierung sind die kontinuierliche Zunahme des Deckungsgrades und der Artenzahl in der Baum- und Strauchschicht, verbunden mit einem entsprechenden Rückgang der Waldrand- und Verlichtungsarten sowie des Offenlandes bei gleichzeitiger Zunahme der Arten mit Schwerpunkt im geschlossenen Wald.

Dementsprechend nimmt der mittlere Lichtzeigerwert stark ab. Auffällig ist in Kernfläche II auch die deutliche Abnahme der mittleren Nährstoffzeigerwerte mit fortschreitender

Sukzession. Die Ellipsengrößen zeigen dabei, dass die Artenzusammensetzung der Aufnahmeflächen unmittelbar nach dem Windwurf (1998) sehr heterogen war, 3–4 Jahre nach dem Sturm (2000–2001) deutlich homogener wurde, um dann in den späteren Aufnahmejahren (2015, 2024) wieder etwas stärker zu variieren. Dieser Streuungsverlauf zeigt sich ähnlich auch für die Kernfläche I, wobei hier die Unterschiede zwischen den Ellipsengrößen geringer ausfallen. Im Gegensatz dazu variiert bei den Aufnahmeflächen der Gitternetzpunkte die Variabilität bzw. die Streuung der Aufnahmeflächen kaum.

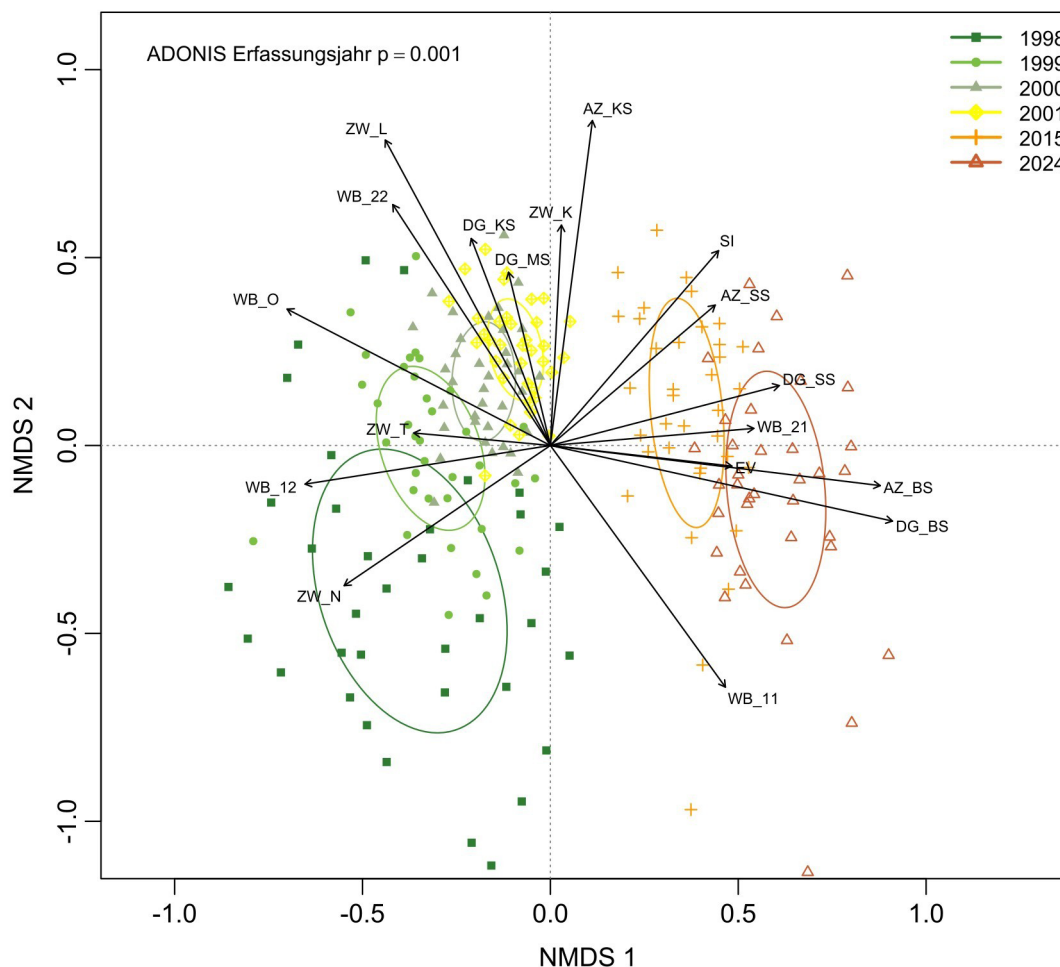


Abb. 6c: NMDS-Ordination der Artenzusammensetzung in der Krautschicht über die sechs Aufnahmejahre von 1998 bis 2024 für die 36 Aufnahmeflächen in der Kernfläche II (vergl. Abb. 1) im Naturwald Hainholz. Die Ellipsen zeigen die gruppenspezifische Streuung ($\pm$ Standardabweichung) um die jeweiligen Zentroiden. Signifikante Variablen (envfit, $p < 0,05$) sind als Vektoren dargestellt. Pfeillänge und -richtung entsprechen der Stärke und Richtung der Korrelation mit der Ordinationsstruktur. Deckungsgrade (DG) und Artenzahlen (AZ): Baumschicht (BS), Strauchschicht (SS), Krautschicht (KS); Shannon-Index (SI), Evenness (EV); ELLENBERG-Zeigerwerte (ZW): Licht, Temperatur, Kontinentalität, Nährstoffe; Waldarten-Bindung (WB): Arten der geschlossenen Wälder (11), Arten der Waldränder und Verlichtungen (12), Arten im Wald und Offenland (21), Arten überwiegend im Offenland (22), reine Offenlandarten (O). Der p-Wert der Adonisfunktion gibt die Signifikanz der Plotverteilung in Abhängigkeit der Erfassungsjahre an.

Fig. 6c: Two-dimensional NMDS ordination of the herb layer vegetation from 1998 to 2024 for the 36 permanent plots of the core area II (cf. Fig. 1) in the strict forest nature reserve Hainholz. The ellipses show the group-specific variability ($\pm$ standard deviation) around the respective centroids. Significant variables (envfit, $p < 0.05$) are represented as vectors. Arrow length and direction correspond to the strength and direction of the correlation with the ordination structure. Cover values (DG) and species numbers (AZ): tree layer (BS), shrub layer (SS), herb layer (KS), moss layer (MS); Shannon Index (SI); ELLENBERG indicator values (ZW): Light, Temperature, K(ontinentality, N(utrients); Species bound to forest habitats (WB): species largely restricted to closed forest (11), species preferring forest edges and in clearings (12), species occurring in forests as well as in open land (21), species may occur in forests, but preferring open land (22), species only in open land (O). The p-value of the Adonis function indicates the significance of the plot distribution as a function of the surveyed years.

5 Diskussion

Die Vegetationsentwicklung im Naturwald Hainholz mit seinen vielfältigen Standortbedingungen wird durch zwei zeitgleiche Ereignisse geprägt: die Aufgabe der forstlichen Nutzung 1996 und dem Windwurf 1997. Während die Aufgabe der forstlichen Nutzung eine Reduktion von meist kleinflächigen Störungen bedeutet, geht ein großflächiger Windwurf meist weit über das übliche Maß von forstlichen Eingriffen hinaus. Diese gegenläufigen Voraussetzungen gilt es zu berücksichtigen, wenn die vorliegenden Ergebnisse aus dem Naturwald Hainholz diskutiert und mit Angaben aus der Literatur verglichen werden sollen. Die Vergleiche konzentrieren sich dabei auf die Dynamik von Buchenwäldern auf nährstoffreichen, basenreichen Standorten, die wie das Hainholz pflanzensoziologisch überwiegend dem Hordelymo-Fagetum (z. T. auch Galio-Fagetum oder Carici-Fagetum) zugeordnet werden können. Auf die inzwischen sehr zahlreichen Untersuchungen aus bodensauren, artenarmen Buchenwäldern (Luzulo-Fagetum), z. T. auch Fichtenwäldern, die nach Borkenkäfer-Kalamitäten, Dürre und Windwurf – auch als Folge des Klimawandels – einer ungestörten Sukzession überlassen wurden, wird nur in Einzelfällen eingegangen. Langzeituntersuchungen, die die Vegetationsentwicklung nach Störungen über mehr als 25 Jahre dokumentieren, sind dabei in Mitteleuropa sehr selten. Die Abnahme der Gefäßpflanzendiversität in der Krautschicht von buchen-dominierten Wäldern auf kalk(basen)reichen Standorten (Carici-Fagetum, Hordelymo-Fagetum) nach Aufgabe der forstlichen Nutzung ist in zahlreichen Studien belegt (FISCHER et al. 2009, HEINRICHS et al. 2014, 2023; MÖLDER et al. 2014, SCHMIDT & HEINRICHS 2017). Im Hainholz trifft dies nicht für den Aufnahmezeitraum unmittelbar nach dem Windwurf zu, sondern erst nach mehr als einem Jahrzehnt ungestörter Sukzession. Dies gilt auch für die als „Bestand“ eingestuftten Flächen, bei denen das Kronendach zwar über den Aufnahmeflächen weitgehend geschlossen blieb, die aber durch benachbarte Windwurfflächen viel Seitenlicht erhielten. Nach großflächigen Störungen ist die Initialphase durch eine starke Zunahme der Gefäßpflanzendiversität geprägt, indem die mehrjährige Samenbank von Schlagflur- und Ruderalarten, aber auch von einjährigen Arten des geschlossenen Waldes wie *Impatiens parviflora* durch Bodenverwundung bei hoher Licht- und Nährstoffverfügbarkeit aktiviert wird (FISCHER 1987, WILMANN et al. 1998, MAYER et al. 2004, EBRECHT & SCHMIDT 2008, HEINRICHS et al. 2012, 2017; MEYER et al. 2021, SCHMIDT & HEINRICHS 2024). Dies spielt in Wäldern, die bereits länger nicht bewirtschaftet werden, eine geringere Rolle als in Wäldern, die wie das Hainholz noch unmittelbar vor dem Windwurf forstlich genutzt wurden (APFFELSTAEDT & BERNHARDT 1996, HEINRICHS et al. 2017). Offene Windwurfflächen sind zudem sehr empfänglich für den Sameneintrag durch windverbreitete, lichtbedürftige Arten wie *Epilobium angustifolium* oder *Senecio ovatus* (SCHMIDT & HEINRICHS 2024). Dies trifft insbesondere für die Kernfläche II zu, die unmittelbar nach dem Windwurf 1998 nur eine sehr gering deckende Krautschicht aufwies, deren Lücken aber in den nachfolgenden Jahren sehr rasch geschlossen wurden, vor allem durch die kurzfristige Ausbreitung von *Impatiens parviflora*.

Nach den zahlreichen Langzeit-Studien von bodensauren, nicht-bewirtschafteten Wäldern (u. a. FISCHER & FISCHER 2009, HEINRICHS et al. 2012, HEINRICHS et al. 2017) tritt dort 20–30 Jahre nach dem Windwurf ein deutlicher Artenverlust ein. Dies gilt auch für das Hainholz.

Ursache ist die rasche Entwicklung der Gehölze aus einer Naturverjüngung, in der bereits vor dem Sturm in der Krautschicht Schattbaumarten (*Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*) dominierten (CONRAD 1997, SCHMIDT 2002, KOMPA & SCHMIDT 2005, 2006; BRUELHEIDE & LUGINBÜHL 2009). Zwar litt die anfangs vorherrschende Esche seit 2012 sehr stark unter dem Eschentriebsterben (KOWALSKI et al. 2010, PAUTASSO et al. 2013), gleichzeitig konnten sich die darunter befindlichen Buchen besser entwickeln. Schon 2014 gab es für weite Teile im Hainholz wieder ein fast geschlossenes Kronendach mit dem entsprechenden Licht- und Mikroklima am Waldboden, so dass die Ökosystemeigenschaften und -funktionen des Waldes wie vor dem Sturm heute weitgehend wieder hergestellt sind.

Die signifikante Abnahme der mittleren Lichtzeiger-Werte der Krautschicht zeigt, dass sich hierbei die Reduzierung der Lichtverfügbarkeit am Waldboden durch einen hohen Buchen-Anteil am deutlichsten auswirkte (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Hinweise auf einen windwurf-bedingten Baumartenwechsel ohne die Buche, der dem Mosaik-Zyklus-Konzept von REMMERT (1987, 1991) entspricht, fehlen im Hainholz (SCHMIDT 1998, KOMPA & SCHMIDT 2005, 2006). So spielten Lichtbaumarten wie *Betula pendula* oder *Salix caprea* auch auf den flächig geworfenen Kernflächen in der Sukzession eine überraschend geringe Rolle. Nur in der Kernfläche II mit einer offenen, deckungsgradarmen Waldbodenvegetation unmittelbar nach dem Windwurf konnten sich wenige Exemplare erfolgreich etablieren und bis 2024 auch die Baumschichthöhe erreichen. Entsprechendes gilt auch für die Eichen (*Quercus petraea*, *Q. robur*), die trotz des Vorhandenseins von Mutterbäumen und Sämlingen in der Krautschicht es im Hainholz nicht geschafft haben, sich langfristig wieder zu etablieren. Dies bestätigt die Ergebnisse anderer Untersuchungen in unbewirtschafteten Wäldern, die ebenfalls nach starken Störereignissen eine rasche Regeneration der Buche beschreiben, ohne dass Pionierbaumarten oder die Eichen stärker beteiligt sind (KNAPP & JESCHKE 1991, HEINRICHS et al. 2012, HEINRICHS & SCHMIDT 2013, MEYER et al. 2021, BLASCHKE et al. 2026). Gezäunte Flächen, die den Einfluss des Rehwildverbisses auf die Verjüngung aufzeigen könnten, fehlen im Hainholz. Eichen werden ebenso wie *Carpinus betulus*, *Acer pseudoplatanus*, *Prunus avium*, *Salix caprea* und *Sorbus aucuparia* als verbißempfindlicher im Vergleich zur Buche eingestuft. Aber auch bei Schalenwildausschluss und großflächigen Störungen sind auf basenreichen Standorten Eichen der Buche, aber auch schattentoleranten Edellaubbäumen wie *Acer pseudoplatanus* und *Ulmus glabra* schon frühzeitig unterlegen (GILL 2006, AMMER & VOR 2013, SCHMIDT & HEINRICHS 2012, HEINRICHS & SCHMIDT 2013, BLASCHKE et al. 2026).

Neben dem Lichtmangel als Ursache für den Rückgang und das Verschwinden besonders der Schlagflur- und Ruderalarten (Offenlandarten) spielt auch eine wiederkehrende Bodenstörung eine wichtige Rolle beim Rückgang der Artenvielfalt in der Krautschicht nach dem Windwurf. Dies trifft besonders auf *Impatiens parviflora* zu, die in bewirtschafteten Buchenwäldern mit Rückegassen und Bodenverwundungen durch die Holzernte immer wieder aus einer reichen Samenbank heraus zur Keimung aktiviert wird (TREPL 1983, SCHMITZ 1999, EBRECHT & SCHMIDT 2008). Fehlt diese Störung des Bodens und entfällt auch die mit der Bewirtschaftung verbundene Auflichtung des Kronendaches, so verschwindet *I. parviflora* wieder rasch (SCHMIDT 2012, HEINRICHS et

al. 2023, SCHMIDT & HEINRICHS 2024). Im Hainholz waren diese Bedingungen für *I. parviflora* vor allem in der Kernfläche II unmittelbar nach dem Sturm (1998–2001) gegeben: ohne eine deckungsgradreiche Konkurrenzvegetation, mit viel offenem Boden um die zahlreichen Wurzelteller und einem hohen Lichtangebot nach dem Windwurf konnte sich *I. parviflora* hier trotz des relativ trockenen Standortes zunächst rasch ausbreiten, war aber bereits 2014 auf Grund des Lichtmangels und fehlender Bodenstörung wieder fast vollständig verschwunden. Im Gegensatz dazu spielte *I. parviflora* in der Kernfläche I keine Rolle: der durchgehend hohe Deckungsgrad von *Allium ursinum* verhinderte offensichtlich die stärkere Ausbreitung des Therophyten.

Für die hohe Resilienz der Waldvegetation im Hainholz stehen die Schattbaumarten, insbesondere die Buche. Daneben finden sich als weitere wichtige Komponente für die Ökosystemstabilität im Hainholz aber auch Arten, die nach der Störung keine signifikanten Veränderungen aufweisen, d. h. sich resistent verhalten. Hierzu gehört vor allem *Allium ursinum*, der zwar als Krautschichtart mit Schwerpunkt im geschlossenen Wald eingestuft ist (SCHMIDT et al. 2011), als Frühjahrsgeophyt aber besonders die Lichtphase vor dem Laubaustrieb nutzt – ebenso wie z. B. auch *Arum maculatum* und *Ficaria verna*, die im Hainholz ebenfalls ein indifferentes Verhalten nach der Störung zeigten. Nach JANDT et al. (2022b) zählt *Allium ursinum* zu den Arten, die deutschlandweit in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen haben. Dies belegen auch viele Einzelstudien aus Waldgebieten Mitteleuropas mit entsprechenden Standortbedingungen wie im Hainholz (u. a. AHRNS & HOFMANN 1998, BÖHLING 2003, 2007, 2008; HEINRICHS et al. 2012, 2023; BECKER et al. 2017). *A. ursinum* erreicht im Hainholz nicht nur hohe Deckungsgrade, sondern zeigt trotz der Störung sowohl in der Stetigkeit als auch im Deckungsgrad eine auffallende Konstanz. Dies entspricht auch den Ergebnissen von HEINRICHS et al. (2012) von der ebenfalls unbewirtschafteten Naturwaldzelle „Ochsenberg“ im Eggegebirge, wo es nach einem Eisbruch zu erheblichen Auflichtungen kam. Allein die beiden Frühjahrsgeophyten *Allium ursinum* und *Cardamine bulbifera* wiesen über die 20jährige Beobachtungszeit nach der Störung konstante Deckungsgrade auf. Im Schonwald „Hohes Reisach“ (Schwäbische Alb) konnte sich *A. ursinum* nach Sturmschäden und Femeltrieb sogar ausbreiten, da die Buche in dem ehemals artenreichen Eichen-Hainbuchen-Mittelwald die Lücken rasch schloss (BÖHLING 2007). Im Gegensatz dazu nahm im Göttinger Kalkbuchenwald in Lochhieben von 30 m Durchmesser der Deckungsgrad von *A. ursinum* vom geschlossenen Bestand über den Trauf bis zur voll besonnten Mitte unmittelbar nach der Auflichtung sofort deutlich ab (SCHMIDT 1997). Auch im Northeimer Wald stellten STEGMANN & SCHMIDT (2005) nach Wiederaufnahme der Mittelwaldwirtschaft einen starken Rückgang von *A. ursinum* fest und führten dies auf die abrupte Änderung des Mikroklimas durch die Auflichtungen zurück. Im Hainholz nahm es aber auch bis 2024 weder auf den Aufnahmeflächen an den Gitternetzpunkten noch in der Kernfläche I mit den für *A. ursinum* optimalen Nährstoffreichen, im Frühjahr gut mit Wasser versorgten Dolomit-Standorten deutlich ab oder zu. Möglicherweise spielen hier wie in der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (HEINRICHS et al. 2012) und im Schonwald „Hohes Reisach“ (BÖHLING 2007) zwei gegenläufige Prozesse eine Rolle: Während in ungestörten Laubwäldern mit einem durchgehend hohen Deckungsgrad der Baumschicht aufgrund des Klimawandels sich die Vegetationszeit für *A. ursinum* vor

dem Austrieb der Bäume verlängert und mit einer Zunahme im Deckungsgrad und einer höheren Blühintensität reagiert (DIERSCHKE 2013, DIERSCHKE & GOEDECKE 2021, HEINRICHS et al. 2018, 2023; DIERSCHKE & BECKER 2020), nahm der Gesamtdeckungsgrad der Strauch- und Baumschicht nach den Störungen durch Windwurf und Eisbruch rasch stark zu und reduzierte somit den Lichtgewinn wieder. Die geringen Veränderungen in den Feuchte- und Temperatur-Zeigerwerten sind gleichzeitig ein Indiz dafür, dass es im Hainholz keine so abrupte Veränderung im Mikroklima und Wasserhaushalt gegeben hat, um die Entwicklung von *A. ursinum* als stark hygromorphen Frühjahrsgeophyten wie bei den o.g. Auflichtungsexperimenten auf flachgründigeren Kalkstandorten stärker zu hemmen.

Inwieweit atmosphärische Stickstoffdepositionen, die als weiterer Treiber für den Erfolg von *A. ursinum* angenommen werden (BÖHLING 2008, SCHMIDT 2009, BECKER et al. 2017), oder auch die mit der Zersetzung der Windwurfbiomasse freigesetzten Mineralstickstoffmengen im Hainholz von Bedeutung sind, muss offenbleiben. Die Veränderungen in den mittleren Stickstoffzeigerwerten zeigen keine eindeutige Tendenz, da auch hier gegenläufige Prozesse im Spiel sein können, indem das vermehrte Stickstoffangebot aus Einträgen und Mineralisierung sowohl ausgewaschen als auch zunehmend im aufwachsenden Gehölzbestand akkumuliert werden kann (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, BARTSCH et al. 2020). Auch die klimarelevanten Zeigerwerte für die Temperatur und Kontinentalität zeigen, dass sich der Klimawandel bisher auf die Vegetationsveränderungen nach dem Windwurf von 1997 bis 2024 kaum auf die Vegetation ausgewirkt hat, da die Änderungen beim Makroklima mit milderen Wintern und trockeneren Sommern – wie zuletzt 2018 und 2022 – auf Grund des zunehmenden Kronenschlusses im Verlauf der Sukzession durch ein zunehmend günstigeres Mikroklima am Waldboden stark abgepuffert wurden (HUWER & WITTIG 2012, DE FRENNE et al. 2013, 2019; JANTSCH et al. 2013, ZELLWEGER et al. 2019).

In den Vegetationsaufnahmen fand sich die höchste Artendiversität für die Strauch- und Krautschicht in den ersten vier Jahren nach dem Windwurf und ging danach bereits wieder deutlich zurück. Im Vergleich der Störungsintensitäten wurde die höchste α -Diversität durchgehend an den flächig geworfenen Aufnahmeflächen notiert, allerdings ohne signifikante Unterschiede zu den gering oder nur lückig gestörten Beständen. Insofern unterstützen diese Ergebnisse weniger als der floristische Vergleich der Rasterfelder im Hainholz (SCHMIDT & LORENZ 2025) die „intermediate disturbance theory“ von CONNELL (1978), nach der bei mittlerer Störungsintensität bzw. in einer mittleren Phase nach dem Eintritt der Störung die höchste Artendiversität festzustellen ist. Anders verhält sich die Baumschicht: die höchsten Artenzahlen wurden durchgehend erst 2014/15 bzw. 2024 erreicht. Im Vergleich der Störungsintensitäten waren im ersten Jahr nach dem Windwurf die Bestände noch am artenreichsten, danach die lückig geworfenen Bestände, bevor ab 2014 die flächig geworfenen Aufnahmeflächen die meisten Arten in der Baumschicht aufwiesen. Für diese Unterschiede zwischen den Arten der Baumschicht und der Bodenvegetation im zeitlichen Verlauf der Diversität dürften Unterschiede in der Ressourcennutzung (vor allem Licht) und der damit verbundenen Konkurrenzeffekte, aber auch die Vorgeschichte der Bestände, der vorhandene Diasporenpool sowie die edaphischen und klimatischen Standortsfaktoren entscheidend

sein (CONNELL & SLAYTER 1977, WHITE & JENTSCH 2001, MEYER et al. 2021, HEINRICHS et al. 2023, SCHMIDT & HEINRICHS 2024, SCHMIDT & LORENZ 2025). Gerade der Vergleich der beiden Kernflächen im Hainholz zeigt deutlich, wie bei vergleichbarer Störungsintensität (Flächenwurf), aber unterschiedlichen Standortsbedingungen sich auch die Vegetationsstruktur und Artendynamik im Verlauf der Sukzession nach der Störung sehr unterschiedlich entwickelt haben. Auf den frischen, nährstoffreichen Böden der Kernfläche I war die Resistenz der Vegetation viel ausgeprägter und die Resilienz viel rascher gegeben als auf den trockeneren, kleinflächig sehr heterogenen Standorten der Kernfläche II, die sich dafür durch einen höheren Artenreichtum und -wechsel auszeichnete.

6 Folgerungen für Waldbau und Naturschutz

Die forstliche Nutzung sorgt im Wirtschaftswald für Störereignisse, so dass hier nicht nur Licht- und Halblichtpflanzen, sondern auch typische Störungszeiger konkurrenzfähig bleiben (SCHMIDT et al. 2018, MIDOLO et al. 2022). Die an Arten unterschiedlicher Strategietypen und funktioneller Eigenschaften erweiterte Palette gilt auch für Buchenwälder, bei denen wie im Hainholz früher der Mittelwald und danach auch der Kahlschlag oder Großschirmschlag mit ihren intensiven Störungen vorherrschend waren (SCHÖNFELDER 1978, BARTSCH & RÖHRIG 2009, BARTSCH et al. 2020, VOLLMUTH 2021). Mit der Einstellung der forstlichen Nutzung geht die Vielfalt der Gefäßpflanzenflora und -vegetation zurück, die Naturnähe nimmt dagegen zu (SCHMIDT 2012, SCHMIDT & HEINRICHS 2024). Dieser Diversitätsverlust trat im Hainholz zunächst nicht ein, da die Einstellung der Bewirtschaftung und der großflächige Windwurf nahezu zeitgleich erfolgten. Die sich rasch entwickelnde Gehölzverjüngung mit der Reduzierung des Lichtangebots sorgte aber dafür, dass bereits zwei Jahrzehnte nach dem Störungsereignis und der Einstellung der forstlichen Nutzung sehr viel mehr Gefäßpflanzenarten an Stetigkeit und Deckungsgrad verloren als zugenommen haben. Unter den Verlierern finden sich auch viele Arten, die von JANDT et al. (2022b) deutschlandweit in den letzten 100 Jahren als Gewinner identifiziert wurden. Dabei handelt es sich in der Krautschicht um konkurrenzkräftige Licht- und/oder Stickstoffzeiger mit einem großen Verbreitungsareal, die auch in einem europaweiten Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus Wäldern in den letzten Jahrzehnten zugenommen haben (STAUDE et al. 2020, SANCZUK et al. 2024).

Unabhängig von der Störungsintensität und den Standortverhältnissen werden die Ökosystemprozesse 27 Jahre nach dem Windwurf im Hainholz durch die typischen Haupt- und Nebenbaumarten der Klimaxvegetation bestimmt. Insbesondere die Buche dominiert heute wieder in der Baumschicht und prägt mit ihren ökologischen Eigenschaften damit auch die Bedingungen am Waldboden. Darin zeigt sich eine hohe Resilienz des Waldes auch nach großflächigen Störungen bei unterschiedlichen Standortsbedingungen. Pionier- und Lichtbaumarten spielten dagegen im Verlauf der Sukzession keine Rolle. Möchte man diese zusammen mit einer möglichst hohen Vielfalt in der Waldvegetation erhalten, bedarf es aktiver forstlicher Maßnahmen. Erst mit einem breiten Spektrum an unterschiedlichen Waldbewirtschaftungsformen, welches von Tabuflächen mit natürlicher Entwicklung und auch nach großflächigen Störungen über Flächen mit naturnaher Waldbewirtschaftung bis hin zu der Reaktivierung der Mittel- und

Niederwaldwirtschaft mit ihren massiven Eingriffen in kurzen Zeiträumen reicht, lässt sich dieses Ziel in der mitteleuropäischen (Wald-)Kulturlandschaft erreichen (WOHLGEMUTH et al. 2002, BÖHLING 2007, WALENTOWSKI et al. 2010, WALENTOWSKI 2011, BOCH et al. 2013, SCHULZE et al. 2016, AMMER et al. 2017, ZOLLNER et al. 2019, LEIDINGER et al. 2020, SCHALL et al. 2020, LUICK et al. 2021, HEINRICHS et al. 2023, SCHMIDT & HEINRICHS 2024, SCHMIDT & LORENZ 2025, BLASCHKE et al. 2026).

Danksagung

Stefan Michel und Thomas Kompa führten die Vegetationsaufnahmen unmittelbar nach dem Windwurf (1998–2001) durch. Peter Meyer und Marcus Schmidt (Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt Göttingen) unterstützten die Untersuchungen im Gelände und stellten Daten zum Naturwald Hainholz zur Verfügung. Zwei anonyme Gutachter trugen mit ihren Hinweisen und Empfehlungen wesentlich zu einer Verbesserung des Manuskripts bei. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

Literatur

- AHRNS, C., HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenzwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet Hainich im Intervall 1963–1995. – *Hercynia* **31**: 33–64.
- AMMER, C., SCHALL, P., GOSSNER, M.M., HEINRICHS, S., BOCH, S., PRATI, D., JUNG, K., BAUMGARTNER, V., BLASER, S., BÖHM, S., BUSCOT, F., DANIEL, R., GOLDMANN, K., KAISER, K., KAHL, T., LANGE, M., MÜLLER, J., OVERMANN, J., RENNER, S.C., SCHULZE, E.-D., SIKORSKI, J., TSCHAPKA, M., TÜRKE, M., WEISSER, W.W., FISCHER, M. (2017): Waldbewirtschaftung und Biodiversität: Vielfalt ist gefragt! – *AFZ-DerWald* **72/17**: 20–25.
- AMMER, C., VOR, T. (2013): Verlust von Mischbaumarten durch Wildverbiss in Buchenwäldern. – *AFZ-DerWald* **68/1**: 9–11.
- APFELSTAEDT, F., BERNHARDT, K.-G. (1996): Vegetations- und populationsbiologische Untersuchungen zur Dynamik von Naturwaldzellen und Windwurfflächen in Nordrhein-Westfalen. – *Tuexenia* **16**: 43–64.
- BARTSCH, N., RÖHRIG, E. (2009): Management options for European beech forests in relation to changes in C- and N-status as described by the three study sites. – In: BRUMME, R., KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. *Ecol. Studies* **208**: 425–456. Springer, Berlin, Heidelberg. (doi.org/10.1007/B82392_23).
- BARTSCH, N., VON LÜPKE, B., RÖHRIG, E. (2020): Waldbau auf ökologischer Grundlage. 8. Aufl., 676 S.
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B., WALKER, S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. – *J. Statistic. Software* **67**: 1–48.
- BECKER, T., SPANKA, J., SCHRÖDER, L., LEUSCHNER, C. (2017): Forty years of vegetation change in former coppice-withstandards woodlands as a result of management change and N deposition. – *Appl. Veg. Sci.* **20**: 304–313. (doi.org/10.1111/avsc.12282).
- BERND, T., SCHLICHT, R., SCHLIMME, H., VLADI, F. (1994): Errichtung und Sicherung schutzwürdiger Teile von Natur und Landschaft mit gesamtstaatlicher repräsentativer Bedeutung. – Projekt: Gipskarstlandschaft Hainholz; Niedersachsen. – *Natur u. Landschaft* **69**: 337–342.

- BLASCHKE, M., STRIPEIN, K., MÖLDER, A., SCHMIDT, M., WEVELL VON KRÜGER, A., MEYER, P. (2026): Long-term development of light-demanding tree species in unmanaged forests. – *Waldökologie, Landschaftsforschung, Naturschutz* **24**: 61-84.
- BOCH, S., PRATI, D., MÜLLER, J., SOCHER, S., BAUMBACH, H., BUSCOT, F., GOCKEL, S., HEMP, A., HESSENMÖLLER, D., KALKO, E.K.V., LINSENMAIR, E., PFEIFFER, S., POMMER, U., SCHÖNING, I., SCHULZE, E.-D., SEILWINDER, C., WEISSER, W.W., WELLS, K., FISCHER, M. (2013): High plant species richness indicates management-related disturbances rather than the conservation status of forests. – *Bas. Appl. Ecol.* **14**: 496-505. (doi.org/10.1016/baae.2013.06.001).
- BÖHLING, N. (2003): Dauerflächenuntersuchungen 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. (2007): Dauerflächenbeobachtung im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“: Regeneriert sich die Artenvielfalt der Waldbodenvegetation nach einer erneuten Durchforstung und Sturmschäden? – *Carolinea* **65**: 163-177.
- 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.
- BRUELHEIDE, H., LUGINBÜHL, U. (2009): Peeking at ecosystem stability: making use of a natural disturbance experiment to analyze resistance and resilience. – *Ecology* **90**: 1314-1325. (doi.org/10.1890/07-2148.1).
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – *Science* **199**: 1302-1310.
- CONNELL, J.H., SLATYER, R.O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. – *Am. Nat.* **111**: 1119-1144.
- CONRAD, T. (1997): Vergleich von Vegetation und Kationen-Gehalten der Böden der Gips-Buchenwälder im NSG Hainholz (Osterode am Harz) und NSG Ochsenburg-Ziegelhüttental (Kyffhäuser). – *Dipl.-Arb. Univ. Göttingen*. 108 S.
- DE FRENNE, P., RODRIGUEZ-SÁNCHEZ, F., COOMES, D.A., BAETEN, L., VERSTRAETEN, G., VELLEND, M., BERNHARDT-RÖRMANN, M., BROWN, C.D., BRUNET, J., CORNELIUS, J., DECOCQ, G.M., DIERSCHKE, H., ERIKSSON, O., GILLIAM, F.S., HÉDL, R., HEINKEN, T., HERMY, M., HOMMEL, P., JENKINS, M.A., KELLY, D.L., KIRBY, K.J., MITCHELL, F.J.G., NAAF, T., NEWMAN, M., PETERKEN, G., PETŘÍK, P., SCHULTZ, J., SONNIER, G., VAN CALSTER, H., WALLER, D.M., WALTHER, G.-R., WHITE, P.S., WOODS, K.D., WULF, M., GRAAE, B.J., VERHEYEN, K. (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. – *PNAS* **110**: 18561-18565. (doi: 10.1073/pnas.1311190110).
- DE FRENNE, P., ZELLWEGER, F., RODRIGUEZ-SÁNCHEZ, F., SCHEFFERS, B., HYLANDER, K., LUOTO, M., VELLEND, M., VERHEYEN, K., LENOIR, J. (2019): Global buffering of temperatures under forest canopies. – *Nature Ecology & Evolution* **3**: 744-749. (doi: 10.1038/s41559-019-0842-1).
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* **1**: 107-148.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- 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. (doi.org/10.14471/2020.40.003).
- DIERSCHKE, H., GOEDECKE, F. (2021): Forty years of symphe-nological research in a submontane calcareous beech forest under the influence of climate change. – *Fl. Medit.* **31**: 257-270. (doi.org/10.7320/FIMedit31.SI257).
- DÖLLE, M., HEINRICHS, S., BALCAR, P., SCHMIDT, W. (2021): Natürliche Wiederbewaldung: Vielfalt durch Nichtstun und Schalenwild. – *AFZ-DerWald* **19/2021**: 29-33.
- EBRECHT, L., SCHMIDT, W. (2008): Bedeutung der Bodensamenbank und des Diasporentransports durch Forstmaschinen für die Entwicklung der Vegetation auf Rückegassen. – *Forstarchiv* **79**: 91-105.
- ELLENBERG, H., LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – 3. Aufl., *Scripta Geobot.* **18**: 262 S.
- ELLWANGER, G. (1999): Zur Bedeutung des vorgeschlagenen FFH-Gebietes „Gipskarstgebiet bei Osterode“ für das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. – *Göttinger Naturkd. Schrift.* **5**: 169-178.
- EWALD, J., JEHL, H., BRAUN, L., LOHBERGER, E. (2011): Die Vegetation des Nationalparks Bayerischer Wald als Ausdruck von Standort und Walddynamik. – *Tuexenia* **31**: 9-38.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. – *Diss. Bot.* **110**: 1-234.
- FISCHER, A. (Hrsg.) (1998): Die Entwicklung von Wald-Biozö-nosen nach Sturmwurf. – *Ecomed, Landsberg*. 427 S.
- FISCHER, A., FISCHER, H. (2009): 25 Jahre Vegetationsentwicklung nach Sturmwurf. Eine Dauerbeobachtungsstudie im Bayerischen Wald. – *Forstarchiv* **80**: 163-172.
- FISCHER, A., LINDNER, M., ABS, C., LASCH, P. (2002): Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. – *Fol. Geobot.* **37**: 17-32. (doi.org/10.1007/BF02803188).
- FISCHER, A., MARSHALL, P., CAMP, A. (2013): Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future forest development. – *Biodiv. Conserv.* **22**: 1863-1893.
- FISCHER, C., PARTH, A., SCHMIDT, W. (2009): Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. – *Hercynia N.F.* **42**: 45-68.
- FUCHS, H., KUNTH, S. (1999): Erfassung der Bestandesstrukturen und Störungsarten in Beziehung zu den Standorts- und Vegetationseinheiten im Naturschutzgebiet Hainholz mit Hilfe von Luftbilddauswertung und GIS. – *Abschlußbericht Inst. f. Forsteinrichtung u. Ertragskunde Univ. Göttingen*: 21 S.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – *Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen* **24**: 1-76.
- GAUER, J., ALDINGER, E. (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:10.000. – *Mitt. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung* **43**: 1-324.

- GILL, R. (2006): The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In: DANELL, K., DUNCON, P., BERGSTRÖM, R., PASTOR, J. (Hrsg.): Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. – Cambridge University Press, Cambridge: 170-202.
- GLÄSSER, R. (1994): Das Klima des Harzes. – Kovac, Hamburg: 341 S.
- GLASER, F.F., HAUKE, U. (2002): Historisch alte Waldstandorte und Hudewälder in Deutschland. – Angew. Landschaftsökol. **61**: 193 S.
- GRIMME, K. (1977): Wasser- und Nährstoffversorgung von Hangbuchenwäldern auf Kalk in der weiteren Umgebung von Göttingen. – Scr. Geobot. **12**: 1-58.
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation – Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff. – Diss. Bot. **65**: 268 S.
- HAND, R., THIEME, M. & MITARBEITER (2025): Florenliste von Deutschland (Gefäßpflanzen), begründet von Karl Peter Buttler, Version 15 – (<https://www.florenliste-deutschland.de>).
- 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>).
- HEINRICHS, 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.
- HEINRICHS, S., DÖLLE, M., SCHMIDT, W. (2017): Vegetationsentwicklung nach Windwurf in den Naturwaldreservaten Himbeerberg und Rotenberghang. – Mitt. Forschungsanst. Waldökologie u. Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz **80/17**: 241-273.
- HEINRICHS, S., DÖLLE, M., WALENTOWSKI, H., SCHMIDT, W. (2023): Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald – Fortführung der Zeitreihe in einem Großtransekt von 1981 bis 2021. – Tuexenia **43**: 37-68 (<https://doi.org/10.14471/2023.43.009>).
- HEINRICHS, S., SCHMIDT, W. (2013): Windwurf und Eisbruch im Buchenwald: eine Chance für Eiche und andere Baumarten? Ergebnisse aus vier Naturwaldreservaten. – Forstarchiv **84**: 181-197.
- HEINRICHS, S., SCHMIDT, W. (2017): Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 yr. – Appl. Veg. Science **20**: 271–281.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. (2012): Eisbruch im Buchenwald – Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen). – Tuexenia **32**: 7-29.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W., SCHMIDT, W. (2014): 50 Jahre Konstanz und Dynamik im Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – Tuexenia **34**: 9-38.
- HÖVERMANN, J. (1963): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 99 Göttingen. Geographische Landesaufnahme 1:200.000 – Bundesanst. f. Landeskde. u. Raumordnung. Bonn-Bad Godesberg: 35 S.
- HUWER, A., WITTIG, R. (2012): Low impact of climate change on species composition of a central European lowland beech forest community. – Phytocoenologia **42**: 57-65. (doi:10.1127/0340-269X/2012/0042-0525).
- JALOVIAI, P., SANIGA, M., KUCBEL, S., PITTNER, J., VENCURIK, J., DOVCIÁK, M. (2018): Seven decades of change in a European old-growth forest following a stand-replacing wind disturbance: A long-term case study. – For. Ecol. Manage. **399**: 197-205. (<http://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.036>).
- JANDT, U., BRUELHEIDE, H., BERG, C., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BLÜML, V., BODE, F., DENGELER, J., DIEKMANN, M., DIERSCHKE, H., DÖRFLER, I., DÖRING, U., DULLINGER, S., HÄRDTLE, W., HAIDER, S., HEINKEN, T., HORCHLER, P., JANSEN, F., KUDERNATSCH, T., KUHN, G., LINDNER, M., MATELANZ, S., METZE, K., MEYER, S., MÜLLER, F., MÜLLER, N., NAAF, T., PEPPLER-LISBACH, C., POSCHLOD, P., ROSCHER, C., ROSENTHAL, G., RUMPF, S., SCHMIDT, W., SCHRAUTZER, J., SCHWABE, A., SCHWARTZE, P., SPERLE, T., STANIK, N., STROH, H.-G., STORM, C., VOIGT, W., VON HESSBERG, A., VON OHEIMB, G., WAGNER, E.R., WEGENER, U., WESCHE, K., WITTIG, B., WULF, M. (2022a): ReSurveyGermany: Vegetation-plot time-series over the past hundred years in Germany. – Scientific Data **2022**, **9**: 631. (<https://doi.org/10.1038/s41597-022-01688-6>).
- JANDT, U., BRUELHEIDE, H., JANSEN, J., BONN, A., GRESCHO, V., KLENKE, R.A., SABATINI, F.M., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BLÜML, V., DENGELER, J., DIEKMANN, M., DÖRFLER, I., DÖRING, U., DULLINGER, S., HAIDER, S., HEINKEN, T., HORCHLER, P., KUHN, G., LINDNER, M., METZE, K., MÜLLER, N., NAAF, T., PEPPLER-LISBACH, C., POSCHLOD, P., ROSCHER, C., ROSENTHAL, G., RUMPF, S.B., SCHMIDT, W., SCHRAUTZER, J., SCHWABE, A., SCHWARTZE, P., SPERLE, T., STANIK, N., STORM, C., VOIGT, W., WEGENER, U., WESCHE, K., WITTIG, B., WULF, M. (2022b): More losses than gains during one century of plant diversity change in Germany. – Nature **611**: 512-518. (<https://doi.org/10.1038/s41586-022-05320-w>).
- JANTSCH, M.C., FISCHER, A., FISCHER, H.S., WINTER, S. (2013): Shift in plant species composition reveals environmental changes during the last decades: A long-term study in beech (*Fagus sylvatica*) forests in Bavaria, Germany. – Folia Geobot. **48**: 467-491. (doi:10.1007/s12224-012-9148-7).
- KNAPP, H.D., JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. – Schriftenr. Vegetationskd. **21**: 21-54.
- KOMPA, T. (2004): Die Initialphase der Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchen-Wäldern auf Zechstein- und Buntsandstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Diss. Univ. Göttingen. (<http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2005/kompa/index.html>).
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2001): Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchenwäldern des südwestlichen Harzvorlandes. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **13**: 251-255.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2005): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Zechstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Hercynia N.F. **38**: 233-261.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2006): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. – Forstarchiv **77**: 3-19.
- KORPEL, S. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. – F. Fischer, Stuttgart: 310 S.
- KOWALSKI, T., SCHUMACHER, J., KEHR, R. (2010): Das Eschentriebsterben in Europa – Symptome, Erreger und Empfehlungen für die Praxis. – Jahrb. Baumpflege **2010**: 184-195.
- KULLA, L., ROESSINGER, J., BOSEFA, M., KUCHEL, S., MURGAŠ, V., VENCURIK, J., PITTNER, J., JALOVIAI, P., SUMICHRAS, L., SANIGA, M. (2023): Changing patterns of natural dynamics in old-growth European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests can inspire forest management in Central Europe. – For. Ecol. Manage. **529**: 120633. (<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120633>).

- LEIDINGER, J., WEISER, W.W., KIENLEIN, S., BLASCHKE, M., JUNG, K., KOZAK, J., FISCHER, A., MOSANDL, R., MICHLER, B., EHRHARDT, M., ZECH, A., SALER, D., GRANER, M., SEIBOLD, S. (2020): Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. – *Biol. Conserv.* **242**: 108437 (<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108437>)
- LENGTH, R.V. (2023): emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. – R package version 1.8. (<https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>).
- LUICK, R., HENNENBERG, K., LEUSCHNER, C., GROSSMANN, M., JEDICKE, E., SCHOOF, N., WALDENSPUHL, T. (2021): Urwälder, Natur- und Wirtschaftswälder im Kontext von Biodiversitäts- und Klimaschutz. – *Naturschutz u. Landschaftsplanung* **53**: 12-25.
- MAGURRAN, A.E. (2004): *Measuring Biological Diversity*. – Blackwell, Malden. 256 pp.
- MAYER, P., ABS, C., FISCHER, A. (2004): Colonization by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian forest – key factors and relevance for forest dynamics. – *For. Ecol. Manage.* **188**: 279-289.
- MEYER, P., FELDMANN, E., HAGGE, J., KEYE, C., LORENZ, K., NAGEL, R., MÖLDER, A., ROSCHAK, C., SCHMIDT, M., SCHMIDT, W., SINGER, D., ZELLER, L. (2023): Fünf Jahrzehnte Naturwaldforschung in Niedersachsen. – *AFZ-DerWald* **13/2023**: 14-18.
- MEYER, P., LORENZ, K., MÖLDER, A., STEFFENS, R., SCHMIDT, W., KOMPA, T., WEVELL VON KRÜGER, A. (2015): *Naturwälder in Niedersachsen, Schutz und Forschung – Band 2 (Bergland)*. – Leinebergland-Druck, Alfeld (Leine): 396 S.
- MEYER, P., SCHMIDT, M., FELDMANN, E., WILLIG, J., LARKIN, R. (2021): Long-term development of species richness in a central European beech (*Fagus sylvatica*) forest affected by windthrow – Support for the intermediate disturbance hypothesis? – *Ecology and Evolution* **11**: 12801-12815.
- MIDOLO, G., HERBEN, T., AXMONOVÁ, I., MARCENÒ, C., PÄTSCH, R., BRUELHEIDE, H., KARGER, D.N., AČIĆ, S., BERGAMINI, A., BERGMEIER, E., BIURRUN, I., BONARI, G., ČARNI, A., CHIARUCCI, A., DE SANTIS, M., DEMINA, O., DENGLE, J., DZIUBA, T., FANELLI, G., GARBOLINO, E., GIUSSO DEL GALDO, G., GORAL, F., GÜLER, B., HINOJO-MENDOZA, G., JANSEN, F., JIMÉNEZ-ALFARO, B., LENGUEL, A., LENOIR, J., PÉREZ-HAASE, A., PIELECH, R., PROKHOROV, V., RAŠOMAVIČIUS, V., RUPRECHT, E., RUSINA, S., ŠILC, U., ŠKVRČEK, Ž., STANČIĆ, Z., TATARENKO, I., CHYTRÝ, M. (2022): Disturbance indicator values for European plants. – *Global Ecol. Biogeogr.* **2023**; **32**: 24-34. (<https://doi.org/10.1111/geb.13603>).
- 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.
- MÜLLER, F., RITZ, C.M., WELK, E., WESCHE, K. (Eds.) (2021): *Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband*. – 22. Aufl., Springer Spektrum, Heidelberg.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGLINN, D., MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H., SZOECIS, E., WAGNER, H. (2019): *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. (<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>).
- PAPAIK, M.J., CANHAM, C.D. (2006): Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. – *J. Ecol.* **94**: 1011-1026.
- PAUTASSO, M., AAS, G., QUELOZ, K., HOLDENRIEDER, O. (2013): European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. – *Biol. Conserv.* **158**: 37-49. (doi: [10.1016/j.biocon.2012.08.026](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.026)).
- PICKETT, S.T.A., WHITE, P.S. (1985): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. – Academic Press Inc., San Diego, London.
- R CORE TEAM (2024): R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. (<https://www.R-project.org/>).
- REMMERT, H. (1987): Sukzession im Klimax-System. – *Verh. Ges. Ökol.* **16**: 27-34.
- REMMERT, H. (1991): The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview. – *Ecol. Stud.* **85**: 1-21.
- SANCZUK, P., VERHEYEN, K., LENOIR, J., ZELLWEGER, F., LEMBRECHTS, J.J., RODRIGUEZ-SANCHEZ, F., BAETEN, L., BERNHARDT-RÖRMANN, M., DE PAUW, K., VANGANSBEKE, P., PERRING, M.P., BERKI, I., BJORKMAN, A., BRUNET, J., CHUDOMELOVÁ, M., DE LOMBAERDE, E., DECOCQ, G., DIRNBÖCK, T., DURAK, T., GREISER, C., HÉDL, R., HEINKEN, T., JANDT, U., JAROSZEWICZ, B., KOPECKÝ, M., LANDUYT, D., MACEK, M., MÁLIŠ, F., NAAF, T., NAGEL, T.A., PETŘÍK, P., RECZYŃSKA, K., SCHMIDT, W., STANDOVÁR, T., STAUDE, I., ŚWIERKOSZ, K., TELEKI, B., VANNESTE, T., VILD, O., WALLER, D., DE FRENNE, P. (2024): Unexpected westward range shifts in European forest plants links to nitrogen deposition. – *Science* **386**: 193-198 (doi:10.1126/science.ado0878).
- SCHALL, P., HEINRICHS, S., AMMER, C., AYASSE, M., BOCH, S., BUSCOT, F., FISCHER, M., GOLDMANN, K., OVERMANN, J., SCHULZE, E.-D., SIKORSKI, J., WEISSER, W.W., WUBET, T., GOSSNER, M.M. (2020): Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? – *J. Appl. Ecol.* **57**: 1363-1375. (doi: 10.1111/1365-2664.13635).
- SCHMIDT, M. (2013): Vegetationsentwicklung in Buchenwäldern nach Aufgabe der forstlichen Nutzung. – *AFZ-DerWald* **24/2013**: 14-15.
- SCHMIDT, M., BEDARFF, U., MEYER, P. (2018): Einfluss von Störungen auf die Vegetation von Buchenwäldern. – *AFZ-DerWald* **20/2018**: 20-22.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U., EWALD, J. (Red.) (2011): *Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands*. – *BfN-Skripten* **299**: 1-111.
- SCHMIDT, W. (1981): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. – *Scr. Geobot.* **15**: 199 S.
- SCHMIDT, W. (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. – *Forstwiss. Centralbl.* **116**: 207-217.
- SCHMIDT, W. (1998): Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder - Kritische Anmerkungen zum Mosaik-Zyklus-Konzept. – *Naturschutz u. Landschaftsplanung* **30**: 242-249.
- SCHMIDT, W. (2002): Die Naturschutzgebiete Hainholz und Staufenberg am Harzrand – Sukzessionsforschung in Buchenwäldern ohne Bewirtschaftung (Exkursion E). – *Tuexenia* **22**: 151-213.
- 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, Heidelberg.
- SCHMIDT, W. (2012): Wie naturnah sind Naturwaldreservate? Neophyten und Therophyten als geobotanische Indikatoren. – *Forstarchiv* **83**: 93-108.
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S. (2012): 13 Jahre nach dem Sturm – Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen). *Hercynia N.F.* **45**: 81-110.

- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S. (2017): Flora und Vegetation der Lengder Burg im Göttinger Wald – Ein Hotspot der Phyto-diversität im Wandel der Zeit. – *Tuexenia* **37**: 95-125.
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S. (2024): Buchenwälder ohne Bewirtschaftung, aber mit Störungen – Wie reagiert die Gefäßpflanzenflora? – *Floristische Rundbriefe* **57/58** (im Druck).
- SCHMIDT, W., LORENZ, K. (2025): Der Naturwald Hainholz im südwestlichen Harzvorland (Niedersachsen): Dynamik und Konstanz der Gefäßpflanzenflora über mehr als 50 Jahre. – *Hercynia N.F.* **58**: 1-31. (<https://doi.org/10.25673/122506>).
- SCHMITZ, G. (1999): *Impatiens parviflora* D.C. (Balsaminaceae) als Neophyt in mitteleuropäischen Wäldern und Forsten – eine bioökologische Analyse. – *Z. Ökologie u. Naturschutz* **7**: 193-206.
- SCHÖNFELDER, P. (1978): Vegetationsverhältnisse auf Gips im südwestlichen Harzvorland – Eine vergleichende Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung der Naturschutzprobleme. – *Naturschutz u. Landschaftspflege in Nds.* **8**: 1-110.
- SCHULZE, E.-D., AAS, G., GRIMM, G.W., GOSSNER, M.M., WALENTOWSKI, H., AMMER, C., KÜHN, I., BOURLAND, O., VON GADOW, K. (2016): A review on plant diversity and forest management of European beech forests. – *Eur. J. Forest Res.* **135**: 51-67. (doi: 10.1007/s10342-015-0922-y).
- SEIDL, R., THOM, D., KAUTZ, M. et al. (2017): Forest disturbances under climate change. – *Nat. Clim. Change* **7**: 395-402. (doi: 10.1018/nclimate3303).
- SEIDLING, W., KANOLD, A., KOMPA, T., LAMBERTZ, B., SCHEIBE, O., SCHILLER, M., SCHMIEDINGER, A., WENZEL, A., WERNER, W., ZOLDAN, J.-W. (2014): Vegetationserhebungen: Bearbeiterunterschiede bei Artenzahlen von Gefäßpflanzen. – *Tuexenia* **34**: 329-346. (doi:10.14471/2014.34.002).
- SEIDLING, W., HAMBERG, L., MÁLIS, F., SALEMAA, M., KUTNAR, L., CZEREPKO, J., KOMPA, T., BURIÁNEK, V., DUPOUEY, J.-L., VODÁLOVÁ, A., CANULLA, R. (2020): Comparing observer performance in vegetation records by efficiency graphs derived from rarefaction curves. – *Ecol. Indicators* **109**: 105790 (<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105790>).
- SØRENSEN, T. (1948): A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. – *Biol. Skr. K. danske Vidensk. Selsk* **5**: 1-34.
- STAUDE, I.R., WALLER, D., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., BJÖRKMAN, A.D., BRUNET, J., DE FRENNE, P., HÉDL, R., JANDT, U., LENOIR, J., MÁLIS, F., VERHEYEN, K., WULF, M., PEREIRA, H.M., VANGANSBEKE, P., ORTMAN-AJKAI, A., PIELECH, R., BERKI, I., CHUDOMELOVÁ, M., DECOCQ, G., DIRNBÖCK, T., DURAK, T., HEINKEN, T., JAROSZEWICZ, B., KOPECKÝ, M., MACEK, M., MALICKI, M., NAAF, T., NAGEL, T.A., PETŘÍK, P., RECZYŃSKA, K., SCHEI, F.H., SCHMIDT, W., STANDOVÁR, T., ŚWIERKOSZ, K., TELEKI, B., VAN CALSTER, H., VILD, O., BAETEN, L. (2020): Replacements of small- by large-ranged species scale up to diversity loss in Europe's temperate forest biome. – *Nature Ecology & Evolution* **4**: 802-808. (doi: 10.1038/s41559-020-1176-8).
- 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 S.
- THOM, D., SEIDL, R. (2016): Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. – *Biol. Reviews* **91**: 760-781. (<https://doi.org/10.1111/brv.12193>).
- THORN, S., JEHL, H., FISCHER, A. (2013): Windwürfe – Katastrophe oder Motor der Walderneuerung? – *AFZ-DerWald* **15/2013**: 10-11.
- TREPL, L. (1983): Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa. – Diss. TU Berlin: 399 S.
- UNKRIG, W., MENCH, A., KAHLE, M. (1999): Waldkundliche Auswertung terrestrisch aufgenommener Probekreise im Rahmen des Untersuchungsauftrages „Sukzession auf Windwurf Flächen im Naturschutzgroßprojekt Gipskarstlandschaft Hainholz“. – Abschlußbericht Inst. f. Forsteinrichtung u. Ertragskunde Univ. Göttingen: 15 S.
- VERHEYEN, K., BAŽÁNY, M., CHEČKO, E., CHUDOMELOVÁ, M., CLOSSET-KOPP, D., CZORTEK, P., DECOCQ, G., DE FRENNE, P., KEERSMAEKER, L.D., GARCÍA, C.E., FABŠÍČOVÁ, M., GRYNES, J.-A., HEDEROVÁ, L., HÉDL, R., HEINKEN, T., SCHEI, F.H., HORVÁTH, S., JAROSZEWICZ, B., JERMAKOWICZ, E., KLINEROVÁ, T., KOLK, J., KOPECKÝ, M., KURAS, I., LENOIR, J., MACEK, M., MÁLIS, F., MARTINESSEN, T.C., NAAF, T., PAPP, L., PAPP-SZAKÁLY, Á., PECH, P., SPICHER, F., STANDOVÁR, T., ŚWIERKOSZ, K., SZCZĘŚNIAK, E., TÓTH, Z., UJHÁZY, K., UJHÁZOVÁ, M., VANGANSBEKE, P., VILD, O., WOŁKOWYCKI, D., WULF, M., BAETEN, L. (2018): Observer and relocation errors matter in resurveys historical vegetation plots. – *J. Veg. Sci.* **29**: 812-823.
- 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**: 570 S.
- WALENTOWSKI, H., BUSSLER, H., BERGMEIER, E., BLASCHKE, M., FINKELDEY, R., GOSSNER, M.M., LITT, T., MÜLLER-KROEHLING, S., PHILIPPI, G., POP, V.V., REIF, A., SCHULZE, E.-D., STRÄTZ, C., WIRTH, V. (2010): Sind die deutschen Waldnaturschutzkonzepte adäquat für die Erhaltung der buchenwaldtypischen Flora und Fauna? Eine kritische Bewertung basierend auf der Herkunft der Waldarten des mitteleuropäischen Tief- und Hügellandes. – *Forstarchiv* **81**: 195-217. (doi: 10.2376/0300-4112-81-195).
- WALENTOWSKI, H. (2011): Sowohl bewirtschaftete als auch unbewirtschaftete Wälder nötig. – *AFZ-DerWald* **22/2011**: 25-27.
- WHITE, P.S., JENTSCH, A. (2001): The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. – *Progress in Botany* **62**: 399-450.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. – *Taxon* **21**: 213-251.
- WILMANN, O., BAUER, E.-M., GOETZE, D., HERMANN-NITTRITZ, B. (1998): Populationsbiologische Studien auf Sturmwurf- und Kahlschlagflächen. – In: FISCHER, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. – *Ecomed, Landsberg*: 130-145.
- WOHLGEMUTH, T., BÜRGI, M., SCHEIDEGGER, C., SCHÜTZ, M. (2002): Dominance reduction of species through disturbance – a proposed management principle for central European forests. – *For. Ecol. Managem.* **166**: 1-15.
- ZELLWEGER, F., COOMES, D., LENOIR, J., DEPAUW, L., MAES, S.L., WULF, M., KIRBY, K., BRUNET, J., KOPECKÝ, M., MÁLIS, F., SCHMIDT, W., HEINRICHS, S., DEN OUDEN, J., JAROSZEWICZ, B., BUYSE, G., SPICHER, F., VERHEYEN, K., DE FRENNE, P. (2019): Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. – *Global Ecology and Biogeography* **28**: 1774-1786. (doi: 10.1111/geb.12991).

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

submitted: 17.03.2026

reviewed: 25.04.2026

accepted: 18.05.2026

AutorInnenanschriften:

Prof. i.R. Dr. Wolfgang Schmidt
Abt. Waldbau und Waldökologie der Gemäßigten Zonen
Georg-August-Universität Göttingen
Büsgenweg 1
D-37077 Göttingen

E-Mail: wschmid1@gwdg.de

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

Katja Lorenz
Abteilung Waldnaturschutz
Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt
Prof.-Oelkers-Str. 6
D-34346 Hann. Münden

E-Mail: Katja.Lorenz@nw-fva.de

Appendix/Anhang

Tab. A1: Mittlerer Prozent-Deckungsgrad und prozentuale Stetigkeit (in Klammern) von Pflanzenarten an den Gitternetzpunkten ($n = 37$) im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren nach dem Windwurf von 1997. Dargestellt sind Arten mit mittlerem Deckungsgrad $\geq 1\%$ in mindestens einem Jahr oder einer Stetigkeit $\geq 10\%$ (+: Deckungsgrad unter $0,05\%$). Die Gesamtdeckung der Baumschichten 1 und 2 in den Jahren 2014 und 2024 wurde nach der Formel von EWALD et al. (2011) kumuliert. Die Arten sind in den Vegetationsschichten nach Gewinnern, Verlierern und indifferente Arten sortiert (siehe Text). WA = Waldbindung der Arten nach SCHMIDT et al. (2011) und HEINKEN et al. (2022); Störungszeiger (SZ) für das Hordelymo-Fagetum nach SCHMIDT (2013) und DE = deutschlandweite Gewinner (G) und Verlierer (V) nach JANDT et al. (2022). RL3 = Art der Roten Liste nach GARVE (2004) mit Gefährdungskategorie. Verschiedene Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Deckungsgrad-Unterschiede zwischen den Jahren ($p \leq 0,05$, einfaktorielle ANOVA + Tukey-HSD-Post-hoc-Test (Normalverteilung) bzw. Kruskal-Wallis-Test + Dunn-Test mit Benjamini-Hochberg-Korrektur (keine Normalverteilung)). Die höchsten Werte sind jeweils fett markiert.

Tab. A1: Mean percentage coverage and percentage constancy (in brackets) of plant species at the grid points ($n=37$) in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years after the windthrow of 1997. Species with a mean coverage $\geq 1\%$ in at least one year or a constancy $\geq 10\%$ (+: coverage below 0.05%) are shown. The total coverage of tree layers 1 and 2 in 2014 and 2024 was cumulated according to the formula of EWALD et al. (2011). The species are sorted in the vegetation layers according to winners, losers and indifferent species (see text). WA = plant species bound to forest habitats according to SCHMIDT et al. (2011) and HEINKEN et al. (2022); disturbance indicator (SZ) for the Hordelymo-Fagetum according to SCHMIDT (2013) and DE = Germany-wide winners (G) and losers (V) according to JANDT et al. (2022). RL3 = plant species of the Red Data Book according to GARVE (2004) with Red Data Book category "threatened". Different lowercase letters indicate significant differences in coverage between the years ($p \leq 0.05$, single-factor ANOVA and Tukey HSD post-hoc test (normal distribution), Kruskal-Wallis and Dunn tests with Benjamini-Hochberg correction (non-normal distribution)). The highest values are marked in bold.

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2014	2024
Baumschicht									
Gewinner (deutlich)									
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	19,1 (84)b	24,3 (87)b	25,8 (89)b	26,2 (89)b	43,8 (92)a	50,6 (89)a
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	2,9 (30)b	3,8 (30)b	4,8 (35)b	4,8 (35)b	11,9 (62)a	13,6 (65)a
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	+ (3)b	+ (3)b	0,1 (3)b	0,1 (3)b	8,8 (35)a	6,9 (38)a
Gewinner (Tendenz)									
<i>Tilia platyphyllos</i>	1.1			0,2 (5)a	0,2 (5)a	0,2 (5)a	0,2 (5)a	1,4 (3)a	1,5 (5)a
<i>Corylus avellana</i>	2.1			-b	-b	-ab	-ab	1,5 (11)a	2,0 (8)ab
<i>Clematis vitalba</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	0,5 (11)a	+ (3)ab
Indifferent bzw. schwankend									
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	11,0 (43)a	12,6 (46)a	13,2 (46)a	13,9 (46)a	19,2 (78)a	8,3 (70)a
<i>Picea abies</i>	2.1			0,8 (5)a	0,7 (5)a	0,7 (5)a	0,7 (8)a	1,0 (8)a	0,3 (11)a
Strauchschicht									
Gewinner (Tendenz)									
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	0,5 (24)c	1,8 (46)bc	2,2 (49)bc	4,5 (89)a	10,5 (70)a	5,5 (65)ab
<i>Prunus avium</i>	2.1			-a	-a	+ (5)a	0,1 (11)a	0,1 (5)a	0,2 (8)a
<i>Lonicera xylosteum</i>	1.1		G	-a	+ (3)a	0,1 (11)a	0,1 (11)a	0,3 (11)a	0,1 (14)a
<i>Clematis vitalba</i>	2.1		G	-b	-b	-ab	-ab	0,1 (8)ab	0,1 (11)a
Verlierer (deutlich)									
<i>Sambucus nigra</i>	2.1		G	2,0 (46)ab	2,3 (51)ab	3,4 (57)ab	4,8 (70)a	2,9 (35)b	0,2 (11)c
Verlierer (Tendenz)									
<i>Rubus idaeus</i>	2.1	L	G	0,5 (16)bc	0,8 (35)b	2,4 (68)a	3,8 (70)a	0,2 (8)c	-c
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	3,1 (41)cb	5,6 (62)ab	10,6 (62)a	16,9 (73)a	4,2 (51)ab	0,1 (16)c
<i>Corylus avellana</i>	2.1			1,4 (22)a	2,0 (16)a	2,2 (14)a	2,5 (19)a	1,7 (19)a	0,5 (14)a
<i>Cornus sanguinea</i>	2.1		G	0,4 (11)a	0,6 (14)a	0,6 (16)a	0,6 (22)a	0,2 (11)a	0,1 (8)a

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2014	2024
<i>Sambucus racemosa</i>	2.1			-b	0,5 (14)b	1,0 (35)a	1,9 (41)a	+ (3)b	-b
<i>Carpinus betulus</i>	1.1		G	0,2 (5)a	+ (3)a	0,1 (3)a	0,1 (14)a	0,4 (11)a	+ (3)a
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	2.1	L	G	-b	+ (3)ab	+ (5)ab	0,1 (11)a	-ab	-ab
<i>Acer platanoides</i>	2.1		G	-a	-a	+ (8)a	+ (11)a	0,1 (3)a	-a
Indifferent bzw. schwankend									
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	0,6 (27)a	1,2 (38)a	1,5 (46)a	1,9 (57)a	2,5 (43)a	0,8 (32)a
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	0,2 (35)a	0,3 (30)a	0,6 (32)a	1,2 (38)a	2,2 (24)a	0,4 (19)a
Krautschicht									
Gewinner (deutlich)									
<i>Corylus avellana</i>	2.1			+ (14)a	+ (5)a	0,1 (11)a	0,1 (14)a	+ (22)a	0,1 (51)b
Gewinner (Tendenz)									
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1.1			0,1 (16)b	0,1 (27)ab	0,2 (27)ab	0,2 (30)ab	0,4 (46)a	0,2 (43)ab
<i>Prunus avium</i>	2.1			+ (11)a	+ (8)a	+ (11)a	+ (11)a	0,1 (30)a	0,1 (27)a
<i>Viburnum opulus</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	0,1 (22)a	+ (8)b
<i>Crataegus monogyna</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	+ (5)b	+ (19)a
Verlierer (deutlich)									
<i>Atropa bella-donna</i>	1.2			0,8 (43)b	2,4 (54)ab	4,0 (62)a	3,8 (57)ab	+ (5)c	-c
<i>Scrophularia nodosa</i>	2.1			0,1 (24)ab	0,1 (24)ab	0,2 (35)a	0,1 (27)a	+ (5)bc	-c
<i>Cirsium vulgare</i>	2.2			0,1 (14)abc	0,1 (22)ab	0,1 (19)abc	0,2 (27)a	+ (3)bc	-c
<i>Galeobdolon montanum</i>	1.1			9,6 (62)a	9,8 (68)a	11,0 (68)a	12,0 (62)a	3,1 (60)ab	0,6 (54)b
<i>Senecio ovatus</i>	1.2			2,4 (60)a	2,7 (57)a	1,3 (54)a	0,8 (51)a	0,1 (30)b	+ (8)b
<i>Rubus idaeus</i>	2.1	L	G	0,4 (57)bc	0,9 (73)ab	1,1 (73)a	2,0 (87)a	0,3 (30)cd	0,1 (22)d
<i>Mycelis muralis</i>	2.1			0,6 (46)a	0,9 (51)a	0,8 (51)a	0,3 (38)ab	0,1 (19)bc	+ (11)c
<i>Sambucus nigra</i>	2.1		G	0,6 (62)a	0,7 (76)a	0,5 (60)a	0,4 (68)a	0,2 (38)b	+ (3)c
<i>Cirsium arvense</i>	2.2			0,1 (30)ab	0,4 (32)a	0,7 (38)a	0,3 (32)a	+ (8)bc	+ (3)c
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	2.1	LN		0,3 (68)a	0,4 (73)a	0,4 (65)a	0,3 (49)a	0,1 (32)b	+ (11)b
<i>Galium aparine</i>	2.1	LN		0,2 (35)a	0,2 (35)a	0,4 (43)a	0,2 (30)ab	0,3 (8)bc	+ (5)c
<i>Viola reichenbachiana</i>	1.1		V	0,2 (46)a	0,3 (54)a	0,3 (57)a	0,3 (54)a	0,2 (38)ab	0,1 (24)b
<i>Campanula trachelium</i>	1.1	N		0,2 (35)a	0,2 (43)a	0,2 (46)a	0,2 (38)a	0,1 (27)ab	+ (5)b
<i>Campanula rapunculoides</i>	2.1			0,1 (16)a	0,1 (11)a	0,1 (14)a	0,1 (8)a	0,1 (5)ab	+ (3)b
Verlierer (Tendenz)									
<i>Convallaria majalis</i>	2.1			5,3 (43)a	4,4 (43)a	5,5 (43)a	5,3 (43)a	8,5 (41)a	1,4 (38)a
<i>Mercurialis perennis</i>	1.1		V	6,7 (49)a	6,0 (54)a	5,4 (60)a	5,6 (57)a	4,8 (65)a	1,1 (41)a
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	2,6 (76)ab	3,8 (81)a	4,0 (87)a	5,9 (84)a	3,5 (84)a	1,1 (78)b
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	4,7 (81)ab	4,8 (70)ab	4,8 (84)a	4,5 (89)a	1,2 (81)a	0,4 (87)b
<i>Circaea lutetiana</i>	1.1			3,5 (51)a	3,0 (54)a	1,0 (54)a	1,4 (57)a	2,1 (35)a	1,2 (22)a
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1.1			3,1 (62)a	2,3 (60)a	1,8 (70)a	2,3 (76)a	3,5 (76)a	1,0 (60)a
<i>Hordelymus europaeus</i>	1.1		V	3,0 (43)a	1,4 (38)a	1,0 (30)a	0,5 (35)a	0,4 (27)a	0,1 (24)a
<i>Carex sylvatica</i>	1.1		G	2,5 (57)ab	2,4 (54)ab	2,4 (60)a	2,8 (62)a	1,1 (41)ab	0,2 (38)b
<i>Stachys sylvatica</i>	1.1	F		2,5 (70)a	1,7 (70)a	1,2 (73)a	0,6 (57)ab	0,5 (43)bc	0,2 (30)c
<i>Dactylis polygama</i>	1.1			1,5 (46)a	1,2 (54)a	1,3 (60)a	1,5 (57)a	2,3 (46)a	0,3 (32)a
<i>Urtica dioica</i>	2.1	N	G	1,8 (16)ab	1,5 (32)a	1,5 (41)a	2,1 (41)a	0,9 (24)ab	0,2 (5)b
<i>Impatiens parviflora</i>	1.1	Neo	G	1,4 (16)a	1,7 (32)a	1,6 (32)a	1,0 (27)a	1,0 (24)a	+ (14)a
<i>Melica uniflora</i>	1.1		V	1,2 (22)a	1,3 (24)a	1,6 (16)a	1,6 (24)a	0,2 (19)a	0,1 (22)a

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2014	2024
<i>Anemone nemorosa</i>	2.1			0,6 (43)a	0,8 (49)a	1,4 (62)a	0,9 (51)a	1,5 (49)a	0,2 (38)a
<i>Geranium robertianum</i>	2.1		V	0,5 (24)a	1,1 (24)a	1,0 (32)a	0,4 (35)a	0,2 (24)a	+ (11)a
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1.1			1,0 (11)a	0,9 (8)a	0,5 (19)a	0,3 (16)a	0,2 (8)a	-a
<i>Clematis vitalba</i>	2.1		G	0,2 (24)a	0,3 (27)a	0,7 (32)a	1,0 (38)a	0,4 (22)a	0,2 (19)a
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1.1			0,1 (14)a	0,3 (19)a	0,5 (22)a	0,5 (22)a	0,2 (19)a	0,1 (16)a
<i>Oxalis acetosella</i>	1.1		V	0,2 (19)a	0,3 (14)a	0,5 (14)a	0,5 (16)a	0,2 (14)a	+ (3)a
<i>Hypericum perforatum</i>	2.2			0,1 (27)ab	0,3 (32)a	0,4 (35)a	0,1 (24)abc	0,1 (5)bc	+ (3)c
<i>Anemone ranunculoides</i>	1.1			0,2 (32)a	0,2 (41)a	0,3 (35)a	0,2 (35)a	0,3 (16)a	0,1 (24)a
<i>Athyrium filix-femina</i>	2.1			0,1 (16)a	0,2 (27)a	0,3 (22)a	0,3 (32)a	0,2 (24)a	0,1 (19)a
<i>Alliaria petiolata</i>	2.1			0,3 (22)a	0,2 (30)a	0,1 (22)a	0,1 (16)a	0,1 (16)a	+ (5)a
<i>Cornus sanguinea</i>	2.1		G	+ (11)a	0,1(19)a	0,2 (22)a	0,3 (30)a	0,1 (19)a	0,1 (16)a
<i>Galeopsis tetrahit</i>	2.1			0,2 (30)ab	0,2 (35)ab	0,2 (43)a	0,1 (19)bc	0,2 (19)bc	-c
<i>Epilobium montanum</i>	2.1			0,1 (24)abc	0,1 (22)abc	0,2 (32)a	0,1 (27)ab	+ (8)bc	+ (3)c
<i>Poa angustifolia</i>	2.2		V	0,1 (11)ab	0,1 (14)ab	0,2 (30)a	0,1 (22)ab	0,1 (3)b	+ (3)b
<i>Fragaria vesca</i>	2.1	L		0,1 (16)a	0,1 (22)a	0,2 (24)a	0,2 (24)a	0,2 (16)a	0,1 (15)a
<i>Elymus caninus</i>	1.1			0,1 (19)a	+ (5)a	0,1 (19)a	0,2 (24)a	0,1 (11)a	+ (11)a
<i>Actaea spicata</i>	1.1			0,1 (16)a	0,2 (22)a	0,2 (22)a	0,2 (19)a	0,1 (16)a	+ (14)a
<i>Sonchus asper</i>	O			0,1 (27)a	0,1 (22)a	0,1 (15)ab	+ (3)b	-b	-b
<i>Epilobium ciliatum ssp. adenocaulon</i>	2.2			+ (5)bc	0,1 (19)ab	0,1 (24)a	0,1 (14)abc	-c	-c
<i>Hieracium murorum</i>	2.1			0,1 (16)a	0,1 (22)a	0,1 (19)a	0,1 (16)a	+ (5)a	+ (5)a
<i>Sambucus racemosa</i>	2.1			-b	+ (3)b	+ (8)ab	0,1 (21)a	-b	-b
<i>Arctium lappa</i>	2.2			0,1 (16)a	0,1 (16)a	0,1 (14)a	0,1 (19)a	-a	-a
<i>Melica nutans</i>	1.1			0,1 (14)a	0,1 (14)a	0,1 (19)a	0,1 (14)a	0,1 (11)a	+ (3)a
<i>Epipactis atrorubens</i>	2.1		RL3	+ (11)a	+ (8)a	0,1 (19)a	0,1 (14)a	+ (8)a	+ (8)a
<i>Poa trivialis</i>	2.1			+ (3)bc	+ (5)abc	0,1 (19)a	0,1 (16)ab	-c	-c
<i>Ajuga reptans</i>	2.1			+ (5)ab	+ (5)ab	0,1 (19)a	0,1 (11)ab	+ (3)ab	+ (3)b
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2.1	F		+ (16)a	0,1 (11)a	0,1 (14)a	0,1 (16)a	0,1 (16)a	+ (8)a
<i>Carex pairae</i>	2.1	L		+ (8)a	+ (3)a	0,1 (16)a	0,1 (16)a	+ (11)a	+ (3)a
<i>Ranunculus repens</i>	2.1	F		0,1 (14)a	0,1 (11)a	+ (3)a	+ (5)a	+ (3)a	-a
<i>Festuca gigantea</i>	1.1	F	V	+ (5)a	0,1 (8)a	0,1 (14)a	0,1 (11)a	0,1 (8)a	-a
<i>Maianthemum bifolium</i>	1.1			0,1 (11)a	0,1 (14)a	0,1 (11)a	+ (5)a	+ (3)a	+ (3)a
<i>Plantago major</i>	O			+ (11)a	+ (3)a	+ (3)a	+ (8)a	-a	-a
<i>Verbascum thapsus</i>	2.2			+ (3)a	0,1 (11)a	+ (3)a	+ (3)a	+ (3)a	-a
<i>Carduus crispus</i>	O			+ (8)a	+ (5)a	+ (11)a	+ (5)a	+ (5)a	-a
<i>Salix caprea</i>	2.1			+ (3)a	+ (8)a	+ (5)a	+ (11)a	+ (8)a	-a
<i>Acer campestre</i>	2.1		G	+ (5)a	+ (5)a	+ (5)a	+ (11)a	-a	+ (3)a
<i>Lapsana communis</i>	2.1			+ (5)a	+ (3)a	0,1 (11)a	+ (5)a	+ (3)a	+ (3)a
<i>Viola hirta</i>	2.1			+ (5)a	0,1 (11)a	0,1 (11)a	0,1 (14)a	+ (5)a	+ (8)a
<i>Taraxacum sect. Erythrosperma</i>	O			-b	+ (5)b	0,3 (27)a	0,2 (11)b	-b	-b
<i>Dactylis glomerata</i>	2.2	LO		-a	+ (3)a	0,1 (14)a	0,2 (5)a	0,1 (3)a	+ (3)a
<i>Hypericum hirsutum</i>	1.2			-a	+ (8)a	0,1 (14)a	+ (3)a	+ (8)a	-a
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	2.1	L	G	-a	+ (5)a	0,1 (8)a	0,1 (11)a	+ (8)a	+ (5)a

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2014	2024
Indifferent bzw. schwankend									
<i>Allium ursinum</i>	1.1		G	27,4 (70)a	27,7 (73)a	28,9 (81)a	28,2 (78)a	30,4 (68)a	30,5 (81)a
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	0,5 (70)c	1,0 (84)ab	1,2 (87)ab	1,3 (92)ab	1,4 (84)a	0,9 (97)bc
<i>Arum maculatum</i>	1.1			0,6 (68)ab	0,6 (70)ab	0,8 (78)a	0,7 (78)ab	1,0 (81)a	0,3 (76)b
<i>Hedera helix</i>	1.1		G	0,8 (30)a	0,7 (38)a	0,7 (38)a	0,9 (41)a	0,8 (38)a	0,2 (43)a
<i>Polygonatum multiflorum</i>	1.1			0,2 (32)a	0,2 (30)a	0,2 (30)a	0,1 (27)a	0,6 (38)a	0,1 (24)a
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	0,1 (22)a	0,1 (32)a	0,2 (30)a	0,1 (24)a	0,2 (38)a	0,1 (27)a
<i>Acer platanoides</i>	2.1		G	0,1 (11)a	0,1 (19)a	0,1 (22)a	0,1 (27)a	0,2 (32)a	0,1 (32)a
<i>Dryopteris carthusiana</i>	2.1		G	0,1 (22)a	0,1 (16)a	0,1 (19)a	0,1 (16)a	0,2 (30)a	0,1 (24)a
<i>Poa nemoralis</i>	2.1		V	0,1 (24)a	0,1 (22)a	0,1 (24)a	0,1 (19)a	0,2 (22)a	0,1 (19)a
<i>Carex digitata</i>	1.1			+ (8)a	+ (5)a	0,1 (16)a	0,1 (19)a	0,2 (19)a	0,1 (16)a
<i>Carex flacca</i>	2.1		G	0,1 (14)a	0,1 (11)a	0,1 (14)a	0,1 (16)a	0,2 (19)a	0,1 (14)a
<i>Euonymus europaeus</i>	2.1		G	0,1 (11)a	0,1 (8)a	0,1 (8)a	0,2 (11)a	0,2 (8)a	+ (11)a
<i>Quercus spec. (petraea, robur)</i>	2.1		G	+ (16)a	+ (19)a	0,1 (24)a	0,1 (32)a	0,1 (38)a	0,1 (27)a
<i>Epipactis helleborine</i>	1.1			+ (11)a	+ (8)a	+ (14)a	+ (11)a	0,1 (30)a	+ (11)a
<i>Tilia platyphyllos</i>	1.1			+ (11)a	+ (3)a	0,1 (14)a	0,1 (16)a	0,1 (27)a	+ (14)a
<i>Carpinus betulus</i>	1.1		G	0,1 (16)a	0,1 (11)a	0,1 (16)a	0,1 (24)a	0,1 (11)a	0,1 (19)a
<i>Geum urbanum</i>	2.1		G	0,1 (19)a	0,1 (11)a	0,1 (19)a	0,1 (24)a	0,1 (14)a	0,1 (24)a
<i>Dryopteris dilatata</i>	2.1		G	+ (3)a	0,1 (14)a	0,1 (14)a	0,1 (22)a	0,1 (19)a	0,1 (16)a
<i>Rosa canina</i>	2.1			+ (5)a	+ (8)a	+ (11)a	0,1 (19)a	0,1 (14)a	+ (11)a
<i>Hepatica nobilis</i>	1.1			0,1 (11)a	0,1 (5)a	+ (5)a	0,1 (14)a	0,1 (11)a	0,1 (16)a
<i>Crataegus laevigata</i>	2.1		G	+ (3)a	+ (8)a	+ (8)a	+ (5)a	+ (16)a	+ (5)a
<i>Lonicera xylosteum</i>	1.1		G	0,1 (8)a	0,1 (11)a	0,1 (11)a	+ (5)a	+ (11)a	0,1 (14)a
<i>Solidago virgaurea</i>	2.1			+ (3)a	-a	0,1 (11)a	+ (5)a	+ (3)a	+ (3)a
<i>Agrostis capillaris</i>	2.1	L		+ (5)a	+ (3)a	0,1 (11)a	+ (3)a	-a	+ (3)a
<i>Sorbus aucuparia</i>	2.1		G	+ (5)a	+ (5)a	+ (5)a	-a	+ (11)a	+ (3)a
<i>Chaerophyllum temulum</i>	1.2			+ (3)ab	+ (11)a	-b	-b	-ab	+ (3)ab

Tab. A2: Mittlerer Prozent-Deckungsgrad und prozentuale Stetigkeit (in Klammern) von Pflanzenarten in der Kernfläche I (n = 48) im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren nach dem Windwurf von 1997. Dargestellt sind Arten mit mittlerem Deckungsgrad $\geq 1\%$ in mindestens einem Jahr oder einer Stetigkeit $\geq 10\%$ (+: Deckungsgrad unter 0,05 %). Die Gesamtdeckung der Baumschichten 1 und 2 in den Jahren 2015 und 2024 wurde nach der Formel von EWALD et al. (2011) kumuliert. Die Arten sind in den Vegetationsschichten nach Gewinnern, Verlierern und indifferente Arten sortiert (siehe Text). WA = Waldbindung der Arten nach SCHMIDT et al. (2011) und HEINKEN et al. (2022); Störungszeiger (SZ) für das *Hordelymo-Fagetum* nach SCHMIDT (2013) und DE = deutschlandweite Gewinner (G) und Verlierer (V) nach JANDT et al. (2022). RL3 = Art der Roten Liste nach GARVE (2004) mit Gefährdungskategorie. Verschiedene Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Deckungsgrad-Unterschiede zwischen den Jahren ($p \leq 0,05$, einfaktorielle ANOVA + Tukey-HSD-Post-hoc-Test (Normalverteilung) bzw. Kruskal-Wallis-Test + Dunn-Test mit Benjamini-Hochberg-Korrektur (keine Normalverteilung)). Die höchsten Werte sind jeweils fett markiert.

Tab. A2: Mean percentage coverage and percentage constancy (in brackets) of plant species of the core area I (n=48) in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years after the windthrow of 1997. Species with a mean coverage $\geq 1\%$ in at least one year or a constancy $\geq 10\%$ (+: coverage below 0.05%) are shown. The total coverage of tree layers 1 and 2 in 2015 and 2024 was cumulated according to the formula of EWALD et al. (2011). The species are sorted in the vegetation layers according to winners, losers and indifferent species (see text). WA = plant species bound to forest habitats according to SCHMIDT et al. (2011) and Hein-ken et al. (2022); disturbance indicator (SZ) for the *Hordelymo-Fagetum* according to SCHMIDT (2013) and DE = Germany-wide winners (G) and losers (V) according to JANDT et al. (2022). Different lowercase letters indicate significant differences in coverage between the years ($p \leq 0.05$, single-factor ANOVA and Tukey HSD post-hoc test (normal distribution), Kruskal-Wallis and Dunn tests with Benjamini-Hochberg correction (non-normal distribution)). The highest values are marked in bold.

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2015	2024
Baumschicht									
Gewinner (deutlich)									
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	2,8 (56)d	7,3 (73)c	7,0 (71)c	6,7 (71)c	19,4 (77)b	41,2 (90)a
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	0,6 (17)b	1,2 (17)b	1,5 (19)b	1,6 (21)b	19,0 (94)a	16,5 (94)a
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	0,1 (8)b	0,5 (10)b	0,6 (13)b	0,6 (13)b	9,2 (73)a	19,4 (79)a
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	-b	-b	-b	-b	4,3 (33)a	6,4 (33)a
Strauchschicht									
Gewinner (deutlich)									
Gewinner (Tendenz)									
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	+ (6)cd	-d	0,2 (38)c	2,0 (81)b	14,3 (88)a	4,9 (85)ab
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	+ (21)b	0,1 (25)b	0,4 (56)a	0,5 (65)a	1,5 (40)a	0,7 (65)a
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	2.1	L	G	-c	+ (2)c	0,1 (10)bc	0,3 (21)ab	0,1 (10)bc	0,7 (27)a
<i>Lonicera xylosteum</i>	1.1		G	-b	-b	-b	-b	+ (8)ab	0,1 (10)a
<i>Prunus avium</i>	2.1			-a	+ (2)a	+ (6)a	+ (8)a	-a	+ (10)a
Verlierer (deutlich)									
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	3,0 (81)d	6,9 (92)c	21,2 (96)b	43,3 (100)a	6,2 (94)c	0,5 (48)e
Verlierer (Tendenz)									
<i>Rubus idaeus</i>	2.1	L	G	0,1 (17)c	0,8 (58)b	3,4 (85)a	8,8 (88)a	1,2 (54)b	1,4 (46)b
<i>Sambucus nigra</i>	2.1		G	1,0 (60)b	4,7 (69)a	6,6 (71)a	8,0 (67)a	5,2 (60)ab	2,4 (42)b
<i>Sambucus racemosa</i>	2.1			-c	0,3 (21)b	0,8 (56)a	0,8 (54)a	0,1 (10)bc	+ (2)c
Indifferent									
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	+ (8)a	0,1 (15)a	0,1 (19)a	0,2 (17)a	0,2 (4)a	0,1 (17)a
Krautschicht									
Gewinner (deutlich)									
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	0,1 (35)c	0,3 (63)b	0,4 (75)b	0,3 (65)b	0,6 (56)b	0,9 (100)a
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1.1			0,1 (6)b	0,1 (8)b	0,1 (10)b	0,1 (10)b	0,6 (69)a	0,8 (79)a
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	+ (2)b	+ (6)b	0,1 (10)b	+ (2)b	+ (15)b	0,1 (31)a
<i>Prunus avium</i>	2.1			+ (4)b	-b	+ (10)ab	+ (2)b	+ (13)ab	0,1 (21)a

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2015	2024
<i>Dryopteris dilatata</i>	2.1		G	-b	+ (2)b	+ (2)b	+ (2)b	0,2 (31)a	0,2 (42)a
<i>Corylus avellana</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	+ (2)b	0,4 (27)a
<i>Quercus spec. (petraea, robur)</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	+ (8)b	0,1 (23)a
Gewinner (Tendenz)									
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1.1			0,1 (23)c	0,2 (35)c	0,5 (71)b	0,6 (75)b	16,6 (96)a	0,5 (85)b
<i>Corydalis cava</i>	1.1			1,7 (21)a	0,1 (15)a	0,2 (17)a	0,5 (19)a	2,9 (29)a	1,4 (29)a
<i>Dactylis polygama</i>	1.1			0,2 (15)c	0,1 (19)c	0,2 (33)bc	0,2 (29)bc	2,3 (65)a	0,5 (52)b
<i>Athyrium filix-femina</i>	2.1			0,1 (21)cd	0,1 (13)d	0,2 (33)bcd	0,2 (38)abc	0,5 (58)a	0,6 (52)ab
<i>Geum urbanum</i>	2.1		G	0,1 (15)b	0,1 (15)b	0,1 (19)b	0,5 (35)a	0,2 (46)a	0,2 (56)a
<i>Dryopteris carthusiana</i>	2.1		G	+ (2)c	0,1 (15)c	0,2 (46)b	0,3 (58)ab	0,4 (77)a	0,3 (67)ab
<i>Anemone ranunculoides</i>	1.1			0,1 (23)ab	-c	0,1 (10)bc	0,1 (23)ab	0,4 (33)a	0,1 (27)ab
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2.1	F		+ (2)c	0,1 (13)bc	0,2 (29)b	0,2 (27)b	0,3 (56)a	0,1 (27)b
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	2.1	L	G	+ (4)c	0,1 (8)bc	0,2 (23)abc	0,2 (25)ab	0,1 (27)ab	0,3 (40)a
<i>Viola reichenbachiana</i>	1.1		V	0,1 (23)a	0,1 (19)a	0,2 (44)a	0,1 (25)a	0,2 (44)a	0,2 (56)a
<i>Elymus caninus</i>	1.1			+ (2)b	+ (2)ab	+ (4)ab	-b	0,1 (8)b	0,1 (15)a
<i>Dactylis glomerata</i>	2.2	LO		-c	+ (6)bc	0,1 (25)a	+ (6)bc	0,1 (15)abc	0,1 (19)ab
<i>Carpinus betulus</i>	1.1		G	-a	+ (4)a	+ (10)a	+ (4)a	+ (2)a	0,1 (10)a
<i>Rosa canina</i>	2.1			-b	-b	+ (2)b	+ (2)b	+ (15)a	+ (6)ab
<i>Viburnum opulus</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	+ (10)a	0,1 (15)a
<i>Phyteuma spicatum</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	+ (4)ab	+ (10)a
Verlierer (deutlich)									
<i>Cirsium arvense</i>	2.2			0,2 (48)c	1,2 (69)b	3,1 (88)a	2,8 (88)a	+ (6)d	-d
<i>Hypericum perforatum</i>	2.2			0,1 (23)c	0,3 (42)ab	0,5 (63)a	0,2 (33)bc	0,1 (23)cd	-d
<i>Epilobium ciliatum ssp. adenocaulon</i>	2.2			0,1 (33)b	0,3 (63)a	0,1 (23)bc	0,1 (23)bc	+ (6)cd	-d
<i>Galeobdolon montanum</i>	1.1			40,3 (100)b	41,9 (100)b	49,7 (100)a	44,1 (100)ab	20,7 (100)c	3,7 (100)d
<i>Carex sylvatica</i>	1.1		G	2,6 (92)c	6,3 (90)b	12,4 (98)a	13,8 (96)a	3,9 (96)b	0,5 (94)d
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	3,2 (83)b	10,2 (96)a	11,8 (100)a	8,2 (100)a	0,5 (75)c	0,4 (81)c
<i>Hordelymus europaeus</i>	1.1		V	5,9 (92)ab	5,5 (75)a	5,5 (96)b	1,2 (90)c	1,9 (79)ac	0,3 (63)d
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	1,5 (75)bc	1,4 (88)b	3,3 (100)a	4,2 (98)a	0,6 (73)c	0,3 (73)d
<i>Atropa bella-donna</i>	1.2			0,2 (48)bc	2,1 (85)a	3,8 (96)a	2,8 (83)a	1,0 (44)b	0,1 (21)c
Verlierer (Tendenz)									
<i>Poa angustifolia</i>	2.2		V	+ (10)a	+ (2)a	0,1 (8)a	+ (2)a	-a	-a
<i>Sambucus nigra</i>	2.1		G	+ (6)c	0,2 (27)b	0,3 (48)a	0,3 (25)b	0,1 (31)b	-c
<i>Cirsium vulgare</i>	2.2			+ (17)b	0,3 (35)a	0,1 (38)a	0,2 (42)a	+ (6)b	-b
<i>Holcus lanatus</i>	2.2			+ (2)bc	+ (8)bc	+ (8)bc	0,2 (29)a	0,1 (17)ab	-c
<i>Calamagrostis epigejos</i>	2.1	L	G	+ (2)b	+ (6)b	0,1 (21)a	0,1 (19)a	+ (4)b	-b
<i>Verbascum thapsus</i>	2.2			+ (15)ab	0,1 (19)a	+ (6)ab	+ (8)ab	+ (2)b	-b
<i>Circaea lutetiana</i>	1.1			17,2 (98)a	4,0 (98)b	2,6 (100)bc	2,3 (100)b	8,4 (98)a	1,7 (96)c
<i>Stachys sylvatica</i>	1.1	F		8,8 (67)a	4,1 (69)a	2,8 (85)ab	1,0 (79)cd	1,0 (65)bc	0,4 (60)d
<i>Mercurialis perennis</i>	1.1		V	3,3 (19)b	3,5 (25)ab	8,3 (48)a	3,1 (27)b	2,9 (48)a	1,1 (29)b
<i>Impatiens parviflora</i>	1.1	Neo	G	+ (6)d	0,3 (29)bc	0,4 (38)b	4,0 (42)ab	0,7 (54)a	0,1 (13)cd
<i>Urtica dioica</i>	2.1	N	G	0,1 (8)c	0,2 (46)b	0,8 (85)a	1,3 (90)a	3,0 (81)a	0,4 (27)bc

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2015	2024
<i>Rubus idaeus</i>	2.1	L	G	0,1 (50)d	0,6 (63)c	1,7 (83)b	2,8 (96)a	1,7 (81)b	0,5 (50)cd
<i>Galium aparine</i>	2.1	LN		0,2 (29)bc	0,4 (33)b	0,8 (75)a	0,3 (44)b	0,1 (27)bc	+ (6)c
<i>Galeopsis tetrahit</i>	2.1			0,2 (38)b	0,6 (67)a	0,4 (79)a	0,1 (17)bc	0,1 (29)bc	+ (6)c
<i>Anemone nemorosa</i>	2.1			0,6 (23)a	0,4 (15)a	0,4 (25)a	0,2 (17)a	0,3 (23)a	0,1 (19)a
<i>Hypericum hirsutum</i>	1.2			0,1 (8)c	0,1 (21)bc	0,4 (52)a	0,3 (46)a	0,3 (33)ab	+ (6)c
<i>Chelidonium majus</i>	2.1			0,4 (17)a	0,4 (15)a	0,4 (27)a	0,1 (13)a	0,1 (8)a	+ (8)a
<i>Carex pairae</i>	2.1	L		+ (10)c	0,2 (29)ab	0,3 (42)a	0,2 (35)ab	0,1 (27)bc	+ (4)c
<i>Ajuga reptans</i>	2.1			0,1 (6)b	0,2 (19)ab	0,3 (31)a	0,1 (19)ab	0,2 (15)ab	+ (6)b
<i>Geranium robertianum</i>	2.1		V	0,2 (8)a	0,2 (15)a	0,3 (23)a	0,1 (23)a	0,3 (21)a	+ (13)a
<i>Scrophularia nodosa</i>	2.1			+ (15)b	0,2 (29)ab	0,2 (40)a	0,2 (44)a	0,2 (33)a	+ (13)b
<i>Polygonatum multiflorum</i>	1.1			0,1 (19)a	0,1 (17)a	0,2 (31)a	0,1 (17)a	0,1 (13)a	+ (10)a
<i>Alliaria petiolata</i>	2.1			0,1 (13)a	0,2 (27)a	0,1 (21)a	+ (6)a	0,1 (19)a	+ (10)a
<i>Milium effusum</i>	1.1			+ (6)a	0,2 (15)a	0,2 (25)a	0,2 (25)a	0,1 (21)a	+ (10)a
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	2.1	LN		0,1 (29)a	0,1 (13)ab	0,1 (23)a	+ (4)b	0,1 (29)a	+ (4)b
<i>Juncus effusus</i>	2.1		G	+ (2)b	0,1 (10)b	0,1 (25)a	0,1 (25)a	+ (2)b	+ (4)b
<i>Senecio ovatus</i>	1.2			+ (4)ab	+ (4)b	+ (4)b	0,1 (13)ab	0,1 (19)a	+ (2)b
<i>Sonchus asper</i>	O			+ (15)a	0,1 (15)ab	+ (8)abc	+ (4)abc	-c	-bc
<i>Campanula trachelium</i>	1.1	N		+ (4)a	+ (4)a	0,1 (10)a	+ (4)a	+ (6)a	+ (4)a
<i>Carex remota</i>	1.1	F		+ (6)a	+ (2)a	+ (6)a	0,1 (10)a	+ (2)a	+ (2)a
<i>Epilobium montanum</i>	2.1			-c	0,1 (13)abc	+ (2)bc	0,1 (17)a	0,1 (15)ab	+ (2)abc
<i>Poa trivialis</i>	2.1			-c	+ (6)bc	0,1 (19)ab	0,5 (31)a	0,1 (21)ab	-c
<i>Alopecurus pratensis</i>	2.2		G	-b	0,1 (10)ab	0,1 (23)a	+ (6)b	-b	-b
<i>Cirsium palustre</i>	2.1			-b	+ (17)a	-b	+ (2)b	-b	-b
<i>Bromus benekenii</i>	1.1			-b	+ (2)ab	0,1 (10)ab	0,1 (13)a	-b	-b
<i>Sambucus racemosa</i>	2.1			-a	+ (2)a	+ (4)a	+ (4)a	+ (10)a	-a
<i>Agrostis capillaris</i>	2.1	L		-b	-b	+ (2)b	+ (2)b	+ (10)a	-b
Indifferent bzw. schwankend									
<i>Allium ursinum</i>	1.1		G	59,6 (100)a	62,8 (100)a	62,6 (100)a	63,5 (100)a	60,9 (100)a	58,2 (100)a
<i>Arum maculatum</i>	1.1			0,6 (88)bc	0,6 (94)bc	0,6 (100)bc	0,6 (98)b	1,6 (100)a	0,5 (96)c
<i>Ficaria verna</i>	2.1			0,4 (19)a	0,1 (4)a	0,3 (10)a	0,4 (77)b	1,2 (19)a	0,2 (17)a
<i>Hedera helix</i>	1.1		G	0,1 (15)b	0,1 (17)b	0,6 (33)b	0,9 (88)a	0,8 (31)b	0,2 (40)b
<i>Melica uniflora</i>	1.1		V	0,2 (8)a	0,2 (8)a	0,1 (15)a	0,1 (10)a	0,1 (8)a	0,1 (21)a
<i>Veronica montana</i>	1.1			-b	0,1 (15)ab	0,2 (29)a	-b	0,1 (10)b	0,1 (17)ab
<i>Festuca gigantea</i>	1.1	F	V	-b	-b	-b	-b	0,4 (50)a	+ (6)b
<i>Salix caprea</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	+ (13)a	+ (2)b

Tab. A3: Mittlerer Prozent-Deckungsgrad und prozentuale Stetigkeit (in Klammern) von Pflanzenarten in der Kernfläche II (n=36) im Naturwald Hainholz in den Aufnahmejahren nach dem Windwurf von 1997. Dargestellt sind Arten mit mittlerem Deckungsgrad $\geq 1\%$ in mindestens einem Jahr oder einer Stetigkeit $\geq 10\%$ (+: Deckungsgrad unter 0,05 %). Die Gesamtdeckung der Baumschichten 1 und 2 in den Jahren 2015 und 2024 wurde nach der Formel von EWALD et al. (2011) kumuliert. Die Arten sind in den Vegetationsschichten nach Gewinnern, Verlierern und indifferente Arten sortiert (siehe Text). WA = Waldbindung der Arten nach SCHMIDT et al. (2011) und HEINKEN et al. (2022); Störungszeiger (SZ) für das *Hordelymo-Fagetum* nach SCHMIDT (2013) und DE = deutschlandweite Gewinner (G) und Verlierer (V) nach JANDT et al. (2022). RL3 = Art der Roten Liste nach GARVE (2004) mit Gefährdungskategorie. Verschiedene Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Deckungsgrad-Unterschiede zwischen den Jahren ($p \leq 0,05$, einfaktorische ANOVA + Tukey-HSD-Post-hoc-Test (Normalverteilung) bzw. Kruskal-Wallis-Test + Dunn-Test mit Benjamini-Hochberg-Korrektur (keine Normalverteilung)). Die höchsten Werte sind jeweils fett markiert.

Tab. A3: Mean percentage coverage and percentage constancy (in brackets) of plant species of the core area II (n=36) in the strict forest nature reserve Hainholz in the surveyed years after the windthrow of 1997. Species with a mean coverage $\geq 1\%$ in at least one year or a constancy $\geq 10\%$ (+: coverage below 0.05%) are shown. The total coverage of tree layers 1 and 2 in 2015 and 2024 was cumulated according to the formula of EWALD et al. (2011). The species are sorted in the vegetation layers according to winners, losers and indifferent species (see text). WA = plant species bound to forest habitats according to SCHMIDT et al. (2011) and HEINKEN et al. (2022); disturbance indicator (SZ) for the *Hordelymo-Fagetum* according to SCHMIDT (2013) and DE = Germany-wide winners (G) and losers (V) according to JANDT et al. (2022). RL = plant species of the Red Data Book according to GARVE (2004) with Red Data Book category "threatened". Different lowercase letters indicate significant differences in coverage between the years ($p \leq 0.05$, single-factor ANOVA and Tukey HSD post-hoc test (normal distribution), Kruskal-Wallis and Dunn tests with Benjamini-Hochberg correction (non-normal distribution)). The highest values are marked in bold.

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2015	2024
Baumschicht									
Gewinner (deutlich)									
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	0,4 (11)b	1,4 (28)b	1,2 (22)b	1,2 (22)b	12,0 (89)a	26,8 (92)a
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	0,1 (3)b	0,1 (3)b	0,2 (3)b	0,3 (3)b	17,3 (86)a	18,4 (89)a
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	10,6 (81)a	6,4 (72)a
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	-b	-b	-b	-b	9,3 (56)a	8,1 (50)a
<i>Acer platanoides</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	1,3 (14)b	4,8 (33)a
<i>Salix caprea</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	1,9 (28)	2,9 (31)
<i>Betula pendula</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	1,2 (22)a	2,4 (36)a
Gewinner (Tendenz)									
<i>Corylus avellana</i>	2.1			-c	-bc	-bc	-bc	1,4 (11)ab	1,6 (11)a
<i>Prunus avium</i>	2.1			-b	-b	-ab	-ab	0,5 (11)a	0,6 (8)ab
Indifferent bzw. schwankend									
<i>Clematis vitalba</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	0,7 (28)a	+ (3)b
Strauchschicht									
Gewinner (deutlich)									
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	-c	-c	0,1 (8)bc	0,2 (39)b	12,7 (100)a	7,1 (92)a
<i>Cornus sanguinea</i>	2.1			+ (3)b	-b	+ (3)b	0,1 (17)b	3,1 (44)a	0,8 (44)a
<i>Daphne mezereum</i>	1.1			-b	-b	+ (3)b	-b	+ (8)ab	0,1 (17)a
<i>Clematis vitalba</i>	2.1		G	-c	-c	-c	-c	2,3 (69)a	0,2 (33)b
Gewinner (Tendenz)									
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1			0,1 (31)c	0,1 (25)c	0,4 (58)b	0,9 (83)a	5,2 (61)a	3,2 (64)a
<i>Corylus avellana</i>	2.1			+ (3)b	-b	+ (3)b	0,1 (14)ab	1,6 (17)ab	1,5 (25)a
<i>Rosa canina</i>	2.1			-c	-c	-c	+ (6)bc	0,4 (31)a	0,1 (17)b
<i>Picea abies</i>	2.1			-c	-c	-c	+ (6)bc	0,2 (19)a	0,1 (17)ab

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2015	2024
<i>Crataegus laevigata</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-ab	0,1 (11)a	0,1 (14)a
<i>Prunus avium</i>	2.1			-b	-b	-b	+ (8)ab	+ (8)ab	0,1 (22)a
<i>Prunus spinosa</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	0,1 (14)a	+ (6)ab
Verlierer (Tendenz)									
<i>Rubus idaeus</i>	2.1			+ (8)c	0,1 (11)c	0,9 (75)b	4,4 (100)a	0,1 (19)c	-c
<i>Sambucus nigra</i>	2.1			0,3 (31)bc	0,8 (44)ab	1,2 (64)a	1,8 (72)a	0,5 (42)ab	-c
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1			0,2 (31)c	0,3 (44)bc	0,7 (61)ab	1,6 (75)a	1,7 (58)a	0,2 (22)c
<i>Sambucus racemosa</i>	2.1			-c	0,4 (36)b	0,9 (83)a	1,0 (86)a	+ (3)c	-c
<i>Acer platanoides</i>	2.1		G	-b	+ (6)b	+ (8)b	0,1 (25)a	0,1 (8)b	+ (3)b
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	2.1	L	G	-b	-b	-b	+ (8)ab	0,2 (17)a	-b
Indifferent									
<i>Lonicera xylosteum</i>	1.1			0,1 (25)c	0,1 (22)c	0,3 (44)bc	0,4 (53)ab	1,8 (61)a	0,3 (44)bc
<i>Ulmus glabra</i>	1.1			+ (11)b	0,1 (11)b	0,3 (36)ab	0,7 (53)a	1,0 (28)ab	0,5 (25)ab
<i>Salix caprea</i>	2.1			-b	-b	+ (14)b	0,2 (42)a	0,1 (6)b	0,1 (6)b
Krautschicht									
Gewinner (deutlich)									
<i>Cornus sanguinea</i>	2.1		G	+ (11)b	+ (11)b	0,1 (25)b	0,2 (33)b	0,7 (72)a	0,4 (86)a
<i>Elymus caninus</i>	1.1			0,1 (14)b	0,1 (8)b	0,2 (17)b	0,3 (25)b	0,7 (72)a	0,3 (67)a
<i>Poa nemoralis</i>	2.1		V	0,1 (25)b	0,1 (19)b	0,1 (14)b	0,1 (11)b	0,5 (64)a	0,3 (58)a
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1.1			+ (6)b	+ (8)b	+ (11)b	+ (11)b	0,5 (58)a	0,3 (56)a
<i>Quercus spec. (petraea, robur)</i>	2.1		G	+ (3)d	+ (17)cd	+ (3)d	0,1 (33)bc	0,1 (53)ab	0,2 (64)a
<i>Sanicula europaea</i>	1.1		RLV	+ (8)a	+ (3)a	+ (6)a	+ (8)a	+ (11)a	0,1 (14)a
<i>Corylus avellana</i>	2.1			+ (6)b	+ (6)b	+ (11)b	-b	+ (14)b	0,1 (50)a
<i>Epipactis helleborine</i>	1.1			+ (3)b	+ (6)b	-b	+ (3)b	+ (17)b	0,1 (33)a
<i>Eupatorium cannabinum</i>	2.1			-c	+ (3)c	0,1 (11)c	0,1 (19)c	3,0 (92)a	0,3 (61)b
<i>Agrimonia eupatoria</i>	2.2		G	-b	+ (3)b	-b	-b	+ (6)ab	0,1 (17)a
<i>Inula conyzae</i>	2.1		G	-b	-b	0,1 (11)b	+ (6)b	0,3 (53)a	0,1 (42)a
<i>Arctium nemorosum</i>	1.2			-b	-b	-b	-b	0,2 (42)a	0,2 (42)a
Gewinner (Tendenz)									
<i>Convallaria majalis</i>	2.1			4,4 (67)bc	2,5 (72)bc	0,6 (72)c	1,6 (75)bc	14,1 (83)a	3,5 (86)ab
<i>Mercurialis perennis</i>	1.1		V	0,4 (53)b	0,8 (53)b	1,0 (67)b	0,9 (72)b	7,0 (83)a	1,1 (83)b
<i>Carex flacca</i>	2.1		G	0,2 (42)d	0,4 (56)cd	0,8 (69)bc	1,1 (75)bc	5,6 (89)a	1,1 (83)b
<i>Clematis vitalba</i>	2.1		G	0,1 (19)d	0,3 (25)cd	1,2 (53)bc	1,5 (67)ab	2,2 (78)a	1,7 (86)ab
<i>Fragaria vesca</i>	2.1	L		+ (11)e	0,1 (11)de	0,3 (39)cd	0,4 (61)bc	1,0 (83)a	0,4 (81)b
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	2.1			0,1 (11)a	0,1 (17)a	0,2 (25)a	0,1 (19)a	0,6 (25)a	0,2 (28)a
<i>Solidago virgaurea</i>	2.1			+ (3)c	+ (8)bc	0,1 (8)bc	0,1 (14)bc	0,4 (39)a	0,1 (28)ab
<i>Arum maculatum</i>	1.1			0,1 (22)bc	0,1 (17)c	0,1 (25)bc	0,2 (33)abc	0,3 (58)a	0,2 (53)ab
<i>Ulmus glabra</i>	1.1		G	+ (17)b	0,2 (39)a	0,3 (56)a	0,3 (56)a	0,1 (44)a	0,2 (64)a
<i>Melica uniflora</i>	1.1		V	0,3 (11)a	0,1 (14)a	0,2 (17)a	0,1 (14)a	0,2 (25)a	0,2 (39)a
<i>Primula veris</i>	2.1		G	+ (3)c	0,1 (17)bc	0,1 (25)abc	0,2 (33)ab	0,2 (47)a	0,1 (33)ab
<i>Rosa canina</i>	2.1			+ (3)b	+ (6)b	+ (11)b	0,1 (39)a	0,1 (42)a	0,1 (44)a
<i>Prunus avium</i>	2.1			+ (3)c	+ (3)c	+ (14)bc	0,1 (25)ab	0,1 (33)a	0,1 (39)a

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2015	2024
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2.1	F		+ (8)bc	+ (3)c	0,1 (11)bc	0,1 (17)abc	0,1 (36)a	0,1 (28)ab
<i>Epipactis atrorubens</i>	2.1		RL3	+ (3)b	+ (3)b	+ (8)b	+ (17)ab	0,1 (31)a	0,1 (33)a
<i>Geum urbanum</i>	2.1		G	+ (3)b	+ (3)b	+ (3)b	0,1 (17)ab	+ (11)ab	0,1 (25)a
<i>Carex sylvatica</i>	1.1		G	0,1 (11)a	+ (3)a	+ (3)a	0,1 (8)a	+ (8)a	0,1 (19)a
<i>Sorbus aucuparia</i>	2.1		G	+ (3)a	+ (3)a	-a	+ (3)a	+ (8)a	+ (11)a
<i>Carex digitata</i>	1.1			+ (6)a	-a	+ (3)a	+ (6)a	+ (11)a	+ (8)a
<i>Dactylis glomerata</i>	2.2	LO		-b	+ (3)b	0,1 (17)ab	0,1 (17)ab	0,1 (11)ab	0,1 (28)a
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	2.1	L	G	-c	-c	0,1 (19)bc	0,1 (19)bc	0,4 (42)a	0,1 (33)ab
<i>Galium album</i>	2.2		G	-c	-c	+ (6)bc	0,1 (22)b	0,3 (50)a	0,1 (19)bc
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	2.1		RL3	-b	-b	0,1 (11)ab	0,1 (11)ab	0,3 (17)ab	0,2 (22)a
<i>Hordelymus europaeus</i>	1.1		V	-a	-a	+ (3)a	0,1 (11)a	+ (8)a	0,1 (14)a
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2.2			-a	-a	+ (8)a	0,1 (11)a	0,1 (11)a	+ (8)a
<i>Tilia platyphyllos</i>	1.1			-b	-ab	+ (8)ab	-ab	+ (11)ab	+ (14)a
<i>Bromus benekenii</i>	1.1			-b	-b	-b	+ (3)b	0,1 (19)a	+ (6)b
<i>Senecio jacobaea</i>	2.2			-b	-b	-b	+ (3)ab	0,1 (14)a	+ (6)ab
<i>Carex caryophyllea</i>	2.2			-b	-b	-b	+ (3)ab	0,1 (14)a	+ (8)ab
<i>Asplenium trichomanes</i>	2.1			-b	-ab	-ab	+ (3)ab	+ (11)ab	+ (11)a
<i>Prunus spinosa</i>	2.1		G	-b	-b	-b	-b	0,1 (22)a	0,1 (19)a
<i>Rubus caesius</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	0,1 (22)a	0,1 (11)ab
<i>Cystopteris fragilis</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	0,1 (17)a	+ (8)ab
<i>Lapsana communis</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	0,1 (17)a	+ (3)b
<i>Viburnum opulus</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	+ (3)b	+ (14)a
<i>Crataegus laevigata</i>	2.1		G	-c	-bc	-bc	-bc	+ (11)a	+ (11)ab
<i>Rosa spec.</i>	2.1			-b	-b	-b	-b	-b	+ (11)a
Verlierer (deutlich)									
<i>Festuca altissima</i>	1.1		G	0,1 (14)a	-b	-b	-b	-b	-b
<i>Cerastium holosteoides</i>	2.2			+ (11)a	-b	-b	-b	-b	-b
<i>Sonchus asper</i>	O			0,3 (61)b	0,4 (67)ab	0,4 (86)a	0,3 (69)ab	-c	-c
<i>Epilobium ciliatum</i> ssp. <i>adenocaulon</i>	2.2			0,1 (28)b	0,3 (56)a	0,4 (78)a	0,3 (64)a	-c	-c
<i>Chaenarrhinum minus</i>	O			+ (28)a	0,1 (28)a	0,1 (28)a	0,2 (33)a	-b	-b
<i>Impatiens parviflora</i>	1.1	Neo	G	7,2 (58)b	24,4 (97)a	33,0 (100)a	25,2 (100)a	0,1 (25)c	-c
<i>Atropa bella-donna</i>	1.2			1,9 (94)b	12,5 (100)a	9,3 (100)a	8,1 (100)a	0,1 (31)c	-c
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	O			0,1 (28)c	0,3 (53)ab	0,4 (64)a	0,2 (33)bc	0,1 (14)cd	-d
<i>Mycelis muralis</i>	2.1			1,5 (89)b	12,3 (97)a	6,1 (100)a	1,4 (100)b	0,3 (81)c	0,2 (50)c
<i>Cirsium arvense</i>	2.2			0,2 (42)c	0,5 (92)b	0,8 (94)ab	1,9 (100)a	0,2 (39)c	+ (8)d
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>	2.1	LN		0,7 (92)b	1,7 (92)a	1,2 (97)a	1,3 (97)a	0,4 (81)b	0,3 (67)c
<i>Galium aparine</i>	2.1	LN		0,1 (19)c	0,3 (64)b	0,9 (97)a	1,2 (92)a	0,1 (25)c	+ (8)c
<i>Sambucus nigra</i>	2.1		G	0,2 (42)bc	0,4 (64)a	0,4 (69)a	0,4 (61)ab	0,1 (33)cd	+ (6)d
<i>Scrophularia nodosa</i>	2.1			0,1 (19)bc	0,2 (33)ab	0,3 (56)a	0,3 (56)a	0,1 (19)bc	+ (3)c
Verlierer (Tendenz)									
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	O			+ (6)b	+ (6)b	0,1 (19)a	-b	-b	-b
<i>Poa annua</i>	O			0,1 (19)ab	0,2 (31)a	0,1 (25)a	+ (6)bc	-c	-c
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1.1			+ (3)a	0,1 (11)a	0,1 (11)a	0,1 (11)a	-a	-a

	WA	SZ	DE	1998	1999	2000	2001	2015	2024
<i>Arctium lappa</i>	2.2			+ (3)b	+ (3)b	0,1 (14)b	0,1 (33)a	-b	-b
<i>Achillea millefolium</i>	2.2			+ (6)a	+ (8)a	+ (8)a	0,1 (14)a	-a	-a
<i>Epilobium hirsutum</i>	O			+ (3)a	+ (3)a	+ (8)a	0,1 (11)a	-a	-a
<i>Carduus crispus</i>	O			+ (11)cd	0,1 (31)bd	0,3 (47)b	1,6 (81)a	+ (8)cd	-c
<i>Campanula rapunculoides</i>	2.1			0,1 (11)b	0,1 (17)b	0,3 (53)a	0,1 (19)b	0,1 (14)b	-b
<i>Circaea lutetiana</i>	1.1			+ (3)b	+ (6)b	0,1 (11)b	0,2 (44)a	0,1 (11)b	-b
<i>Poa trivialis</i>	2.1			+ (3)b	0,1 (17)b	0,4 (39)a	0,6 (58)a	+ (6)b	-b
<i>Erigeron canadensis</i>	2.2	N/E		+ (3)b	0,1 (17)b	0,3 (56)a	0,5 (69)a	+ (14)b	-b
<i>Plantago major</i>	O			+ (3)b	+ (8)b	0,2 (33)a	0,2 (31)a	+ (6)b	-b
<i>Festuca gigantea</i>	1.1	F	V	+ (6)a	+ (6)a	0,1 (11)a	0,1 (17)a	+ (11)a	-a
<i>Ranunculus repens</i>	2.1	F		+ (3)a	+ (8)a	0,1 (14)a	0,1 (14)a	+ (6)a	-a
<i>Rubus idaeus</i>	2.1	L	G	0,2 (47)e	0,6 (86)d	1,9 (100)b	6,9 (100)a	1,0 (97)c	0,3 (61)e
<i>Senecio ovatus</i>	1.2			0,3 (44)de	1,0 (81)c	1,8 (100)b	5,2 (100)a	0,3 (78)d	0,1 (31)e
<i>Hypericum perforatum</i>	2.2			0,4 (67)c	1,3 (86)b	2,6 (94)a	1,1 (94)b	0,6 (92)b	0,3 (61)c
<i>Poa compressa</i>	O			0,1 (22)b	0,1 (25)ab	0,2 (25)ab	0,4 (36)ab	1,0 (44)a	0,1 (11)b
<i>Verbascum thapsus</i>	2.2			0,1 (28)c	0,9 (58)ab	0,4 (81)ab	0,6 (94)a	0,3 (58)b	+ (8)c
<i>Urtica dioica</i>	2.1	N	G	+ (8)bc	0,1 (31)b	0,4 (57)a	0,8 (75)a	0,1 (25)bc	+ (3)c
<i>Cirsium vulgare</i>	2.2			0,1 (14)c	0,3 (56)b	0,3 (67)b	0,5 (94)a	0,1 (28)c	+ (6)c
<i>Epilobium angustifolium</i>	1.2		V	+ (8)cd	0,2 (28)bc	0,3 (50)b	0,5 (83)a	0,1 (25)cd	+ (3)d
<i>Poa angustifolia</i>	2.2		V	0,1 (19)b	0,2 (33)b	0,4 (58)a	0,5 (67)a	0,3 (22)b	0,1 (14)b
<i>Epilobium montanum</i>	2.1			+ (6)d	0,1 (25)cd	0,3 (50)ab	0,3 (67)a	0,1 (31)bc	+ (6)d
<i>Salix caprea</i>	2.1			+ (8)c	0,1 (22)bc	0,2 (39)b	0,3 (64)a	+ (3)c	+ (3)c
<i>Viola hirta</i>	2.1			0,1 (19)b	0,1 (19)b	0,3 (53)a	0,3 (61)a	0,1 (33)b	0,1 (19)b
<i>Geranium robertianum</i>	2.1		V	+ (6)ab	0,1 (17)ab	0,1 (14)ab	0,3 (31)a	0,1 (31)ab	+ (8)b
<i>Alliaria petiolata</i>	2.1			+ (11)c	0,1 (22)bc	0,2 (39)ab	0,2 (47)a	0,1 (11)c	+ (11)c
<i>Medicago lupulina</i>	O			+ (8)b	0,1 (14)ab	0,1 (22)ab	0,2 (33)a	0,1 (11)ab	+ (3)b
<i>Viola reichenbachiana</i>	1.1		V	+ (6)c	+ (8)bc	0,1 (28)a	0,1 (22)ab	-c	+ (3)c
<i>Senecio viscosus</i>	2.2			-b	0,1 (8)ab	0,3 (19)a	+ (8)ab	-b	-b
<i>Epilobium parviflorum</i>	O			-b	0,1 (14)b	0,1 (14)b	0,2 (33)a	-b	-b
<i>Lactuca serriola</i>	O			-b	0,1 (11)ab	0,1 (17)a	+ (8)ab	-b	-b
<i>Galeopsis tetrahit</i>	2.1			-c	0,4 (69)b	0,6 (92)a	0,6 (100)a	0,1 (22)c	-c
<i>Sambucus racemosa</i>	2.1			-b	0,1 (17)b	0,3 (58)a	0,3 (50)a	+ (11)b	-b
<i>Holcus lanatus</i>	2.2			-b	0,1 (14)ab	0,1 (17)ab	0,1 (28)a	+ (6)b	-b
<i>Cirsium palustre</i>	2.1			-b	+ (14)b	0,1 (14)b	0,2 (50)a	+ (39)b	-b
<i>Verbascum nigrum</i>	2.2			-c	+ (6)c	0,1 (14)bc	0,2 (50)a	0,1 (28)b	-c
<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.	2.2		V	-b	+ (6)ab	+ (3)b	0,1 (19)a	0,1 (11)ab	-b
<i>Sonchus arvensis</i>	O			-a	+ (3)a	+ (8)a	0,1 (14)a	+ (3)a	-a
<i>Myosotis arvensis</i>	O		V	-b	+ (3)ab	0,1 (11)a	+ (3)ab	+ (3)ab	-b
<i>Pimpinella major</i>	2.1			-b	+ (6)ab	-b	+ (3)ab	+ (14)a	-b
<i>Calamagrostis epigejos</i>	2.1	L	G	-d	+ (3)cd	0,1 (28)b	0,4 (56)a	0,1 (22)bc	+ (8)bcd
<i>Tussilago farfara</i>	2.2			-c	0,1 (14)bc	0,2 (33)ab	0,3 (39)a	0,1 (8)c	+ (39)c
<i>Betula pendula</i>	2.1			-c	+ (11)bc	0,1 (25)ab	0,2 (36)a	+ (14)bc	+ (6)c
<i>Agrostis stolonifera</i>	2.2		V	-c	+ (6)bc	+ (8)bc	0,1 (19)ab	0,2 (33)a	+ (6)bc
<i>Agrostis capillaris</i>	2.1	L		-b	+ (6)b	0,1 (11)b	0,2 (31)a	+ (3)b	+ (6)b
<i>Torilis japonica</i>	1.2			-b	+ (3)b	0,1 (14)ab	0,1 (19)a	+ (6)ab	+ (3)ab

<i>Campanula rotundifolia</i>	2.1		V	-a	+ (8)a	0,1 (14)a	0,1 (17)a	+ (6)a	+ (3)a
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	2.2		G	-b	+ (6)b	+ (6)b	0,1 (11)a	+ (3)b	+ (3)b
<i>Solanum dulcamara</i>	2.1			-a	+ (6)a	+ (8)a	0,1 (11)a	-a	+ (3)a
<i>Dryopteris carthusiana</i>	2.1		G	-b	-b	+ (3)b	0,2 (31)a	0,1 (22)a	+ (6)b
<i>Epilobium lamyi</i>	2.2			-b	-b	0,1 (11)b	0,2 (42)a	-b	-b
<i>Crepis biennis</i>	O			-a	-a	+ (6)a	+ (8)a	0,1 (14)a	-a
<i>Moehringia trinervia</i>	1.1			-a	-a	0,1 (11)a	-a	+ (8)a	-a
<i>Avenula pubescens</i>	O			-a	-a	+ (8)a	0,1 (11)a	+ (3)a	-a
<i>Chaerophyllum temulum</i>	1.2			-b	-b	-b	0,1 (11)a	-b	-b
Indifferent bzw. schwankend									
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1.1			0,6 (47)d	0,5 (61)cd	1,0 (78)c	2,2 (92)b	5,0 (100)a	0,9 (100)bc
<i>Dactylis polygama</i>	1.1			0,3 (33)c	0,3 (28)c	0,8 (61)b	1,4 (86)b	3,7 (94)a	0,4 (81)b
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1.1			0,5 (6)ab	1,1 (6)a	0,4 (6)ab	0,4 (11)abc	0,4 (28)c	0,1 (28)bc
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1		G	0,2 (33)b	0,3 (58)b	0,4 (83)a	0,5 (86)a	0,9 (75)a	0,3 (83)b
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.1		G	0,3 (50)d	0,5 (81)bc	0,5 (89)ab	0,8 (92)a	0,4 (81)bcd	0,4 (89)cd
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.1		G	0,1 (25)b	0,6 (69)a	0,7 (81)a	0,5 (78)a	0,2 (47)b	0,3 (69)b
<i>Allium ursinum</i>	1.1		G	0,2 (19)a	0,4 (17)a	+ (6)a	0,3 (17)a	0,8 (19)a	0,2 (19)a
<i>Acer platanoides</i>	2.1		G	0,1 (31)b	0,2 (39)ab	0,3 (61)a	0,4 (58)a	0,1 (42)ab	0,2 (53)ab
<i>Hieracium murorum</i>	2.1			0,1 (25)b	0,2 (31)ab	0,3 (47)ab	0,3 (58)a	0,2 (42)ab	0,2 (47)ab
<i>Campanula trachelium</i>	1.1	N		0,1 (25)a	0,1 (22)a	0,2 (53)a	0,2 (47)a	0,2 (31)a	0,1 (28)a
<i>Lonicera xylosteum</i>	1.1		G	0,1 (17)a	0,2 (33)a	0,2 (33)a	0,1 (28)a	0,2 (42)a	0,1 (33)a
<i>Arabis hirsuta</i>	2.1			+ (8)b	+ (6)b	0,1 (22)ab	0,2 (36)a	0,1 (14)b	0,1 (11)b
<i>Stachys sylvatica</i>	1.1	F		+ (6)a	0,1 (25)a	0,1 (28)a	0,1 (28)a	0,2 (33)a	0,1 (22)a
<i>Silene vulgaris</i>	2.1			+ (11)a	0,1 (17)a	0,1 (19)a	0,1 (25)a	0,1 (17)a	0,1 (14)a
<i>Picea abies</i>	2.1			0,1 (17)a	+ (17)a	+ (14)a	0,1 (22)a	0,1 (14)a	0,1 (19)a
<i>Actaea spicata</i>	1.1			+ (3)a	0,1 (8)a	0,1 (14)a	0,1 (17)a	0,1 (17)a	0,1 (22)a
<i>Daphne mezereum</i>	1.1			+ (11)a	0,1 (11)a	0,1 (14)a	0,1 (19)a	+ (8)a	0,1 (14)a
<i>Hedera helix</i>	1.1		G	+ (11)a	+ (6)a	0,1 (11)a	0,1 (11)a	+ (8)a	+ (8)a
<i>Plantago lanceolata</i>	2.2		V	+ (3)a	-a	+ (8)a	-a	+ (11)a	+ (3)a
<i>Carpinus betulus</i>	1.1		G	-c	+ (8)bc	+ (8)bc	0,1 (36)a	0,1 (22)ab	+ (14)bc