

Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation? – Untersuchungen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern des Göttinger Waldes (Süd-Niedersachsen, Deutschland)

Is herb-layer diversity related to tree-layer diversity? Studies from beech – valuable broadleaf tree species mixed stands of the Göttingen Forest (southern Lower Saxony, Germany)

Wolfgang Schmidt & Mario Streit

Abstract

One goal of modern silvicultural management in Central Europe is the promotion of mixed stands instead of pure stands. On base-rich sites, this frequently implies the development of mixed stands of European beech (*Fagus sylvatica*) and secondary broadleaved tree species, instead of pure beech stands. It is crucial to study the effects of these tree-layer diversity changes on herb-layer vegetation, since a species-rich and productive herb-layer vegetation contributes significantly to forest ecosystem functioning. In deciduous stands within the Göttingen Forest (southern Lower Saxony), we investigate whether herb-layer diversity was related to canopy-layer diversity, and to ascertain possible causal mechanisms. On 63 plots (400 m² each), diversity and productivity of the herb layer were estimated using a tree layer species composition gradient from one tree species (beech) up to five tree species. Site factors pH and PAR-transmissivity were measured directly and the water and nitrogen supply were estimated indirectly by Ellenberg indicator values.

In the limestone beech forest (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*), the herb-layer vegetation of stands rich in canopy species was not more diverse than herb-layer vegetation of beech-dominated stands. Herb-layer biomass was positively correlated with herb-layer diversity, but was not promoted by tree-layer diversity. With increasing beech proportion, pH-value of the upper soil horizon decreased but without any effect on herb-layer diversity and productivity. Small-scale light and soil heterogeneity was insignificant for herb-layer diversity. Several herb-layer species were moderately correlated with tree-layer diversity and environmental factors.

The results contrast with results from Hainich National Park, where herb-layer vegetation of deciduous forests rich in canopy species appeared to be more diverse than herb-layer vegetation of beech-dominated stands. Potential causes for this contrasting result could stem from the studies methodology (e.g. plot selection), site homogeneity (especially the broad range of the cover of loess and clay content of the Hainich National Park soils), forest history and management, as well as the contribution of different secondary tree species (especially the influence of lime). Therefore, further observational and experimental studies are needed to improve our knowledge on the relationships of diversity and ecosystem functioning in forests.

Keywords: Biodiversity, *Fagus sylvatica*, *Hordelymo-Fagetum*, PAR-transmissivity, pH-value, productivity, Shannon-index, *Tilia cordata*, Ellenberg indicator values

Zusammenfassung

Ein Ziel des modernen Waldbaus in Mitteleuropa ist die Förderung von Mischbeständen anstelle von Reinbeständen. Auf basenreichen Standorten sollen daher an Stelle von Buchen-Reinbeständen Mischbestände aus Buche (*Fagus sylvatica*) und Edellaubhölzern entwickelt werden. Diese Wälder zeichnen sich durch eine artenreiche und produktive Krautschicht aus, die an vielen Ökosystemfunktionen entscheidend beteiligt ist. Ob mit einer Zunahme der Baumarten-Diversität eine Veränderung der Krautschicht-Diversität verbunden ist und welche kausalen Mechanismen möglicherweise dafür verantwortlich sind, wurde daher an den naturnah bewirtschafteten Buchen-Edellaubholz-Mischbeständen im Göttinger Wald (Süd-Niedersachsen) untersucht. Auf 63 Untersuchungsflächen (je 400 m²) mit einem Gradienten von nur einer Baumart (nur Buche) mit bis zu fünf Baumarten in der Baumschicht wurde die Artenzusammensetzung, Diversität und Produktivität der Krautschicht bestimmt. Als Umweltfaktoren wurden der pH-Wert und die PAR-Transmissivität direkt gemessen, die Wasser- und Stickstoffversorgung über die Zeigerwerte nach Ellenberg indirekt eingeschätzt.

In den Kalk-Buchenwäldern (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) konnten keine signifikanten Zusammenhänge zwischen der Diversität der Baumschicht und der Diversität und Produktivität der Krautschicht festgestellt werden. Mit zunehmendem Lichtangebot erhöhte sich die Diversität der Krautschicht. Gleichzeitig korrelierte die oberirdische Biomasse der Krautschicht positiv mit dem Shannon-Index der Krautschicht. Mit zunehmendem Buchen-Anteil sank der pH-Wert im oberen Mineralboden, ohne dass dies Auswirkungen auf die Diversität und Produktivität der Krautschicht hatte. Auch die kleinräumigen Unterschiede im Lichtangebot und der Basenversorgung hatten keinen Einfluss auf die Krautschicht-Diversität. Einzelne Krautschichtarten zeigten Beziehungen zur Baumarten-Diversität und zu den Umweltfaktoren, allerdings waren diese meist nur schwach ausgeprägt.

Die Untersuchungsergebnisse unterscheiden sich deutlich von Ergebnissen aus dem Nationalpark Hainich, wo in Laubwäldern ein enger Zusammenhang zwischen der Baumarten- und Krautschicht-Diversität nachgewiesen wurde. Mög-

liche Ursachen für diese gegensätzlichen Resultate können in der Methodik (Probeflächenauswahl), der Standorthomogenität (insbesondere die breitere Spanne in der Lössbedeckung und dem Tonanteil in den Böden des Hainichs), der Waldgeschichte und Bewirtschaftung sowie den beteiligten Mischbaumarten (insbesondere in der Rolle der Linde) liegen. Zusätzliche vergleichende und experimentelle Untersuchungen sind daher notwendig, um unser Wissen über die Zusammenhänge zwischen Diversität und Ökosystemfunktionen in Wäldern zu verbessern.

Stichwörter: Biodiversität, *Fagus sylvatica*, *Hordelymo-Fagetum*, PAR-Transmissivität, pH-Wert, Produktivität, Shannon-Index, *Tilia cordata*, Zeigerwerte

1 Einleitung

Ein Ziel des modernen Waldbaus ist die nachhaltige Ressourcennutzung, die häufig durch eine naturnahe Bewirtschaftung der Wälder sichergestellt werden soll. Stabile und produktive Waldökosysteme, die auch die ökonomischen und sozialen Ziele der Waldbewirtschaftung erfüllen, erwartet man in Zeiten des Klimawandels vor allem von Mischwäldern (LÜPKE 2004, RÖHRIG et al. 2006, BOLTE & IBISCH 2007). So werden auf bodensauren Standorten, wo heute noch weitgehend instabile Nadelholzreinbestände mit Fichte (*Picea abies*), Kiefer (*Pinus sylvestris*) oder auch Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) anstelle der von der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) geprägten Hainsimsen-Buchenwälder (*Luzulo-Fagetum*) dominieren, Mischbestände aus Buche und Nadelhölzern angestrebt (SPIECKER 2003, WECKESSER 2003, BUDE 2006, FRITZ 2006). Auf besser versorgten Standorten, insbesondere auf Kalkböden mit ausreichender Wasserversorgung, enthalten die Waldgersten-Buchenwälder (*Hordelymo-Fagetum*) von Natur aus einen gewissen Anteil an Edellaubhölzern wie Esche (*Fraxinus excelsior*), Ahorn (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*), Ulme (*Ulmus glabra*) oder Kirsche (*Prunus avium*) (DIERSCHKE 1989a, ELLENBERG 1996). Vor allem aus ökonomischen Gründen ist der Edellaubholzanteil in den Kalkbuchenwäldern in den letzten Jahrzehnten waldbaulich gezielt erhöht worden (WAGENHOFF 1975, MEYER et al. 1999, SPIECKER 2006).

Diversitätsveränderungen in der Baumschicht haben Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung anderer Organismengruppen sowie Ökosystemfunktionen wie Biomasseproduktion, Kohlenstoffbindung, Nährstoff- und Wasserumsatz, Stabilität und Selbstregulation (AUGUSTO et al. 2003, SCHERER-LORENZEN et al. 2005, BARBIER et al. 2008). Eine entscheidende Rolle kann die Waldbodenvegetation spielen, da eine produktive und artenreiche Krautschicht nicht nur Lebensgrundlage für viele Tierarten ist (HÖVEMEYER 1992, SCHAEFER 2003), sondern auch einen erheblichen Teil des oberirdischen Biomasse- und Nährstoffvorrats im Wald ausmachen kann (YARIE 1981, BOLTE et al. 2004). So vermag die Krautschicht bei Störungen des Ökosystems den unerwünschten Nährstoffaustrag zu puffern (BOLTE 2006), indem sie in Zeiten potentiell hoher Auswaschung durch die Stoffeinlagerung in Kräutern und Gräsern Grundwasserbelastungen reduziert (PETERSON & ROLFE 1982, MROZTEK 1998, BRÜNN 1999, BARTSCH et al. 2002). Aus diesen Gründen ist der Waldbau bemüht, neben einer produktiven Baumschicht auch eine produktive Waldbodenvegetation zu erhalten und zu fördern, sofern diese nicht die aufkommende Gehölzverjüngung durch Konkurrenz um Licht, Wasser oder Nährstoffe bedrängt (MORRIS et al. 1993, CASPER & JACKSON 1997, COLL et

al. 2003). Waldbodenpflanzen sind empfindliche Indikatoren für die natürlichen Standortverhältnisse und deren Veränderungen durch den Menschen (SCHMIDT 1999, 2005). Daher sollten sie auch deutliche Veränderungen anzeigen, wenn sich die Baumartenvielfalt erhöht und Ökosystemfunktionen verändern. Ergebnisse aus dem Nationalpark Hainich, wo die Baumschicht aus bis zu 11 Baumarten besteht, zeigen mit zunehmender Baumarten-Diversität eine Zunahme der Diversität und Produktivität in der Bodenvegetation (MÖLDER et al. 2006, 2008a, 2008b, 2008c). Interaktionen zwischen der Baum- und Krautschicht-Diversität werden vor allem auf die Wirkung der PAR-Transmissivität und der Streuqualität der Baumarten zurückgeführt (BARBIER et al. 2008). Bei den meist beschreibenden Untersuchungen bleibt jedoch häufig unklar, welche Rolle natürliche, nicht baumartenbedingte Standortunterschiede und die Waldgeschichte der Bestände spielen (MÖLDER et al. 2008b, 2008c). Aus diesem Grunde schien die Untersuchung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern auf Kalkstandorten im Göttinger Wald reizvoll. Diese sind zwar nicht so baumartenreich wie die Wälder des Nationalparks Hainich, entsprechen aber in der Bodenvegetation und in den Standortverhältnissen weitgehend dem *Hordelymo-Fagetum*, welches auch im Hainich großflächig die potentiell natürliche Vegetation bildet (AHRNS & HOFMANN 1998, MÖLDER et al. 2006).

Im Einzelnen wurden durch die Untersuchungen folgende Fragen beantwortet:

1. Steigt mit zunehmender Diversität der Baumschicht auch die Diversität und Produktivität der Krautschicht?
2. Ist die Diversität der Krautschicht mit Standortfaktoren (z.B. Licht, Basenversorgung) und deren Heterogenität verknüpft?
3. Welchen Einfluss übt die Buche als von Natur aus dominierende Baumart auf die Diversität und Produktivität der Bodenvegetation aus?

2 Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Göttinger Wald östlich bis nordöstlich der Stadt Göttingen (TK 1:25.000 Ebergötzen 4426/1 und 4426/3, 10°00'-03' östl. L., 51°31'-35' nördl. B.). Der „Göttinger Wald“ als eigener Wuchsbezirk bildet hier eine Muschelkalk-Hochfläche mit Höhen bis zu 425 m NN in einer typischen Schichtstufenlandschaft des Wuchsgebiets „Mitteldeutsches Trias-Berg- und Hügelland“ (GAUER & ALDINGER 2005). Ausgangsgestein für die Bodenbildung ist Unterer Muschelkalk, der im Untersuchungsgebiet mit Lösslehm in geringerer Mächtigkeit überdeckt und durchmischt ist (NAGEL & WUNDERLICH 1976). Kleinräumig wechseln flach- bis mittelgründige, biologisch sehr aktive Böden (vor allem Rendzina, Terra fusca und Übergangsformen wie Terra fusca-Rendzina oder Rendzina-Terra fusca) mit geringer Nutzwasserkapazität, aber guter Nährstoff- und Basenversorgung im Carbonat-Pufferbereich. Entsprechend der geringen Lössbeimengung im Oberboden nimmt der Schluffanteil von 60 % in 0 – 5 cm auf 45 % in 20 - 30 cm Bodentiefe ab, der Tonanteil aus dem Lösungsrückstand des Unteren Muschelkalks von 35 % (0 – 5 cm) auf 55 % zu (THÖLE & MEYER 1979, MEIWES et al. 1981, BRUMME 1986, MEIWES & BEESE 1988). Klimatisch ist das Gebiet dem subatlantischen Mittelgebirgsklima zuzuordnen, das bereits schwach subkontinental beeinflusst ist.

Für die Muschelkalk-Hochfläche beträgt die Jahresmitteltemperatur 7°C und der Jahresniederschlag (Freilandwert) 700 mm (EBRECHT 2005, GAUER & ALDINGER 2005).

Im Göttinger Wald sind heute naturnahe Edellaubholz-Buchen-Mischwälder vorherrschend, die zumeist aus Mittelwäldern hervorgegangen sind (WINTERHOFF 1963, WAGENHOFF 1975, 1991, DIERSCHKE 1989b). Mit Überführung in die Hochwaldbewirtschaftung wurden die Edellaubhölzer gezielt gefördert, so dass ihr Anteil heute im Wirtschaftswald deutlich über den natürlichen Verhältnissen liegt (MEYER et al. 1999).

3 Methodik

In acht Forstabteilungen des Untersuchungsgebiets wurden Buchen-Edellaubholz-Mischbestände mit vergleichbaren Standortverhältnissen ausgewählt: Plateaulagen oder schwach geneigte Oberhänge in 380 – 420 m NN mit vom Muschelkalk geprägten Böden ohne starke Lössbeimischung, vor allem flach- bis mittelgründige Rendzinen und Terra fusca mit ihren Übergangsformen, entsprechend den Kartierungseinheiten der Bodenkarte von Niedersachsen (Grundkarte 1:25.000, 4426 Ebergötzen, 1996). Die Bestände waren 100 bis 150 Jahre alt und wurden in der Vergangenheit naturnah bewirtschaftet, wobei der letzte forstliche Eingriff zum Untersuchungszeitpunkt mindestens drei Jahre zurück lag. Einbezogen in die Untersuchung waren Bestände des Naturwaldes Hünstollen (Forstamt Reinhausen Abt. 3013, MEYER et al. 1999, SCHMIDT 2005) und der Langzeitversuchsfläche „Göttinger Wald“ des Forschungszentrums Waldökosysteme (Forstamt Reinhausen Abt. 166, DIERSCHKE 1989b, 2006, SCHMIDT et al. 1989, SCHMIDT submitted), die seit mehreren Jahrzehnten nicht mehr forstlich genutzt wurden.

Im Frühjahr 2006 wurden vor Eintritt der Vegetationsperiode in jeder der acht Forstabteilungen je neun Untersuchungsflächen mit einer Größe von 400 m² (20 m x 20 m) eingerichtet: jeweils drei Flächen mit Buchen-Reinbeständen, drei Flächen mit zwei Baumarten (*Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*) sowie drei Flächen mit drei und mehr Baumarten (*Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* und weitere Edelbaumarten). Durch forstliche Eingriffe im Winter 2006/2007 sowie durch den Sturm Kyrill am 18./19.01.2007 waren insgesamt 9 Untersuchungsflächen stärker gestört, so dass sie für die weitere Auswertung ausgeschlossen wurden. Dadurch ergab sich eine leichte Verschiebung zu Ungunsten der Flächen mit zwei Baumarten und zu Gunsten der Flächen mit drei und mehr Baumarten (Table 1). Auf den

insgesamt 63 Untersuchungsflächen wurden Art, Anzahl und BHD sämtlicher lebender Bäume über der Derbholzgrenze (BHD > 7 cm) und über 5 m Höhe erfasst, sowie im Sommer 2006 der Deckungsgrad der Baumschicht insgesamt und nach Arten getrennt geschätzt. Grundflächen- und Deckungsgradanteile spiegeln die unter- und oberirdischen Mischungsverhältnisse wider (RÖHRIG et al. 2006) und bildeten die Grundlage für die Charakterisierung der Baumschichtvielfalt. Dazu wurden die Artenzahl in der Baumschicht [Species richness SR: n/400 m²], der Shannon-Index H' [$H' = -\sum p_i \ln p_i$, wobei p_i = relativer Anteil der Baumschichtarten an der Grundfläche bzw. am Deckungsgrad] und die Evenness E [$E = H'/H'_{max}$; $H'_{max} = \ln(n)$, wobei $n = SR$] berechnet (MAGURRAN 2004).

Die entsprechenden Diversitätsmerkmale (SR, Shannon-Index, Evenness) für die Krautschicht wurden auf der Basis von Vegetationsaufnahmen berechnet, die wegen der ausgeprägten Saisonalität im Kalkbuchenwald (DIERSCHKE 1989b, 2006) im Frühjahr (April/Mai 2006 zur *Anemone*-Blütezeit) und Sommer (Juli/August 2006 zur *Hordelymus europaeus*-Blütezeit) auf jeder Untersuchungsfläche angefertigt wurden. Dabei wurde der Deckungsgrad der Gefäßpflanzenarten in der Krautschicht (Wuchshöhe bis 50 cm) direkt in Prozent bestimmt. Zur Bestimmung der oberirdischen Biomasse der Krautschicht über Deckungsgrad und Sprosslänge mit Hilfe des Programms PHYTOCALC 1.4 (BOLTE 1999, 2006) wurden bei Krautschichtarten, die mindestens einen Deckungsgrad von 5 % erreichten, an je zehn Individuen einer Aufnahmefläche die gestreckte Spross- oder Blattlänge [cm] ermittelt. Die Nomenklatur der Pflanzennamen richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

Die Bestimmung von Standortfaktoren erfolgte zum einen durch direkte Messungen (pH-Wert, Licht), zum anderen indirekt (Wasserhaushalt, Stickstoffversorgung) über die Zeigerwerte nach ELLENBERG (2001). Zur Bestimmung der Bodenacidität wurden im Sommer 2006 Bodenproben aus dem Oberboden (0 – 10 cm Tiefe) entnommen. Dazu wurde jede Untersuchungsfläche in vier Quadranten (je 100 m²) geteilt, pro Quadrant fünf Bodenproben entnommen, diese zu einer Mischprobe zusammengeführt und im Labor der pH-Wert in H₂O bestimmt (HANDBUCH FORSTLICHE ANALYTIK 2006). Aus den vier Einzelwerten der Quadranten für jede Untersuchungsfläche wurde ein Mittelwert gebildet und der Variationskoeffizient als Maß für die kleinräumliche Heterogenität errechnet.

Tab. 1: Zahl der Untersuchungsflächen (je 400 m²) mit unterschiedlichen Artenzahlen in der Baumschicht in acht Abteilungen im Staatl. Forstamt Reinhausen (RE) und im Realgemeindewald Groß-Lengden (GL), getrennt nach Nichtwirtschaftswald (Naturwald Hünstollen, Langzeitversuchsfläche Göttinger Wald) und Wirtschaftswald.

Table 1: Number of plots (400 m² each) with increasing tree layer species richness in eight compartments of the forest district Reinhausen (RE) and Groß-Lengden (GL), classified into unmanaged (strict forest reserve Hünstollen, long-term research site Göttinger Wald) and managed forests.

Artenzahl in der Baumschicht	1	2	3	4	5	Summe
Nichtwirtschaftswald (RE 166, 3013)	6	3	7	1	1	18
Wirtschaftswald (RE 168, 3012, GL 1, 4, 5, 9)	16	12	10	7	-	45
Summe	22	15	17	8	1	63

Tab. 2: Die Vegetation der 63 Untersuchungsflächen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern im Göttinger Wald. Angegeben sind die Stetigkeit (%), der mittlere Deckungsgrad (%), \pm Standardfehler SE), der Median des Deckungsgrads (%) sowie der maximale Deckungsgrad (%) der Arten. Aufgeführt sind nur die Arten, die in mindestens 10 % der Aufnahmeflächen vertreten sind. HF: Differential- bzw. Charakterarten des *Hordelymo-Fagetum*, L: *Lathyrus*-Gruppe (Kalkzeiger, Trennarten des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*), C: *Circaea*-Gruppe (Zeiger für gutanhaltende Wasserversorgung, Trennarten des *Hordelymo-Fagetum circaetosum*), A: *Allium*-Gruppe (Frühjahrsgeophyten gut wasser- und nährstoffversorgter Böden), S: *Stellaria*-Gruppe (Schwerpunkt in Tieflagen), P: *Polygonatum*-Gruppe (Schwerpunkt in höheren Lagen) (nach DIERSCHKE 1989a). Zeigerwerte für Licht (L), Wasser (F), Bodenreaktion (R) und Stickstoff (N) nach ELLENBERG (2001).

Table 2: Vegetation of 63 research plots with beech-valuable broadleaved tree species mixed stands of the Göttinger Wald. Frequency (% of the relevés in which the species were recorded), mean cover (%), \pm standard error SE), median and maximum cover (%) of the most important species (at least 10 % frequency). HF: differential or character species of the *Hordelymo-Fagetum*, L: *Lathyrus* group (lime indicators, differential species of the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*), C: *Circaea* group (moist site indicators, differential species of the *Hordelymo-Fagetum circaetosum*), A: *Allium* group (spring geophytes on soils with good water and nutrient supply), S: *Stellaria* group (mainly in low altitudes), P: *Polygonatum* group (mainly in high altitudes) (according to DIERSCHKE 1989a). Indicator values for light (L), moisture (F), soil acidity (R) and nutrient (nitrogen) supply (N) according to ELLENBERG (2001).

	Stetigkeit (%)	Deckungsgrad (%)			Zeigerwert			
		Mittelwert \pm SE	Median	Maximum	L	F	R	N
Baumschicht								
<i>Fagus sylvatica</i>	100,0	60,6 \pm 4,2	65	98	3	5	x	x
<i>Fraxinus excelsior</i>	55,6	16,2 \pm 2,5	10	78	4	x	7	7
<i>Acer pseudoplatanus</i>	33,3	5,3 \pm 1,3	0	55	4	6	x	7
<i>Acer platanoides</i>	17,5	1,6 \pm 0,6	0	30	4	x	x	x
Strauchschicht								
<i>Fagus sylvatica</i>	95,2	16,2 \pm 2,5	7	80	3	5	x	x
<i>Acer pseudoplatanus</i>	73,0	4,8 \pm 1,2	1	45	4	6	x	7
<i>Fraxinus excelsior</i>	68,3	7,4 \pm 1,5	2	50	4	x	7	7
<i>Ulmus glabra</i>	38,1	0,7 \pm 0,2	0	10	4	6	7	7
<i>Acer platanoides</i>	28,6	0,8 \pm 0,2	0	9	4	x	x	X
<i>Crataegus laevigata</i> L	25,4	0,2 \pm 0,1	0	2	6	5	7	5
<i>Rubus idaeus</i>	23,8	0,4 \pm 0,2	0	10	7	x	x	6
<i>Sorbus aucuparia</i>	19,0	0,1 \pm 0,0	0	1	6	x	4	x
Krautschicht								
<i>Anemone nemorosa</i>	100,0	27,1 \pm 1,1	25	50	x	5	x	x
<i>Anemone ranunculoides</i> HF	100,0	12,5 \pm 0,5	10	20	3	6	8	8
<i>Acer pseudoplatanus</i>	98,4	3,8 \pm 0,7	2	25	4	6	x	7
<i>Fagus sylvatica</i>	98,4	1,2 \pm 0,1	1	5	3	5	x	x
<i>Fraxinus excelsior</i>	96,8	8,0 \pm 0,9	5	30	4	x	7	7
<i>Hordelymus europaeus</i> HF	96,8	2,0 \pm 0,3	1	15	4	5	7	6
<i>Galium odoratum</i>	93,7	4,4 \pm 0,6	2	20	2	5	6	5
<i>Asarum europaeum</i> L	92,1	10,2 \pm 1,0	10	25	3	5	7	6
<i>Acer platanoides</i>	92,1	1,9 \pm 0,4	1	25	4	x	x	x
<i>Melica uniflora</i>	90,5	2,5 \pm 0,4	2	15	3	5	6	6
<i>Cardamine bulbifera</i> P	87,3	1,4 \pm 0,1	1	3	3	5	7	6
<i>Mercurialis perennis</i> HF	85,7	7,2 \pm 1,2	3	40	2	x	8	7
<i>Lathyrus vernus</i> L	81,0	0,9 \pm 0,1	1	2	4	5	8	4
<i>Lamium galeobdolon</i>	79,4	1,8 \pm 0,4	1	20	3	5	7	5
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	79,4	0,7 \pm 0,1	1	3	4	5	8	5
<i>Carex sylvatica</i>	73,0	1,6 \pm 0,4	1	15	2	5	6	5
<i>Polygonatum verticillatum</i> P	73,0	0,5 \pm 0,1	0,5	1	4	5	4	5
<i>Oxalis acetosella</i>	66,7	1,6 \pm 0,3	1	15	1	5	4	6
<i>Hedera helix</i> S	61,9	2,1 \pm 0,6	1	30	4	5	x	x
<i>Viola reichenbachiana</i>	58,7	0,4 \pm 0,1	0,5	2	4	5	7	6
<i>Dryopteris filix-mas</i>	57,1	0,5 \pm 0,1	0,5	2	3	5	5	6
<i>Deschampsia cespitosa</i> C	54,0	1,0 \pm 0,3	0,5	15	6	7	x	3
<i>Crataegus laevigata</i> L	52,4	0,3 \pm 0,1	0,5	2	6	5	7	5

	Stetigkeit (%)	Deckungsgrad (%)			Zeigerwert			
		Mittelwert ± SE	Median	Maximum	L	F	R	N
<i>Ulmus glabra</i>	52,4	0,3 ± 0,1	0,5	2	4	6	7	7
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	50,8	0,7 ± 0,1	0,5	5	3	5	6	6
<i>Primula elatior</i>	50,8	0,6 ± 0,1	0,5	5	6	6	7	7
<i>Arum maculatum</i> HF	49,2	0,6 ± 0,1	0	2	3	7	7	8
<i>Allium ursinum</i> A	46,0	7,9 ± 1,9	0	85	2	6	7	8
<i>Pulmonaria officinalis</i> agg. S	44,4	0,5 ± 0,1	0	4	5	5	8	6
<i>Dryopteris carthusiana</i>	42,9	0,4 ± 0,1	0	4	5	x	4	3
<i>Dactylis polygama</i>	31,8	0,4 ± 0,1	0	3	5	5	6	5
<i>Stellaria holostea</i> S	31,8	0,3 ± 0,1	0	2	5	5	6	5
<i>Polygonatum multiflorum</i>	31,8	0,2 ± 0,1	0	1	2	5	6	5
<i>Stachys sylvatica</i> C	30,2	0,6 ± 0,3	0	20	4	7	7	7
<i>Vicia sepium</i>	23,8	0,1 ± 0,1	0	1	x	5	6	5
<i>Ranunculus auricomus</i> agg. L	23,8	0,1 ± 0,1	0	0,5	5	x	7	x
<i>Rubus idaeus</i>	22,2	0,2 ± 0,1	0	4	7	x	x	6
<i>Hepatica nobilis</i> L	19,1	0,3 ± 0,2	0	10	4	4	7	5
<i>Circaea lutetiana</i> C	17,5	0,1 ± 0,1	0	1	4	6	7	7
<i>Daphne mezereum</i> L	17,5	0,1 ± 0,1	0	1	4	5	7	5
<i>Hypericum hirsutum</i>	15,9	0,2 ± 0,1	0	3	7	5	8	7
<i>Crataegus monogyna</i>	15,9	0,1 ± 0,1	0	1	7	4	8	4
<i>Fragaria vesca</i>	15,9	0,1 ± 0,1	0	2	7	5	x	6
<i>Senecio ovatus</i> P	14,3	0,1 ± 0,1	0	1	7	5	x	8
<i>Milium effusum</i>	12,7	0,1 ± 0,1	0	3	4	5	5	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	12,7	0,1 ± 0,1	0	1	6	x	4	x
<i>Impatiens parviflora</i>	11,1	0,1 ± 0,1	0	1	4	5	X	6

Tab. 3: Statistische Angaben zu Diversitäts-, Produktivitäts- und Umweltparametern der 63 Untersuchungsflächen in den Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern im Göttinger Wald. SE: Standardfehler, VK: Variationskoeffizient (%).

Table 3: Diversity and productivity measures as well as environmental factors for all 63 research plots with beech-valuable broadleaved tree species mixed stands of the Göttinger Wald. SE: standard error, VK: coefficient of variation (%).

Parameter	Mittelwert	Median	min	max	SE	VK
Baumschicht						
Artenzahl/400 m ²	2,22	2,00	1,00	5,00	0,14	50,1
Shannon (Grundfläche)	0,50	0,63	0,00	1,49	0,05	80,6
Shannon (Deckungsgrad)	0,50	0,63	0,00	1,57	0,05	83,7
Evenness (Grundfläche)	50,8	68,3	0,00	100,0	5,0	77,9
Evenness (Deckungsgrad)	50,3	61,4	0,00	100,0	5,0	79,0
Buchen-Anteil (Grundfläche)	76,8	72,8	32,4	100,0	2,5	26,3
Buchen-Anteil (Deckungsgrad)	72,0	76,5	16,7	100,0	3,4	37,8
Krautschicht (ohne Naturverjüngung)						
Artenzahl/400 m ²	21,9	22,0	13,0	33,0	0,6	22,3
Shannon (Deckungsgrad)	2,13	2,17	1,31	2,91	0,04	15,0
Evenness (Deckungsgrad)	69,3	70,0	50,9	84,7	0,8	9,3
Biomasse (g/m ²)	54,0	39,2	16,4	389,4	7,0	103,5
Umweltfaktoren						
pH-Wert 0 – 10 cm (H ₂ O)	6,26	6,34	4,88	7,42	0,07	8,5
Relativer Lichtgenuss (%)	3,29	2,47	1,07	10,63	0,27	65,0
Zeigerwert Wasser	5,24	5,24	5,00	5,54	0,01	2,1
Zeigerwert Stickstoff	5,78	5,76	5,29	6,17	0,03	3,9

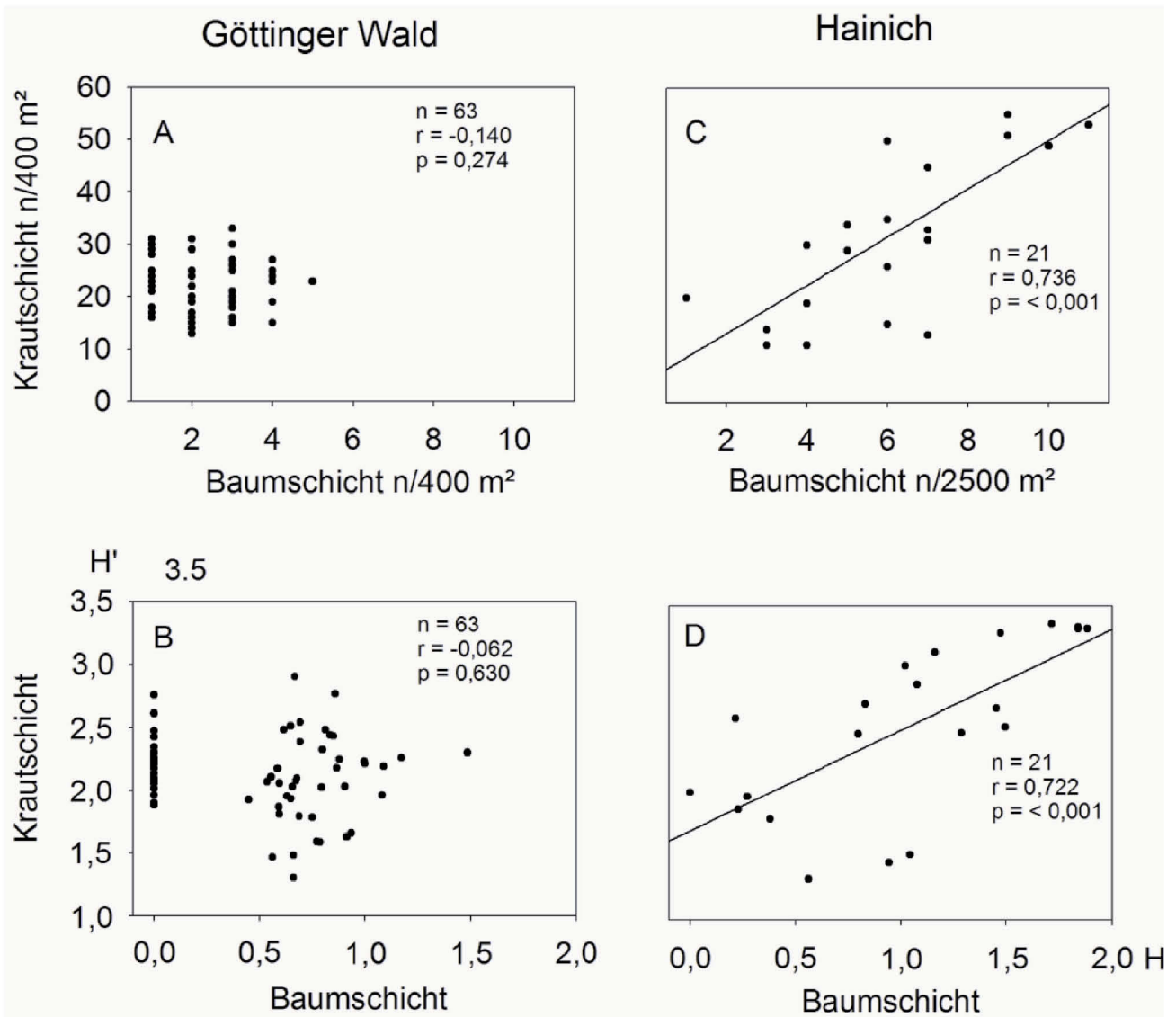


Abb. 1: Beziehung zwischen der Artenzahl (oben) und dem Shannon-Index (unten) der Baumschicht und Krautschicht (ohne Gehölze der Baumschicht) im Göttinger Wald (A, B, n = 63) und Hainich (C, D, n = 21, MÖLDER et al. 2008b). Die Angaben für die Baumschicht im Hainich beziehen sich auf 2.500 m², die der Krautschicht in beiden Gebieten auf 400 m² große Aufnahme­fläche. Der Shannon-Index für die Baumschicht wurde auf der Grundlage der Grundfläche berechnet.

Fig. 1: Relationship between tree and herb layer species richness (above) and Shannon index (below) of the Göttinger Wald (A, B, n = 63) and the Hainich National Park (C, D, n = 21, MÖLDER et al. 2008b). Tree layer data of the Hainich National Park were based on 2.500 m² plot size, herb layer data (without woody species of the tree layer) on 400 m² plot size in both research areas. The Shannon index of the tree layer was calculated on tree basal area.

Die Lichtbedingungen wurden im Juli und August 2007 an bedeckten Tagen bei diffuser Strahlung mit LI-190 Quantum Licor Inc., Nebraska, USA) gemessen. Dabei wurde für jede Untersuchungsfläche (400 m²) aus 20 bis 40 Einzelmessungen der PAR-Strahlung die relative Beleuchtungsstärke (PAR-Transmissivität) oberhalb der Krautschicht im Vergleich zur Freiland-Strahlung (oberhalb des Baumbestandes) als Mittelwert (mit Variationskoeffizient) errechnet. Für Zusammenhänge zwischen den Diversitätsmerkmalen von Baum- und Krautschicht, der oberirdischen Biomasse der Krautschicht und den Umweltparametern wurde eine parametrische Regression nach Pearson (bei normalverteilten Werten) bzw. der Spearmansche Rang-Korrelationskoeffizient (bei nicht normalverteilten Werten) berechnet. Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit dem Programm SPSS (SPSS

Inc.).

4 Ergebnisse

4.1 Vegetation

Die dominierende Baumart der Kalkbuchenwälder ist *Fagus sylvatica*. Entsprechend den Auswahlkriterien waren *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* in mehr als der Hälfte bzw. mehr als einem Drittel der Untersuchungsflächen beigemischt (Table 2). Zusätzlich fanden sich mit geringeren Anteilen *Acer platanooides*, *Ulmus glabra*, *Carpinus betulus*, *Tilia platyphyllos* und *Quercus robur*. Typische Straucharten wie *Crataegus laevigata*, *Rubus idaeus* oder *Daphne mezereum* sind in der Optimalphase dieser Wälder

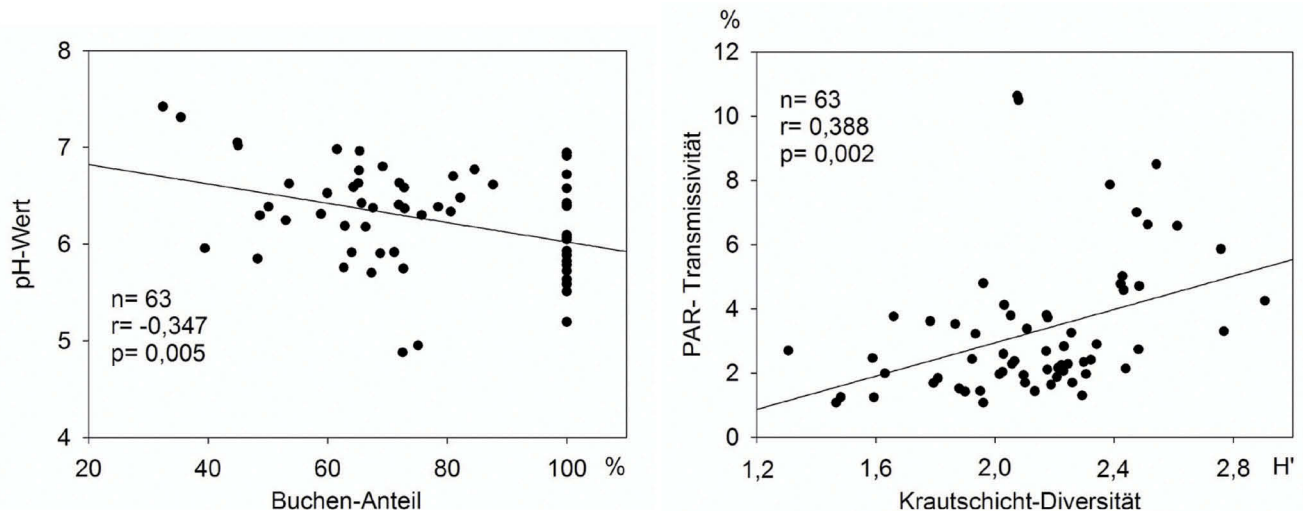


Abb. 2: Beziehung zwischen dem pH-Wert (0–10 cm, in H_2O gemessen) und dem Grundflächenanteil der Buche (oben) bzw. der PAR-Transmissivität (rel. Lichtgenuss) und dem Shannon-Index der Krautschicht (ohne Gehölze der Baumschicht, Deckungsgrad-Bezug) im Göttinger Wald ($n = 63$).

Fig. 2: Relationship between soil pH (0–10 cm, H_2O suspension) and the proportion of beech basal area (above) as well as the relationship between PAR transmissivity (relative irradiance intensity) and the Shannon index of the herb layer (without woody species of the tree layer) of the Göttinger Wald sites ($n = 63$).

mit ihrer häufig hallenartigen Struktur selten. Vielmehr dominiert in der Strauchschicht die Naturverjüngung aus den in der Baumschicht vorherrschenden Arten. Die Krautschicht des typischen frischen Kalkbuchenwaldes (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) ist artenreich (im Mittel 22 Arten/400 m^2 , ohne Naturverjüngung, Table 3) und zeichnet sich vor allem im Frühjahr durch eine üppige Entwicklung von Geophyten (vor allem *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*) aus. Charakteristisch ist, dass neben den Kalkzeigern und Differentialarten des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* (*Asarum europaeum*, *Crataegus laevigata*, *Daphne mezereum*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Ranunculus auricomus* agg. u. a.) auch die Zeigerarten für lang anhaltend gute Wasserversorgung aus der *Circaea*-Gruppe (*Circaea lutetiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Stachys sylvatica*) regelmäßig zu finden sind. Der Übergang von der kollinen Stufe zur montanen Stufe wird durch das gleichzeitige Auftreten von Arten der Tieflagen (*Hedera helix*, *Pulmonaria officinalis* agg., *Stellaria holostea*) und der höheren Lagen (*Cardamine bulbifera*, *Polygonatum verticillatum*, *Senecio ovatus*) deutlich (WINTERHOFF 1963, DIERSCHKE 1989a, 1989b, 2006, SCHMIDT 2005, Table 2).

4.2 Zusammenhang zwischen Baumarten-diversität und Krautschichtdiversität

In der Baumschicht finden sich zwischen 1 und 5 Arten, in der Krautschicht (ohne Baumverjüngung) zwischen 13 und 33 Arten pro 400 m^2 Aufnahmeffläche (Table 3). Die Diversitätsparameter Shannon-Index (H') und Evenness (E) sowie der Buchen-Anteil unterscheiden sich zwischen grundflächen- und deckungsgradbezogenen Werten in der Baumschicht nur geringfügig (Table 3). Die Regressionsanalyse zeigt, dass zwischen der Diversität der Baumschicht und der Diversität der Krautschicht kein signifikanter Zusammenhang besteht (Table 4, Figure 1A/B). Gleiches gilt auch für die Beziehung zwischen dem Buchen-Anteil und der Diversität der Krautschicht (Table 4). Aus Gründen der Übersichtlichkeit

werden bei den weiteren regressionsanalytischen Auswertungen nur noch der Shannon-Index und der Buchen-Anteil der Baumschicht (jeweils bezogen auf die Grundfläche) sowie der Shannon-Index der Krautschicht als unabhängige Variable berücksichtigt.

4.3 Zusammenhänge zwischen der Diversität, Umweltparametern und Produktivität der Krautschicht

Die pH-Werte bewegen sich zwischen dem Austauscher- und Carbonat-Pufferbereich (pH 4,9–7,4, im Mittel 6,3) (Table 3) und weisen dabei auf Grund der kleinräumigen Heterogenität der Bodenverhältnisse eine starke Streuung auf (mittlerer Variationskoeffizient der pH-Werte innerhalb der Untersuchungsflächen: 51 %). Der relative Lichtgenuss erreicht im Mittel 3,3 % der Freilandhelligkeit, zeigt dabei eine breite Spanne zwischen stark beschatteten (Minimum 1,1 % PAR-Transmissivität) und stärker aufgelichteten Untersuchungsflächen (Maximum 10,6 % PAR-Transmissivität, Table 3). Auch innerhalb der Flächen wechseln dunkle und hellere Teile stark (mittlerer Variationskoeffizient der PAR-Transmissivität innerhalb der Untersuchungsflächen: 47 %). Im Vergleich dazu variiert das über die Zeigerwerte nach ELLENBERG (2001) abgeleitete Wasser- und Stickstoffangebot nur wenig. Danach sind die Standorte einheitlich als frisch (mit schwacher Tendenz zu feucht) und mäßig stickstoffreich (mit Tendenz zu stickstoffreich) anzusprechen (Table 3).

Die Regressionsanalyse zeigt, dass unter den Umweltparametern und den Parametern der Baumschicht einzig zwischen dem pH-Wert und dem Buchen-Anteil ein signifikanter Zusammenhang besteht (Table 5): mit zunehmendem Buchen-Anteil sinkt der pH-Wert im oberen Mineralboden (Figure 2). Zwischen der Bodenvegetation und den Umweltparametern ergab sich dagegen ein gesicherter Zusammenhang beim relativen Lichtgenuss: mit zunehmenden Strahlungsangebot erhöht sich der Shannon-Index für

die Krautschicht (Table 5, Figure 2). Der Shannon-Index der Krautschicht zeigt einen schwach negativen Trend zur kleinräumigen Variabilität des Strahlungsangebots auf den Untersuchungsflächen ($r = -0,247$, $p = 0,051$), aber keinen Zusammenhang zur kleinräumigen Heterogenität des pH-Werts ($r = 0,147$, $p = 0,251$).

Die oberirdische Biomasse der Krautschicht (ohne Naturverjüngung) erreicht im Mittel 54 g/m^2 bei einer breiten Spanne zwischen 16 g/m^2 und 390 g/m^2 (Table 3). Geprägt durch eine sehr große Zahl von Einzelwerten mit unter 100 g/m^2 und nur wenigen höheren Werten ergibt sich ein gesicherter, positiver Zusammenhang zwischen der Biomasse und der Diversität der Krautschicht (Table 6).

Tab. 4: Korrelationen zwischen der Diversität und dem Buchen-Anteil der Baumschicht und der Diversität der Krautschicht (ohne Baumarten in der Naturverjüngung). r : Spearman-scher Rangkorrelationskoeffizient ($n = 63$). Es gibt keine signifikanten Zusammenhänge ($p \leq 0,05$).

Table 4: Correlations between diversity and beech proportion of the tree layer and diversity of the herb layer (without woody species of the tree layer). r : Spearman's correlation coefficient ($n = 63$). There are no significant correlations ($p \leq 0,05$).

Krautschicht	Baumschicht	
	r	p
	Artenzahl	
Artenzahl	-0,140	0,274
Shannon	-0,094	0,463
Evenness	-0,048	0,707
	Shannon (Grundfläche)	
Artenzahl	-0,098	0,443
Shannon	-0,062	0,630
Evenness	-0,046	0,718
	Shannon (Deckungsgrad)	
Artenzahl	-0,101	0,430
Shannon	-0,062	0,632
Evenness	-0,034	0,793
	Evenness (Grundfläche)	
Artenzahl	-0,157	0,220
Shannon	-0,153	0,230
Evenness	-0,091	0,480
	Evenness (Deckungsgrad)	
Artenzahl	-0,145	0,258
Shannon	-0,131	0,307
Evenness	-0,070	0,588
	% Buchen-Anteil (Grundfläche)	
Artenzahl	0,150	0,241
Shannon	0,123	0,337
Evenness	0,066	0,606
	% Buchen-Anteil (Deckungsgrad)	
Artenzahl	0,111	0,387
Shannon	0,098	0,444
Evenness	0,049	0,705

4.4 Verhalten einzelner Arten gegenüber Diversitäts- und Umweltparametern

Die prozentualen Deckungsgrade der häufigsten Krautschichtarten wurden mit der Diversität der Baumschicht,

dem Buchen-Anteil und den Umweltparametern auf eine signifikante Korrelation getestet (Table 7). Allgemein fallen die meist sehr schwachen Zusammenhänge auf (maximaler r -Wert $0,378$, $p = 0,002$, $n = 63$). Eine signifikant positive Korrelation mit der Baumschicht-Diversität (Shannon-Index) ergibt sich für *Hypericum hirsutum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Lamium galeobdolon* und *Lathyrus vernus*. Signifikant negativ mit dem Buchen-Anteil ist *Hepatica nobilis*, mit dem pH-Wert *Hedera helix* korreliert. Mit zunehmender PAR-Transmissivität steigen die Deckungsgrade von *Arum maculatum* und *Anemone nemorosa*, während die von *Lathyrus vernus* und *Polygonatum multiflorum* signifikant abnehmen, wenn das Lichtangebot am Waldboden steigt. Nach den Feuchte-Zeigerwert von ELLENBERG (2001) erhöht sich mit steigender Bodenfrische der Deckungsgrad von *Milium effusum* und *Lathyrus vernus*, während er bei *Anemone nemorosa* abnimmt. Überraschend hoch ist die Zahl signifikanter Korrelationen mit der mittleren Stickstoffzahl: Positiv korreliert sind *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Dactylis polygama*, *Melica uniflora*, *Ranunculus auricomus* agg., *Polygonatum verticillatum*, *Deschampsia cespitosa* und *Pulmonaria officinalis* agg., während *Hedera helix*, *Arum maculatum* und (etwas überraschend) auch *Allium ursinum* negativ mit der mittleren Stickstoffzahl korreliert sind.

5 Diskussion

Wie auch schon von EWALD (2002), NEUMANN & STARLINGER (2001) und AUBERT et al. (2004) gezeigt, konnte in der aktuellen Studie kein Hinweis auf eine positive Wechselwirkung zwischen der Baum- und Krautschicht-Diversität gefunden werden. Im Gegensatz dazu stehen die Ergebnisse von McCUNE & ANTOS (1981), BRADFIELD & SCAGEL (1984), HERMY (1988), LEUSCHNER (1999), INGERPUU et al. (2003), FERRETTI et al. (2006) und MÖLDER et al. (2006, 2008a, 2008b, 2008c), die eine positive Beziehung zwischen Baumschicht- und Krautschicht-Diversität fanden. LEUSCHNER (1999), INGERPUU et al. (2003) und MÖLDER et al. (2008b, 2008c) sehen als entscheidenden Mechanismus dafür vor allem die chemischen und biologischen Interaktionen zwischen den beiden Vegetationsschichten an. Nach einer Literaturübersicht von BARBIER et al. (2008) sind vor allem die Streuqualität und die PAR-Transmissivität der Baumarten in ihrer Wirkung auf die Diversität der Bodenvegetation ausschlaggebend.

In der vorliegenden Untersuchung ist der pH-Wert im oberen Mineralboden negativ mit dem Buchen-Anteil korreliert. Zahlreiche Autoren (PIGOTT 1989, NORDEN 1994, FINZI et al. 1998, NEIRYNCK et al. 2000, AUGUSTO et al. 2002, AUBERT et al. 2004, HAGEN-THORN et al. 2004, MÖLDER et al. 2008b, 2008c) weisen darauf hin, dass Buchen-Streu ebenso wie die Streu von Eichen (VAN OIJEN et al. 2005) zu Bodenversauerung mit geringerer Nährstoffversorgung führt. Laubstreu von *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* und *Prunus avium* führt dagegen zu günstiger Basenversorgung mit hohem pH-Wert (PIGOTT 1989, 1991, NORDEN 1994, AUGUSTO et al. 2002, AUBERT et al. 2004, HAGEN-THORN et al. 2004, PODRAZSKY & REMES 2005, VAN OIJEN et al. 2005). Zusätzlich kann die Pumpwirkung von Bäumen in baumartenreichen Beständen dafür sorgen, dass die Oberböden basenreicher sind als in buchendominierten Wäldern. Besonders *Fraxinus excelsior* nimmt erhebliche Mengen an Calcium und Magnesium aus dem Unterboden auf und befördert sie über die Streu in den Oberboden (GORDON 1964). Schließlich meiden Kalk- und Basenzeiger in der Krautschicht den stärker versauerten Stammablaufbereich von

Buchen (WITTIG & NEITE 1985). Die negative Korrelation des typischen Kalkzeigers *Hepatica nobilis* mit dem Buchen-Anteil könnte so mit den veränderten bodenchemischen Bedingungen und einer kleinflächig verstärkten Versauerung im Oberboden erklärt werden (NEITE & WITTIG 1985, FALKENGREN-GRERUP 1989). Auswirkungen auf die Diversität der Krautschicht der Buchen-Edellaubholz-Mischwälder im Göttinger Wald hat diese räumliche bodenchemische Heterogenität aber ebenso wenig wie auch zwischen dem pH-Wert und der Krautschicht-Diversität kein Zusammenhang besteht. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von BRUNET et al. (1996, 1997), HÄRDTLE et al. (2003), BORCHSENIUS et al. (2004), FERRETTI et al. (2006) und MÖLDER et al. (2008b), wonach in artenreichen Buchen- und Eichen-Hainbuchenwäldern (Verband *Fagion sylvaticae* und *Carpinion betuli*) eine gesicherte Korrelation zwischen dem pH-Wert und der Krautschicht-Diversität besteht. Allerdings war in diesen Untersuchungen das jeweilige Standorts- und Vegetationsspektrum deutlich breiter als in der vorliegenden Untersuchung mit seiner bewussten Konzentration auf das *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* auf flachgründigen, wenig lösslehmbeeinflussten Kalkstein-Verwitterungsböden. Auch die fehlende Beziehung zwischen der Krautschicht-Diversität und der mittleren Stickstoffzahl nach ELLENBERG (2001) unterstreicht, dass die bodenchemischen Bedingungen nicht entscheidend für Unterschiede im Artenreichtum der Kalkbuchenwälder sind. Gleiches gilt auch für den Wasserhaushalt.

Eine gesicherte positive Beziehung ergibt sich dagegen zwischen Krautschicht-Diversität und Lichtangebot. Im Gegensatz zum Hainich, wo in den geschlossenen, seit langem

nicht mehr bewirtschafteten Laubwäldern unabhängig von der Baumartenzusammensetzung nur eine PAR-Transmissivität zwischen 0,8 und 3,5 % gemessen wurde (MÖLDER et al. 2008b, 2008c), reicht die Spanne in den meist bewirtschafteten Beständen im Göttinger Wald von 1,1 bis 10,6 %. Geschlossene Buchenwälder erreichen nach ELLENBERG (1996) und LEUSCHNER & HAGEMEIERS (2003) im Sommer bei geschlossenem Laubdach eine PAR-Transmissivität von 1 – 3 %. Viele Buchenwaldarten sind an diese Bedingungen angepasst oder schließen – wie die Frühjahrsgeophyten – ihre Entwicklung ab, bevor das Laubdach geschlossen ist (HELLMOLD & SCHMIDT 1989, ELLENBERG 1996). Nach HÄRDTLE et al. (2003) und SCHMIDT (2005) hat der Lichtfaktor keinen Einfluss auf die Diversität der Krautschicht, solange keine Arten auftauchen, die auch außerhalb des geschlossenen Waldes gedeihen. Dies trifft sowohl auf den Hainich als auch für nicht mehr bewirtschaftete Buchennaturwaldreservate zu, wo die Waldbodenvegetation nur sehr wenige Arten der Waldverlichtungen, der Waldränder und des Offenlandes enthält (SCHMIDT 2005, MÖLDER et al. 2006). Im Göttinger Wald mit seinen größeren, forstwirtschaftlich bedingten Lücken treten Auflichtungszeiger und Offenlandarten verstärkt auf und sorgen dafür, dass die Diversität der Krautschicht mit dem Lichtangebot ansteigt. Allerdings ist die Reaktion der häufigeren Krautschichtarten auf das Lichtangebot nicht einheitlich, nicht zuletzt deshalb, weil sich die im Wirtschaftswald vorhandenen Lücken durch die hohe Plastizität der Buchenkronen rasch wieder schließen bzw. das Lichtangebot durch eine sich zügig emporwachsende Naturverjüngung rasch wieder reduziert wird (LAMBERTZ & SCHMIDT 1999, KOMPA & SCHMIDT 2006). Dementsprechend übt auch die kleinräumige Heterogenität im Lichtangebot für die Krautschicht, die oft

Tab. 5: Korrelationen zwischen der Diversität (Shannon-Index H' , Grundfläche) und dem Buchen-Anteil der Baumschicht sowie der Diversität der Krautschicht (Shannon-Index H') und Umweltparametern. *r*: Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient bzw. Korrelationskoeffizient nach Pearson (kursiv). Signifikante Zusammenhänge sind fett markiert ($p \leq 0,05$; $n = 63$).

Table 5: Correlations between tree and herb layer diversity (Shannon index H'), the proportion of beech and environmental parameters. Underlying tree layer data are based on basal area. *r*: Spearman's correlation coefficient or Pearson's correlation coefficient (italic). Significant correlations are marked in bold text ($p \leq 0,05$; $n = 63$).

	Baumschicht H'		% Buchen-Anteil		Krautschicht H'	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
pH-Wert 0 – 10 cm (H_2O)	0,234	0,065	-0,347	0,005	0,094	0,466
Relativer Lichtgenuss	<i>-0,168</i>	<i>0,189</i>	<i>0,108</i>	<i>0,400</i>	0,388	0,002
Zeigerwert Wasser	<i>-0,044</i>	<i>0,730</i>	<i>0,116</i>	<i>0,366</i>	<i>0,042</i>	<i>0,744</i>
Zeigerwert Stickstoff	<i>-0,086</i>	<i>0,503</i>	<i>0,107</i>	<i>0,403</i>	<i>-0,038</i>	<i>0,770</i>

Tab. 6: Korrelationen zwischen den Diversitäts- und Standortparametern mit der Produktivität der Krautschicht. *r*: Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient bzw. Korrelationskoeffizient nach Pearson (kursiv). Signifikante Zusammenhänge sind fett markiert ($p \leq 0,05$, $n = 63$).

Table 6: Correlations between diversity as well as environmental parameters and herb layer productivity. *r*: Spearman's correlation coefficient or Pearson's correlation coefficient (italic). Significant correlations are marked in bold text ($p \leq 0,05$, $n = 63$).

	Oberirdische Biomasse Krautschicht (g/m^2)	
	<i>r</i>	<i>p</i>
Baumschicht H'	<i>-0.103</i>	<i>0.424</i>
Buchen-Anteil (%)	<i>0.110</i>	<i>0.390</i>
Krautschicht H'	0.401	0.001
pH-Wert 0 - 10 cm (H_2O)	<i>0.023</i>	<i>0.857</i>
Relativer Lichtgenuss	<i>0.024</i>	<i>0.854</i>
Zeigerwert Wasser	<i>0.010</i>	<i>0.936</i>
Zeigerwert Stickstoff	<i>-0.023</i>	<i>0.856</i>

Tab. 7: Korrelationen von Krautschichtarten mit der Diversität der Baumschicht und Umweltparametern. *r*: Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient bzw. Korrelationskoeffizient nach Pearson (kursiv). Aufgeführt sind nur die Arten, die mit einer Steigkeit von mehr als 10 % (Vergl. Tab. 2) vertreten waren und bei denen zumindest eine Korrelation signifikant war (fett markiert, $p \leq 0,05$, $n = 63$).

Table 7: Correlations between herb layer species and tree layer diversity as well as environmental parameters. *r*: Spearman's correlation coefficient or Pearson's correlation coefficient (italic). Indicated are only the most important species (at least 10 % frequency, see table 2) and at least one significant correlation (marked in bold text; $p \leq 0,05$, $n = 63$).

	Baumschicht H'		% Buchen-Anteil		pH-Wert		Licht (PAR)		Wasser (mF)		Stickstoff (mN)	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
<i>Hypericum hirsutum</i>	0,298	0,018	-0,202	0,112	0,183	0,151	-0,180	0,158	-0,091	0,480	0,139	0,278
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	0,272	0,031	-0,222	0,080	0,118	0,356	-0,184	0,150	0,028	0,827	0,237	0,061
<i>Lamium galeobdolon</i>	0,258	0,041	-0,217	0,087	0,036	0,780	-0,163	0,202	-0,027	0,836	0,136	0,288
<i>Lathyrus vernus</i>	0,251	0,047	-0,247	0,051	0,203	0,110	-0,337	0,007	0,277	0,028	0,365	0,003
<i>Hepatica nobilis</i>	0,050	0,695	-0,273	0,030	0,178	0,162	-0,132	0,302	0,076	0,553	0,054	0,675
<i>Hedera helix</i>	-0,063	0,625	0,116	0,365	-0,291	0,021	0,006	0,964	-0,135	0,292	-0,295	0,019
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-0,108	0,399	0,094	0,466	-0,029	0,821	-0,283	0,024	0,088	0,493	0,201	0,115
<i>Arum maculatum</i>	0,051	0,692	-0,053	0,677	-0,183	0,151	0,267	0,034	-0,068	0,594	-0,373	0,003
<i>Anemone nemorosa</i>	-0,099	0,442	0,106	0,409	-0,099	0,440	0,295	0,019	-0,249	0,049	-0,174	0,174
<i>Milium effusum</i>	-0,078	0,542	0,132	0,301	0,157	0,218	-0,131	0,306	0,371	0,003	0,354	0,004
<i>Dactylis polygama</i>	0,104	0,418	-0,042	0,742	0,194	0,128	-0,168	0,189	0,236	0,063	0,378	0,002
<i>Melica uniflora</i>	0,015	0,907	-0,006	0,961	0,238	0,060	-0,137	0,283	0,059	0,643	0,364	0,003
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	-0,098	0,443	0,032	0,804	0,132	0,302	-0,112	0,383	0,211	0,096	0,342	0,006
<i>Polygonatum verticillatum</i>	-0,119	0,351	0,060	0,640	0,087	0,498	-0,059	0,648	0,221	0,082	0,340	0,006
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,043	0,741	-0,065	0,615	0,031	0,812	-0,167	0,190	0,087	0,497	0,338	0,007
<i>Pulmonaria officinalis</i> agg.	0,236	0,063	-0,216	0,089	0,176	0,167	-0,139	0,278	0,187	0,141	0,307	0,014
<i>Allium ursinum</i>	-0,116	0,364	0,106	0,409	-0,238	0,061	-0,111	0,388	0,126	0,324	-0,291	0,021

als wichtiger Faktor für die Diversität der Waldbodenvegetation angesehen wird (MEUSEL 1951/52, MESSIER et al. 1999), keinen Einfluss auf die Krautschicht-Diversität im Göttinger Kalkbuchenwald aus. Zusammen mit der fehlenden Beziehung zur kleinräumigen bodenchemischen Heterogenität trifft damit auch für Waldbodenvegetation nicht die Hypothese von HUSTON (1994) zu, nach der heterogene Umweltbedingungen auch kleinräumig eine wesentliche Ursache für eine höhere Artendiversität darstellen.

Ebenso wie im Hainich (MÖLDER et al. 2008a, 2008b) steigt auch im Göttinger Wald mit der Krautschicht-Diversität ihre oberirdische Biomasse. Allerdings fehlen im Göttinger Wald die positiven Beziehungen zur Baumschicht-Diversität, zur Basen- und Stickstoffversorgung sowie die negativen Beziehungen zum Buchen-Anteil, wie sie von MÖLDER et al. (2008b) für den Hainich nachgewiesen wurden. Gleichzeitig ist die Krautschicht-Biomasse im Göttinger Wald mit durchschnittlich 54 g/m² etwas stärker entwickelt als im Hainich (im Mittel 40 g/m²), was sich durch die stärkere Auflichtung, aber auch durch einen höheren Anteil an *Hedera helix* erklärt: diese Art hat im Göttinger Wald in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen (DIERSCHKE 2005a, 2005b, 2006, SCHMIDT submitted) und bildet auf einigen Untersuchungsflächen dichte Herden, so dass hier Biomassen bis zu 390 g/m² in der Krautschicht gemessen wurden, während es im Hainich (wo *H. helix* weniger als 1 % deckt, MÖLDER et al. 2006) maximal 77 g/m² waren. SCHMIDT et al. (1989) und BOLTE et al. (2004) geben für die Kalkbuchenwälder des Göttinger Waldes maximale oberirdische Krautschicht-Biomassen von 25 – 125 g/m² an (jeweils ohne stärkere Beteiligung von *Hedera helix*), die gleichzeitig eng mit der jeweiligen Nettoprimärproduktion korrelieren.

Vom Versuchsansatz und von den Vegetations- und Standortverhältnissen ähneln sich die Untersuchungen im Hainich (MÖLDER et al. 2006, 2008a, 2008b, 2008c) und Göttinger Wald. Umso überraschender ist das unterschiedliche Ergebnis (vergl. Abb. 1). Bei der Suche nach den Ursachen kommen folgende Gründe in Betracht:

1. Methodik

Unterschiede in der Probeflächengröße für die Vegetationsaufnahme (400 m²) bestehen nicht, wohl aber für die Fläche, welche die Grundlage für die Bestimmung der Baumarten-Diversität darstellt. Auf Grund der Einbindung in ein größeres Verbundprojekt (Graduiertenkolleg 1086 der DFG: Die Bedeutung der Biodiversität für Stoffkreisläufe und biotische Interaktionen in temperaten Laubwäldern, LEUSCHNER et al. 2008) wurde im Hainich die Baumarten-Diversität auf 2.500 m² bestimmt (Abb. 1). Die Baumartenzahl im Hainich mit bis zu 11 Arten in der Baumschicht ist sicher auch auf Grund dieser größeren Fläche höher als im Göttinger Wald. Ein Vergleich der Vegetationsaufnahmen (im Hainich maximal 7 Arten/400 m², im Mittel 3,4 Arten/400 m² in der Baumschicht; im Göttinger Wald bis zu 5 Arten/400 m² in der Baumschicht mit einer mittleren Artenzahl von 2,2 Arten/400 m² und des Shannon-Index als flächenunabhängiger Wert zeigen zwar immer noch höhere Werte für den Hainich (max. H' 1,88 in der Baumschicht) gegenüber dem Göttinger Wald (max. H' 1,57 in der Baumschicht), relativiert damit aber den Einfluss der unterschiedlichen Probeflächengröße auf das

Ergebnis.

2. Standorthomogenität

Um Baumarteneffekte von Standorteffekten trennen zu können, spielte für die Probeflächenauswahl die standörtliche Vergleichbarkeit der Untersuchungsflächen eine große Rolle. In den Muschelkalkgebieten Göttinger Wald und Hainich sind Lösslehmüberdeckungen und Tonanteile für die Bodenbildung besonders wichtig (MEYER 1987, MEIWES et al. 1981, MEIWES & BEESE 1988, GREITZE & FIEDLER 1996, SCHRAMM 2005). Im Göttinger Wald erfolgte die Probeflächenauswahl durchgehend nach den Angaben der vorliegenden Bodenkarte (vergl. Kap. 3) im Bereich flach- bis mittelgründigen Kalksteinverwitterungsböden ohne stärkere Lösslehmüberdeckung und einem Tonanteil im Feinboden von mehr als 35 % (THÖLE & MEYER 1979, MEIWES et al. 1981, BRUMME 1986), während im Hainich gutachterlich tiefgründige Parabraunerden oder Parabraunerden-Pseudogleye mit stärkerer Lösslehmüberdeckung ausgewählt wurden (MÖLDER et al. 2006, LEUSCHNER et al. 2008, GUCKLAND et al. in press). Für den Hainich hat sich herausgestellt, dass Lösslehmüberdeckung (mit 60 – 120 cm) und insbesondere die Tongehalte der Böden (mit 14 - 45 % in 20 – 30 cm Bodentiefe, GUCKLAND et al. in press) stärker als ursprünglich angenommen variieren. Daher wird die Baumarten-Diversität im Hainich sicher stärker auch durch die edaphischen Bedingungen geprägt als im Göttinger Wald.

3. Geschichte und Bewirtschaftung

Mittelwald- und Plenterwald-Bewirtschaftung spielten auf Grund der Besitzverhältnisse und der landschaftlichen Einbindung im Hainich eine größere und längere Rolle als im Göttinger Wald, in dem bereits vor mehr als 150 Jahren die Umstellung auf die Hochwaldbewirtschaftung mit gezielter Förderung von Edellaubhölzern begann (WAGENHOFF 1975, 1991, MUND 2004). Nicht nur auf Grund der Standortunterschiede, sondern auch auf Grund dieser Waldgeschichte nehmen im Hainich Eichen-Hainbuchenwälder (*Stellario-Carpinetum*) heute noch große Flächen ein (AHRNS & HOFFMANN 1998, MÖLDER et al. 2006), während sie im Göttinger Wald bereits von WINTERHOFF (1963) nur noch kleinflächig auftretend in besonders nährstoffreichen, bodenfeuchten Tälchen beschrieben und kartiert wurden. In Landschaftsräumen, in denen das naturnähere *Hordelymo-Fagetum* und das durch Mittelwaldwirtschaft geprägte *Stellario-Carpinetum* auf vergleichbaren Standorten untersucht wurden, war die Krautschicht im *Stellario-Carpinetum* immer artenreicher als im *Hordelymo-Fagetum*. So lagen die Artenzahlen in westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wäldern um 60 % (LOHMEYER 1967, GOLISCH 1996), in niedersächsischen Eichen-Hainbuchen-Wäldern um 11 – 36 % (SOMMER 1971, DIERSCHKE 1985, ZACHARIAS 1996) und im Hainich sogar um 115 % über denen der vergleichbaren Waldgersten-(Kalk)-Buchenwälder (MÖLDER et al. 2006). Die Untersuchungsflächen im Göttinger Wald liegen in bewirtschafteten Wäldern. Eine Ausnahme bilden die Flächen im Naturwald Hünstollen und der Langzeitversuchsfläche Göttinger Wald, auf denen

seit mehreren Jahrzehnten keine forstliche Nutzung mehr stattfindet. Hier nahmen die Artenzahlen in der Krautschicht während der letzten Jahrzehnte kontinuierlich ab, was auf die fehlende Holzernte zurückzuführen ist, wodurch die Öffnung des Kronendaches, eine kleinflächige Heterogenität des Lichtangebots und häufigere Störungen des Waldbodens unterblieben (SCHMIDT 2005, submitted, DIERSCHKE 2006). Da bei der Probeflächenauswahl jedoch darauf geachtet wurde, dass sowohl im Wirtschaftswald als auch im Nichtwirtschaftswald Buchenreinbestände und Mischbestände aus zwei bzw. drei und mehr Baumarten gleichstark vertreten waren (vgl. Kap. 3, Table 1), dürfte im Vergleich zu den übrigen Einflussgrößen der Bewirtschaftungseffekt auf die Krautschicht-Diversität eher als gering einzustufen sein.

4. Beteiligte Baumarten, insbesondere Rolle der Linde
Schließlich ist das Spektrum der beteiligten Baumarten im Hainich und im Göttinger Wald unterschiedlich: Während Buche, Esche, Berg- und Spitzahorn in beiden Untersuchungsgebieten vergleichbar vertreten sind, gibt es im Hainich höhere Anteile von Hainbuche, Eiche und vor allem Linde (vorrangig *Tilia cordata*, aber auch *T. platyphyllos*, MÖLDER et al. 2006). Der Baumschicht-Anteil von *T. cordata* erreicht im Hainich bis zu 40 % der Stammzahl bzw. bis zu 50 % des Volumens (MÖLDER et al. 2008b, 2008c). Neben Unterschieden in der waldbaulichen Behandlung (Hochwald- versus Mittelwaldbewirtschaftung) ist die Zunahme der Winterlinde bei gleichzeitiger Abnahme der Buche im Hainich eng mit dem Tongehalt der Böden korreliert (MÖLDER et al. 2008c). Auf schweren, schlecht drainierten Tonböden herrscht die Winterlinde vor, während die Rotbuche auf diesen zeitweilig staunassen Parabraunerde-Pseudogleyen stark zurückgeht und mehr auf den schluffbetonten, tiefgründigen Löss-Parabraunerden zu finden ist (GUCKLAND et al. in press). Diese enge Bindung zwischen *T. cordata*, dem Tongehalt, der Stau-nässe und der Wechselfeuchte der Böden ist auch aus anderen lindenreichen Eichen-Hainbuchen-Wäldern (*Stellario-Carpinetum*) bekannt (SCHLÜTER 1968, BUTZKE 1979, PIGOTT 1991). Während *T. cordata* in einer geschlossenen Baumschicht die PAR-Transmissivität im Vergleich zu *Fagus sylvatica* nicht wesentlich verändert (LEUSCHNER & HAGEMEIER 2003), sorgt Linden-Streu – auch im Vergleich mit den im Göttinger Wald vorherrschenden Edellaubhölzern (*Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*) – für einen höheren pH-Wert und eine höhere Basensättigung im oberen Mineralboden, verbunden mit einer rascheren Mineralisation und einer geringeren Streuauflage (PIGOTT 1989, NORDEN 1994, HAGEN-THORN et al. 2004, PODZÁRSKÝ & REMEŠ 2005). Gemeinsam für beide Untersuchungen im Hainich und Göttinger Wald ist der negative Einfluss eines steigenden Buchen-Anteils auf die Bodenacidität, der darauf hindeutet, dass in Mischbeständen neben komplementären Wirkungen auch artspezifische Mechanismen wahrscheinlich sind (LOREAU & HECTOR 2001, TILMAN et al. 2006).

Die aufgeführten Gründe als Ursachen für die unterschiedlichen Ergebnisse im Hainich und Göttinger Wald mahnen

zur Vorsicht bei der Untersuchung und Bewertung von Diversitätsmerkmalen und ihrer Bedeutung für Ökosystemfunktionen (SCHERER-LORENZEN et al. 2005, VILÀ et al. 2005). Wälder sind nicht nur sehr komplexe Ökosysteme, mit ihrer räumlichen Ausdehnung, ihrer Langzeitdynamik und Langlebigkeit sind sie auch experimentell weniger leicht zugänglich als beispielsweise Grasländer (TILMAN et al. 1996, 2001, 2006, LEUSCHNER et al. 2008). Zusätzliche Untersuchungen von verschiedenen Standorten und Waldgesellschaften sind notwendig, um unser Wissen über die Zusammenhänge zwischen Diversität und Ökosystemfunktionen zu verbessern. Neben beschreibenden Untersuchungen sind dabei auch experimentelle Ansätze erforderlich, um die Verknüpfung von biotischen Interaktionen, Umweltfaktoren und historischen Einflüssen besser als bisher zu erkennen (BARBIER et al. 2008).

Danksagung

Andrea Bauer und Heiko Rubbert waren eine große Hilfe bei der Gelände- und Laborarbeit. Andreas Parth unterstützte bei der Datenauswertung und Anfertigung der Abbildungen. Markus Bernhardt-Römermann, Andreas Mölder und zwei anonyme Gutachter sahen das Manuskript kritisch durch und gaben wertvolle Verbesserungsvorschläge. Gina Gemma Lopez korrigierte die englischen Übersetzungen. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

Literatur

- AHRNS, C., HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963 – 1995. *Hercynia N.F.* **31**: 33-64.
- AUBERT, M., BUREAU, F., ALARD, D., BARDAT, J. (2004): Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Can. J. For. Res.* **34**: 233-248.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D., ROTHE, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* **59**: 233-253.
- AUGUSTO, L., DUPOUEY, J.-L., RANGER, J. (2003): Effects of tree species on understorey vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann. For. Sci.* **60**: 823-831.
- BARBIER, S., GOSSELIN, F., BALANDIER, P. (2008): Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manage.* **254**: 1-15.
- BARTSCH, N., BAUHAUS, J., VOR, T. (2002): Effects of group selection and liming on nutrient cycling in an European beech stand on acidic site. In: DOHRENBUSCH, A., BARTSCH, N. (Eds.). *Forest Development – Succession, Environmental Stress and Forest Management*. Springer, Berlin: 109-142.
- BOLTE, A. (1999): Abschätzung von Trockensubstanz-, Kohlenstoff- und Nährelementvorräten der Waldbodenflora – Verfahren, Anwendung und Schätztafeln. *Forstwiss. Beitr. Tharandt* **7**: 1-129.
- BOLTE, A. (2006): Biomasse- und Elementvorräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinland-Pfalz (BZE, EU Level II). *Ber. Forstsch. Waldökosysteme* **B72**: 1-29.

- BOLTE, A., IBISCH, P.L. (2007): Neun Thesen zu Klimawandel, Waldbau und Waldnaturschutz. *AFZ-Der Wald* **62**: 572-576.
- BOLTE, A., LAMBERTZ, B., STEINMEYER, A., KALLWEIT, R., MEESENBURG, H. (2004): Zur Funktion der Bodenvegetation im Stoffhaushalt von Wäldern – Studien auf Dauerbeobachtungsflächen des EU Level II-Programms in Norddeutschland. *Forstarchiv* **75**: 207-220.
- BORCHSENIUS, F., NIELSEN, P.K., LAWESSON, J.E. (2004): Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. *Plant Ecol.* **175**: 121-135.
- BRADFIELD, G.E., SCAGEL, A. (1984): Correlations among vegetation strata and environmental variables in subalpine spruce-fir forests, southeastern British Columbia. *Vegetatio* **55**: 105-114.
- BRÜNN, S. (1999): Untersuchungen zum Mineralstoffhaushalt von *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth in stickstoffbelasteten Kiefernwäldern. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme* **A160**: 163 S.
- BRUMME, R. (1986): Modelluntersuchungen zum Stofftransport und Stoffumsatz in einer Terra fusca-Rendzina auf Muschelkalk. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme* **A24**: 206 S.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1996): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. *For. Ecol. Manage.* **88**: 259-272.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1997): Pattern and dynamics of ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. *Ecography* **20**: 513-520.
- BUDE, S. (2006): Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Bodenvegetation im nordwestdeutschen Tiefland. Cuvillier, Göttingen. 111 S.
- BUTZKE, H. (1979): Bodenkundliche und vegetationskundliche Untersuchungen in den lindenreichen Stieleichen-Hainbuchenwäldern (*Stellario-Carpinetum*) der südlichen Niederrheinischen Bucht. *Phytocoenologia* **6**: 403-423.
- CASPER, B.B., JACKSON, R.B. (1997): Plant competition underground. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **28**: 545-570.
- COLL, L., BALANDIER, P., PICON-COCHARD, C., PRÉVOSTO, B., CURT, T. (2003): Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* **60**: 593-600.
- DIERSCHKE, H. (1985): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. *Tuexenia* **5**: 491-521.
- DIERSCHKE, H. (1989a): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **1**: 107-148.
- DIERSCHKE, H. (1989b): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. *Verh. Ges. Ökol.* **17**: 131-143.
- DIERSCHKE, H. (2005a): Zur Lebensweise, Ausbreitung und aktuellen Verbreitung von *Hedera helix*, einer ungewöhnlichen Pflanze unserer Flora und Vegetation. *Hoppea* **66**: 187-206.
- DIERSCHKE, H. (2005b): Laurophyllisation – auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **17**: 151-168.
- DIERSCHKE, H. (2006): Long-term dynamics in the herb layer of a calcareous beech forest: investigations of permanent plots, 1981-2001. *Pol. Bot. Stud.* **22**: 165-172.
- DIERSCHKE, H., BOHN, U. (2004): Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa. *Tuexenia* **24**: 19-56.
- EBRECHT, L. (2005): Vegetation, Standortverhältnisse und Ausbreitungsbiologie von Pflanzen auf Rückegassen und Waldwegen im Göttinger Wald und im Solling. Cuvillier, Göttingen. 317 S.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart. 1096 S.
- ELLENBERG, H. (2001): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne *Rubus*). *Scripta Geobot.* **18**: 9-166.
- EWALD, J. (2002): Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Phytocoenologia* **32**: 85-100.
- FALKENGREN-GRERUP, U. (1989): Effect of stemflow on beech forest soils and vegetation in southern Sweden. *J. Appl. Ecol.* **26**: 341-352.
- FERRETTI, M., CALDERISI, M., AMORIELLO, T., BUSSOTTI, F., CANULLO, R., CAMPETELLA, G., COSTANTINI, A., FABBIO, G., MOSELLO, R. (2006): Factors influencing vascular species diversity in the CONECOFOR permanent monitoring plots. *Ann. Ist. Sper. Selv.* **30**: 97-106.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D., VAN BREEMEN, N. (1998): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. *Ecol. Appl.* **8**: 447-454.
- FRITZ, P. (2006): Ökologischer Waldumbau in Deutschland – Fragen, Antworten, Perspektiven. Oekom, München. 351 S.
- GAUER, J., ALDINGER, E. (Eds.) (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands. – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:1.000.000. Mitt. Ver. forstl. Standortskd. u. Forstpflanzenzücht. **43**: 1-324.
- GOLISCH, A. (1996): Buchenwälder im Kreis Lippe (NRW) mit einer Übersicht über die *Quercus-Fagetea*. *Tuexenia* **16**: 3-24.
- GORDON, A.G. (1964): The nutrition and growth of ash, *Fraxinus excelsior*, in natural stands in the English Lake District as related to edaphic site factors. *J. Ecol.* **52**: 169-187.
- GREITZKE, A., FIEDLER, H.J. (1996): Schuttdecken und Bodentypen entlang einer Catena auf Muschelkalk in Buchenbeständen des Hainich. *Arch. Nat.schutz Land.sch.forsch.* **34**: 257-268.
- GUCKLAND, A., BRAUNS, M., FLESSA, H., THOMAS, F.M., LEUSCHNER, C. (in press): Acidity, nutrient stocks and organic matter content in soils of a temperate deciduous forest with different abundance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Plant Nutr. Soil Sci.*
- HÄRDTLE, W., OHEIMB, G. VON, WESTPHAL, C. (2003): The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For. Ecol. Manage.* **182**: 327-338.
- HAGEN-THORN, A., CALLESEN, I., ARMOLAITIS, K., NIHLGARD, B. (2004): The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *For. Ecol. Manage.* **195**: 373-384.
- HANDBUCH FORSTLICHE ANALYTIK (2006): Eine Loseblatt-Sammlung der Analysenmethoden im Forstbereich. Gutachterausschuss Forstliche Analytik. Grundwerk Juni 2005, mit Ergänzungen 1 und 2, Juli 2006.
- HELLMOLD, C., SCHMIDT, W. (1989): Energiegehalt und Energiebilanz der Krautschicht. *Verh. Ges. Ökol.* **17**: 177-188.

- HERMY, M. (1988): Correlation between forest layers in mixed deciduous forests in Flanders (Belgium). In: DURING, H.J., WERGER, M.J.A., WILLEMS, H.J. (eds.): Diversity and Pattern in Plant Communities. SPB Academic Publishing, The Hague: 77-86.
- HÖVEMEYER, K. 1992: Die Dipterengemeinschaft eines Kalkbuchenwaldes: eine siebenjährige Untersuchung. Zool. Jb. Syst. **119**: 225-260.
- HUSTON, M.A. (1994): Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, Cambridge. 681 S.
- INGERPUU, N., VELLAK, K., LIIRA, J., PÄRTEL, M. (2003): Relationships between species richness patterns in deciduous forests at the north Estonian limestone escarpment. J. Veg. Sci. **14**: 773-780.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2005): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. Forstarchiv **77**: 3-19.
- LAMBERTZ, B., SCHMIDT, W. (1999): Auflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein – Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. Verh. Ges. Ökol. **29**: 81-88.
- LEUSCHNER, C. (1999): Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. **11**: 109-131.
- LEUSCHNER, C., HAGEMEIER, M. (2003): Funktionale Diversität mitteleuropäischer Baumarten. Kl. Senckenberg-Reihe **45**: 163-170.
- LEUSCHNER, C., JUNGKUNST, H.F., FLECK, S. (2008): Functional role of forest diversity: Pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. Bas. Appl. Ecol. (doi: 10.1016/j.baee.2008.06.001)
- LOHMEYER, W. (1967): Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kernmünsterlandes und einige seiner Kontaktgesellschaften. Schr.reihe Veg.kd. **2**: 161-180.
- LOREAU, M., HECTOR, A. (2001): Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature **412**: 72-76.
- LÜPKE, B. v. (2004): Risikominderung durch Mischwälder und naturnaher Waldbau: ein Spannungsfeld. Forstarchiv **75**: 43-50.
- MAGURRAN, A.E. (2004): Measuring Biological Diversity. Blackwell, Malden, Oxford, Carlton. 256 S.
- MCCUNE, B., ANTOS, J.A. (1981): Correlations between forest layers in the Swan Valley, Montana. Ecology **62**: 1196-1204.
- MEIWES, K.J., BEESE, F., PRENZEL, J. (1981): Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. Mitt. Dtsch. Bodenk. Ges. **32**: 609-622.
- MEIWES, K.J., BEESE, F. (1988): Ergebnisse der Untersuchung des Stoffhaushaltes eines Buchenwaldökosystems auf Kalkgestein. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme **B9**: 1-141.
- MESSIER, C., PARENT, S., BERGERON, Y. (1999): Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. J. Veg. Sci. **9**: 511-520.
- MEUSEL, H. (1951/52): Die Eichen-Mischwälder des Mitteldeutschen Trockengebietes. Wiss. Z. d. Martin-Luther- Univ. Halle-Wittenberg **1**: 49-72.
- MEYER, P., GUERICKE, M., HILLEBRAND, K. (1999): Eigendynamische und gesteuerte Waldentwicklung im Kalk-Buchenwald. Ein Vergleich des Naturwaldes Hünstollen und der Wuchsreihe Buche/Edellaubbäume im Forstamt Bovenden. Forst Holz **54**: 48-54.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, SCHMIDT, W. (2006): Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. Waldökologie online **3**: 83-99.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2008a): Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Krautschichtproduktivität in Laubwäldern. Naturschutz u. Biol. Vielfalt **20**: 139-144.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2008b): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? For. Ecol. Manage. **256**: 272-281.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2008c): Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. Allg. Forst- Jagdztg. (im Druck).
- MORRIS, L.A., MOSS, S.A., GARBETT, W.S. (1993): Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. For. Sci. **39**: 166-187.
- MROTZEK, R. (1998): Wuchsdynamik und Mineralstoffhaushalt der Krautschicht in einem Buchenwald auf Basalt. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme **A152**: 197 S.
- MUND, M. (2004): Carbon pools of European beech forests (*Fagus sylvatica*) under different silvicultural management. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme **A189**: 256 S.
- NAGEL, U., WUNDERLICH, H.-G. (1976): Geologisches Blockbild der Umgebung von Göttingen. 2. Aufl. Forsch. Landes-u. Volkskde. Reihe **A91**: 50 S.
- NEIRYNCK, J., MIRTICHEVA, S., SIOEN, G., LUST, N. (2000): Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy soil. For. Ecol. Manage. **133**: 275-286.
- NEITE, H., WITTIG, R. (1985): Korrelation chemischer Bodenfaktoren mit der floristischen Zusammensetzung der Krautschicht im Stammfußbereich von Buchen. Acta Oecol. **6**: 375-385.
- NEUMANN, M., STARLINGER, F. (2001): The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. For. Ecol. Manage. **145**: 91-106.
- NORDEN, U. (1994): Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. Scand. J. For. Res. **9**: 1-8.
- PETERSON, D.L., ROLFE, G.L. (1982): Nutrient dynamics of herbaceous vegetation in upland and floodplain forest communities. Am. Midl. Nat. **107**: 325-339.
- PIGOTT, C.D. (1989): The growth of lime *Tilia cordata* in an experimental plantation and its influence on soil development and vegetation. Q. J. For. **83**: 14-24.
- PIGOTT, C.D. (1991): *Tilia cordata* Miller. J. Ecol. **79**: 1147-1207.
- PODRÁZSKÝ, V.V., REMEŠ, J. (2005): Effect of forest tree species on the humus form state at lower altitudes. J. For. Sci. **51**: 60-66.
- RÖHRIG, E., BARTSCH, N., v. LÜPKE, B. (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. 7. Aufl., Ulmer, Stuttgart. 479 S.
- SCHAEFER, M. (2003): Diversität der Fauna in Wäldern – Gibt es Gesetzmäßigkeiten? Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **15**: 169-179.

- SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E.-D. (Eds.) (2005): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin. *Ecol. Stud.* **176**: 299 S.
- SCHLÜTER, H. (1968): Zur systematischen und räumlichen Gliederung des *Carpinion* in Mittelthüringen. *Feddes Repert.* **77**: 117-141.
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften – Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt am Beispiel von Wäldern. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **11**: 133-155.
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *For. Snow Landsc. Res.* **79**: 111-125.
- SCHMIDT, W.: VEGETATION. In: BRUMME, R., KHANNA, P.K. (eds.): *Functioning and Management of European Beech Ecosystems. Results from site specific long-term studies*. *Ecol. Studies* (submitted).
- SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE, G., SCHULTZ, R. (1989): Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. *Verh. Ges. Ökol.* **17**: 145-157.
- SCHRAMM, J. (2005): Die Böden auf Muschelkalk. TLWJF (Ed.): *Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen*: 29-31.
- SOMMER, W.-H. (1971): *Wald- und Ersatzgesellschaften im östlichen Niedersachsen*. *Diss. Bot.* **12**: 101 S.
- SPIECKER, H. (2003): Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe – temperate zone. *J. Environ. Managem.* **67**: 55-65.
- SPIECKER, H. (2006): Broadleaves for the future – a view from Central Europe. *Kungl. Skogs- och Lantbruksakademiens Tidskrift* **145**: 43-50.
- THÖLE, R., MEYER, B. (1979): Bodengenetische und -ökologische Analyse eines Repräsentativ-Areals der Göttinger Muschelkalk-Scholle als landschaftsökologische Planungsgrundlage. *Göttinger Bodenkundl. Ber.* **59**: 230 S.
- TILMAN, D., WEDIN, D., KNOPS, J. (1996): Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**: 718-720.
- TILMAN, D., REICH, P.B., KNOPS, J., WEDIN, D., MIELKE, T., LEHMAN, C. (2001): Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294**: 843-845.
- TILMAN, D., REICH, P.B., KNOPS, J.M.H. (2006): Biodiversity and stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* **441**: 629-632.
- VAN OIJEN, D., FEIJEN, M., HOMMEL, P.W.F.M., DEN OUDEN, J., VAN DER WAAL, B.H.C. (2005): Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Appl. Veg. Sci.* **8**: 155-166.
- VILÀ M., INCHAUSTI, P., VAYREDA, J., BARRANTES, O., GRACIA, C., IBANEZ, J.J., MATA, T. (2005): Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests. In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E.-D. (Eds.): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*, Springer, Berlin. *Ecol. Stud.* **176**: 65-81.
- WAGENHOFF, A. (1975): Die Wirtschaft in Edellaubholz/Buchen-Mischbeständen auf optimalen Standorten im Forstamt Bovenden. *Aus dem Walde* **24**: 5-60.
- WAGENHOFF, A. (1991): Naturschutz und Naturwald im Staatswald des Forstamtes Bovenden. *Plesse-Archiv* **27**: 145-165.
- WECKESSER, M. (2003): *Die Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt*. Cuvillier, Göttingen. 157 S.
- WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. *Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen, II. Math.-Physik. Klasse, Jahrg.* **1962/2**: 79 S.
- WISSKIRCHEN, R., HAEUPLER, H. (1998): *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands* Ulmer, Stuttgart. 765 S.
- WITTIG, R., NEITE, H. (1985): Acid indicators around the trunk base of *Fagus sylvatica* in limestone and loess beechwoods: Distribution pattern and phytosociological problems. *Vegetatio* **64**: 113-119.
- YARIE, J. (1981): The role of understory vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic Zone. *Ecology* **61**: 1498-1514.
- ZACHARIAS, D. (1996): *Flora und Vegetation von Wäldern der Quercus-Fagetee im nördlichen Harzvorland Niedersachsens – unter besonderer Berücksichtigung der Eichen-Hainbuchen-Mittelwälder*. *Nat.schutz Landsch.pfl. Niedersachs.* **35**: 1-150.

Submitted: 28.3.2008
 Reviewed: 23.6.2008
 Accepted: 22.7.2008

Autorenanschriften:

Prof. Dr. Wolfgang Schmidt*, Mario Streit
 Georg-August-Universität Göttingen
 Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen
 Büsgenweg 1
 D-37077 Göttingen

*Korrespondierender Autor:
 Telefon: +49 551 39-3675
 Fax: +49 551 39-3270
 E-mail: wschmid1@gwdg.de