

## Phytodiversitätsmuster in mitteldeutschen Buchenwäldern

### *Patterns of plant diversity in beech forests of Central Germany*

Helge Walentowski & Susanne Winter

#### **Abstract**

*This article develops a hypothesis on spatial vegetation patterns within beech forests dominated by *Fagus sylvatica*. The hypothesis was revealed on an exemplary dataset of beech forests on acidic-oligotrophic soils (61 relevés from Steigerwald and Spessart) and on eutrophic calcareous sites (51 relevés from Hainich) with the aim to describe implications that might result from the young post-glacial vegetation history of Central European beech forests. We infer a cause-and-effect relationship between appropriate variables concerning species combinations, species numbers, species-area-curves, and ELLENBERG indicator values for light with indication for our hypothesis - but without conclusive causality by using an exemplary dataset.*

*Combining our analyses for patterns in space and time we found the following results. The well-known species poorness of beech forests on acidic, oligo- to mesotrophic sites (*Luzulo-Fagetum* 11 species, *Galio odorati-Fagetum* 14 species), against those on calcareous sites (*Hordelymo-Fagetum* 35 species) was confirmed, explicable by limits of nutrient supply for many species of *Fagetalia sylvaticae*. But the limit does not explain the sparse and infrequent occurrence of frugal *Quercetalia robori-petraeae* species as well as the low values for all species diversity levels ( $\alpha$ -,  $\beta$ - and  $\gamma$ -diversity). Therefore we conclude that the contrast of very low plant diversity between a) beech forest on low-nutrient acidic sites and b) high plant diversity on rich-alkali sites was amplified by biological interactions between the hereditary flora and beech expansion. The hereditary flora on oligotrophic-acidic sites consisted of warmth and light demanding oak forest species and hence was shadowed out (shadow intolerance). However, the flora on eutrophic-calcareous sites consisted of shade-tolerant species of former linden-elm-mixed forests and was easily incorporated in cool-shady beech dominated forests (shadow tolerance).*

**Keywords:** broadleaf deciduous forests, coevolution, syngenic aspects, site ecology, species-area-curves

#### **Zusammenfassung**

Diese Arbeit entwickelt eine Hypothese zum entstehungsgeschichtlichen Zusammenhang von Co-Evolution/Syngene und Phytodiversität von Buchenwäldern unterschiedlicher Standorte. Dieser Zusammenhang wird anhand von exemplarischen Daten und davon abgeleiteten Indizien herausgearbeitet. Dazu wurden Datensätze naturnaher

Buchenwälder auf nährstoffarm-sauren Böden (61 Vegetationsaufnahmen aus Steigerwald und Hochspessart) und auf basenreichen Kalkstandorten (51 Vegetationsaufnahmen aus dem Hainich) berücksichtigt und Ähnlichkeiten in ihrer Artenkombination der Waldgesellschaften, ihren Artenzahlen, Arten-Akkumulationskurven und ELLENBERG-Lichtzeigerwerten analysiert.

Aus der Kombination unserer Analysen zu Phytodiversitätsmustern in Raum und Zeit fanden wir folgende Zusammenhänge. Die bekannte Gefäßpflanzen-Artenarmut von Buchenwäldern auf sauren Standorten (*Luzulo-Fagetum* 11 Arten, *Galio odorati-Fagetum* 14 Arten), gegenüber jener auf Kalkstandorten (*Hordelymo-Fagetum* 35 Arten) wurde bestätigt, was mit der Nährstoffmangelgrenze zahlreicher Arten der *Fagetalia sylvaticae* hinreichend erklärbar ist. Sie erklärt allerdings nicht das ebenfalls nur sehr spärliche Auftreten von anspruchlosen Arten der *Quercetalia robori-petraeae* in bodensauren Buchenwäldern und deren niedrigen Diversitätswerte auf sämtlichen Skalenebenen ( $\alpha$ -,  $\beta$ - und  $\gamma$ -Diversität). Deshalb gehen wir davon aus, dass die Phytodiversitäts-Kontraste zwischen den Buchenwäldern durch entstehungsgeschichtliche Aspekte verstärkt wurden. Während die licht- und wärmebedürftigeren Arten der ursprünglichen Eichenwälder auf bodensauren Standorten mit der holozänen Buchenausbreitung ausgedunkelt und verdrängt wurden (Schatten-Intoleranz), wurde die schattenfeste Artenvielfalt der ursprünglichen dunklen Laubwälder auf basenreichen Standorten im Buchwald konserviert (Schatten-Toleranz).

**Schlüsselwörter:** sommergrüne Laubwälder, Koevolution, entstehungsgeschichtliche Aspekte, Standortsökologie, Arten-Akkumulationskurven

## 1 Einführung

Im Zusammenhang mit floristischen, standörtlichen, meereshöhenbezogenen und arealgeografischen Aspekten wurde die Phytodiversität der Buchenwälder Deutschlands und Europas intensiv untersucht und diskutiert (z. B. MÜLLER 1989, 1991, 1992, DIERSCHKE 1989a, 1997, 2000, BOHN 2000/2003). Deutlich weniger Gewicht wurde bislang auf entstehungsgeschichtliche Aspekte gelegt. Dies ist umso erstaunlicher, da die Buchenwälder in Deutschland eine sehr junge Entwicklungsgeschichte aufweisen und Diversitätsmuster von Arten immer im Zusammenhang von Raum und Zeit gesehen werden müssen (ROSENZWEIG 1995). Erst seit Neuestem wurde der Zusammenhang zwischen Buchenwaldflora und Glazialrefugien als vegetationskundliche Fragestellung intensiver aufgegriffen (WILLNER et al. 2009 und WALENTOWSKI et al. 2010). In diesem Beitrag werden folgende Ansätze diskutiert und in eine allgemeine Hypothese überführt:

1. Entwicklungsgeschichtliche (= syngenetische) Aspekte haben Auswirkungen auf die Gefäßpflanzenvielfalt der heutigen Buchenwälder.
2. Syngenetische Aspekte haben eine hohe Relevanz für die Systematik und Klassifikation der heutigen Buchenwaldgesellschaften.
3. Es gibt Standorte, auf denen die angestammten ökologischen Artengruppen der Bodenvegetation durch die Buchenausbreitung eher verdrängt wurden, und andere, auf denen sich die Buchenausbreitung indifferent oder fördernd auswirkte.

Diese Ansätze werden am Fallbeispiel des mitteldeutschen Buchenwaldgebietes, eines typischen Ausschnitt aus der nemoralen Laubwaldzone im westlichen Mitteleuropa („mittel-europäische Eichen-Buchenwaldregion“ RUBNER & REINHOLD 1953, MAYER 1984) soweit exemplarisch möglich verallgemeinernd dargestellt und diskutiert. Dies geschieht anhand der Auswertung von entstehungsgeschichtlichen Aspekten zur quartären Vegetationsgeschichte (Pollenanalysen), sowie von Gliederungs-, Ordnungsmerkmalen (mehrdimensionale Ordination, ökologische Gruppen, Klassifikation und Systematik) und synthetischen Merkmalen (Artenzahlen und ELLENBERG-Lichtzahlen) heutiger Buchenwaldgesellschaften.

## 2 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet sollte diversen Anforderungen genügen: (1) repräsentativ für die zentrale westmitteleuropäische Hügelland-Stufe, (2) eingebettet in ein möglichst zusammenhängendes Laubwaldgebiet mit hohen Buchen-Anteilen, (3) sowohl bodensaure, als auch carbonatreiche Buchenwald-Standorte beinhaltend, (4) vergleichbare Entwicklungsgeschichte, (5) möglichst geringe Bewirtschaftungs-Einflüsse (Naturwaldreservat oder Nationalpark).

### 2.1 Lage

Der mittlere Teil Deutschlands befindet sich an der Schnittstelle verschiedener Großlandlandschaften und wird unterschiedlich abgegrenzt (JOHN 2001). Wir haben eine Abgrenzung gewählt, die neben Sachsen, Sachsen-Anhalt und Thüringen auch Teile Hessens und Frankens beinhaltet und die sich von Zittau im Osten bis Frankfurt a. Main und Gießen im Westen und von Erlangen im Süden bis Göttingen im Norden erstreckt (DEHIO 1914, Abb. 1). Nach der Bedeutung der Buche in den jüngsten Pollenzonen (FIRBAS 1949) kann man den westlichen Teil dieses Gebiet als „Mitteldeutsches Buchengebiet mit Laubwaldvergangenheit“ bezeichnen. Es umfasst den Ostteil der westlichen Mittelgebirgsschwelle und den nördlichen Teil des mesozoischen Schichtstufenlandes (GAUER & ALDINGER 2005), enthält weite Teile des „Buchengebietes zwischen Main und Weser“ (RUBNER & REINHOLD 1953) und beinhaltet einen gewichtigen Teil der ausgedehntesten Buchen-Laubwaldgebiete Deutschlands mit relativ langer und ähnlicher Entwicklungsgeschichte seit der Eiszeit (HESMER 1938, BMELF 1990).

### 2.2 Klima, Geologie, Böden

Klimatisch gesehen finden wir heute im westlichen Teil Mitteldeutschlands ein überwiegend subozeanisch getöntes Klima der kollin-submontanen bis montanen Höhenstufe mit relativ kurzen und milden oder mit schneereichen Wintern, feuchtem Frühjahr und kühl-feuchtem Sommer, das die



**Abb. 1:** Lage des mitteldeutschen Buchenwaldgebietes. Meißner, Knüll, Vogelsberg, Hainich und Rhön stellen basische Waldgebiete, Kellerwald, Spessart und Steigerwald bodensaure Waldgebiete dar.

**Fig. 1:** Location of the beech forest region in Central Germany. Meißner, Knüll, Vogelsberg, Hainich and Rhön are characterized by base-rich forest sites, whereas acidophilous forest sites prevail at Kellerwald, Spessart and Steigerwald.

Buche hier natürlicher Weise zur vorherrschenden Baumart macht.

Steigerwald, Spessart und Kellerwald sind überwiegend durch Buchenwälder auf sauren Sandstein- und Grauwacke-Standorten mit geringer bis mittlerer Nährstoffversorgung geprägt (in Abb. 1 grau beschriftet). Für Rhön, Vogelsberg, Knüll, Meißner und Hainich sind dagegen Buchenwälder basen- und nährstoffreicher Standorte (über Kalk, Basalt) besonders kennzeichnend (in Abb. 1 schwarz beschriftet). Im Folgenden werden einige Kennwerte für repräsentative Buchenwald-Schutzgebiete gegeben (Tab. 1).

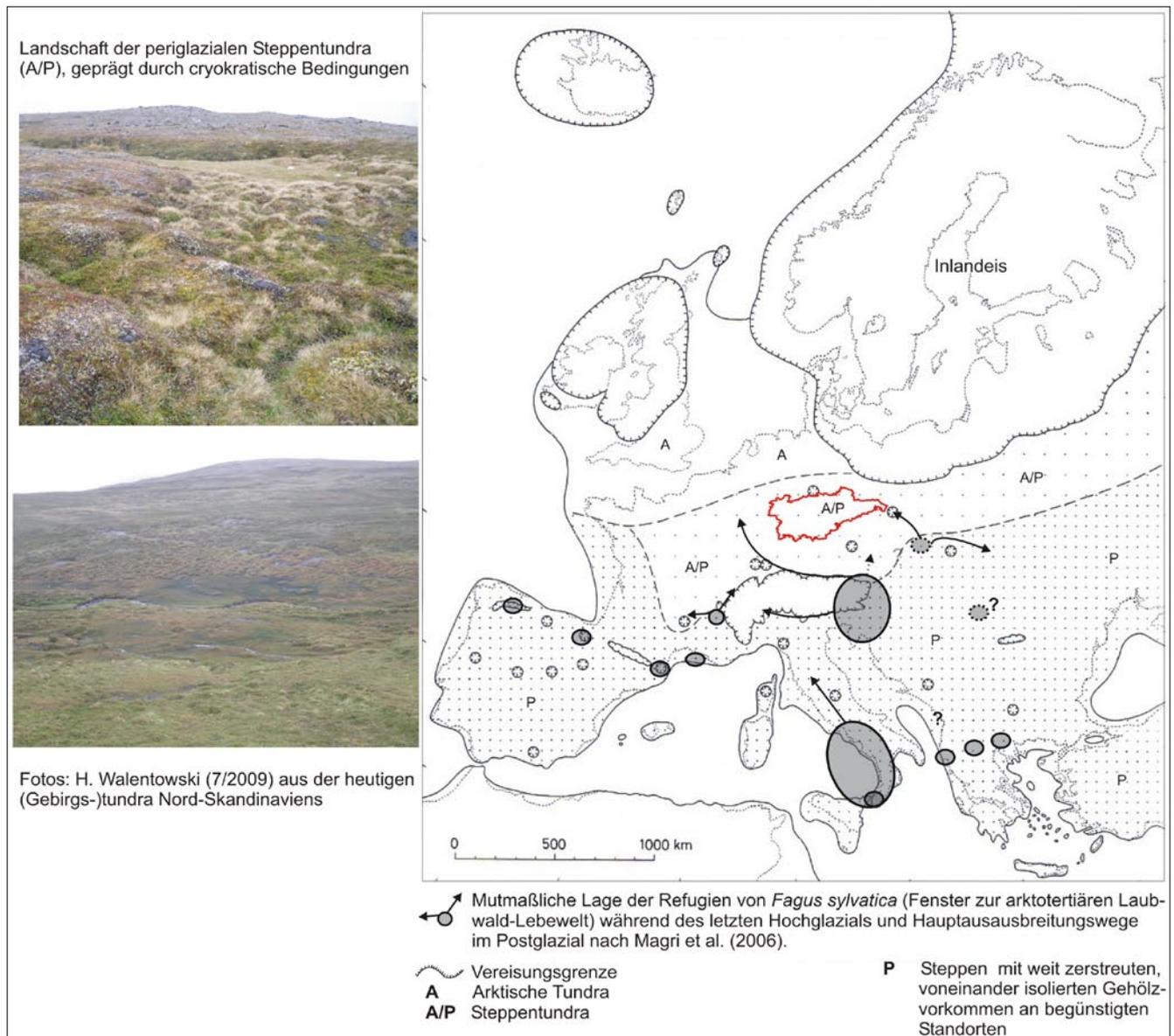
### 2.3 Entstehungsgeschichtliche Aspekte

Im Hochglazial der Weichselvereisung vor 20.000 Jahren herrschte im westlichen Teil Mittel-Deutschlands ein kalt-trockenes Klima mit Vegetation der zentralen Kältesteppe. Alles, was zuvor an Waldvegetation vorhanden war, war verschwunden. Einige Arten aus dieser Offenlandvergangenheit haben heute reliktsch-disjunkte Refugien in „Steppenheidekomplexen“ des Mitteldeutschen Trockengebietes (z. B. in „Gipssteppen des Südlichen Kyffhäusers“). Die Buchenrefugien vor 20.000 Jahren lagen von Mitteldeutschland weit entfernt und zerstreut isoliert im südlichen Teil von Europa in

**Tab. 1:** Landschaftliche Kennwerte (Geologie, Boden, Klima) für ausgewählte Buchenwaldschutzgebiete in den Wuchsbezirken Steigerwald (61.3), Buntsandstein-Spessart (63.2) und Hainich-Dün (37.23).

**Tab. 1:** Environmental data (geology, soil, climate) for selected beech forest reserves in the growth districts of Steigerwald (61.3), Buntsandstein (Lower Triassic) Spessart (63.2) and Hainich-Dün (37.23).

Wuchs- bezirk	Gebiet (Größe in ha)	Höhe in m ü. NN	Geologie	Böden	Temperaturwerte		Niederschlag	
					tJ (°C)	tVZ (°C)	NJ (mm)	NVZ (mm)
B.61.3	Waldhaus (90,7)	370–445	Blasensand- stein (kms) am Oberhang, Lehrberg- schichten (kmg) am Mittelhang, Schuttdecken am Unterhang	Braunerde mit Übergängen zu Pseudogley- Braunerde (am Unterhang) und podsolierter Braunerde (Oberhang); im Bachbereich Braunerde- Pseudogley	7,7	14,4	705	366
B.61.3	Brunnstube (49,6)	355–400	Blasensand- stein (kms) am Oberhang, Lehrberg- schichten (kmg) am Mittel- und Unterhang	Basenarme, sandig-lehmige Braunerde unterschied- licher Gründigkeit	7,8	14,5	716	366
B.63.2	Hoher Knuck (121,3)	360–539	Mittlerer Bund- sandstein (sm) und Unterer Buntsandstein (su); Ober- hang: mürbe, feinkörnige Sandsteine mit Tonstein- einlagerung; Unterhang: Basissandstein	schwach podsolierte Braunerde bis Braunerde	7,6	13,2	995	444
B.63.2	Eichhall (66,8)	390–500	Unterer Bunt- sandstein (Salmünster- Folge)	mäßig frische Sande, fri- sche Sande, mäßig frische Schichtsande in Hanglage	7,7	13,2	954	452
B.63.2	Gaulkopf (62,0)	410–495	unterer Bunt- sandstein (Salmünster- Folge) und mittlerer Buntsandstein (Volprieheu- sen-Folge und Detfurth-Folge)	mäßig tro- ckene, podsolierte Sande, mäßig frische Sande, frische Sande, mäßig frische Schichtsande in Hanglage	7,8	13,3	966	429
B.37.23	Hainich (206)	300–450	Mittlerer (mm) und Oberer Muschelkalk (mo)	Braunerde- Terra fusca und Terra fusca- Rendzina	7,5	14,0	741	338



**Abb. 2:** Mitteldeutschland im Hochglazial vor 20.000 Jahren. Die eustatische Meeresspiegelabsenkung im Bereich von Nordsee und Atlantik betrug 120–130 m, in Mitteldeutschland (siehe Mitte der Abb.) herrschte demzufolge ein kalt-trockenes Steppentundren-Klima. Quelle: LANG (1994), WALENTOWSKI & ZEHEM (2010).

**Fig. 2:** Impression of a landscape of Central Germany during the Valdai glacial maximum 20,000 YBP. The eustatic sea level change of North Sea and Atlantic Ocean amounted 120–130 m. Central Germany was dominated by Steppe-tundra, a cold dry-climate vegetation type.

geschützten Lagen der alpidischen Hochgebirge auf Karbonatgesteinen (EWALD 2003).

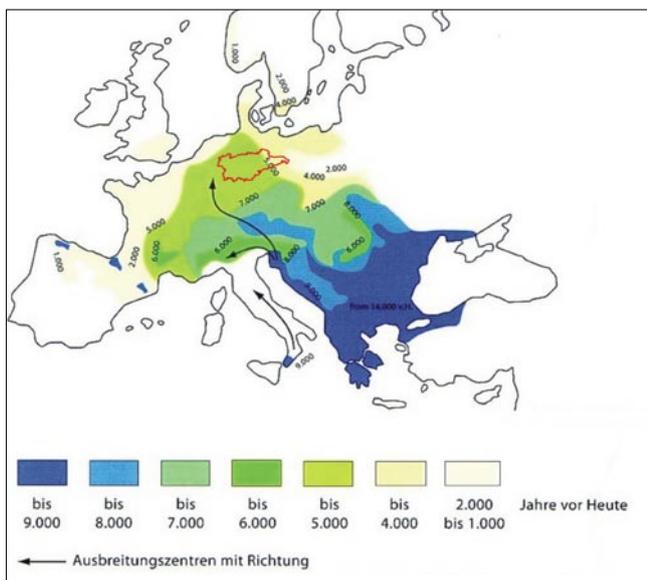
Die Biotoptradition zur arktotertiären Laubwaldvegetation blieb allein in den Refugialgebieten erhalten. Die quartäre Vegetationsgeschichte in Mitteleuropa ist durch eine extreme Dynamik geprägt:

- Langandauernde Glazial-Komplexe mit in ihrer zweiten Hälfte kalt-trockenen Phasen wechselten mit kurzen Interglazial-Komplexen mit in ihrer zweiten Hälfte wintermild-sommerfeuchten Phasen.
- Das heutige mitteleuropäische Waldland war im früheren Quartär eher Offenland: Innerhalb des letzten, 115.000 Jahre umfassenden glazialen-interglazialen Weichsel-Holozän-Zyklus, waren natürlicherweise

zu 70–80 % Offenland- und nur zu 20–30 % Waldbedingungen vorherrschend (LANG 1994, WALENTOWSKI & ZEHEM 2010).

- Hügelland-Buchenwälder waren in Mitteldeutschland erstmals vor 4.500 Jahren in Ausbreitung und wurden bereits seit 3.000 Jahren (Maximum) wieder durch den Menschen zurückgedrängt (z. B. Verbrennung von Buchen-Holz Kohle für Eisenschmelzen, KÜSTER 1996).

Die südosteuropäischen Gebiete im Umfeld der eiszeitlichen Refugien wurden in der Nacheiszeit sehr früh von der Buche vereinnahmt (Abb. 3). Hier herrschten offenbar sehr günstige Ausbreitungsbedingungen. Im Gegensatz zu dem Diversitätszentrum der Buchenwälder in Südosteuropa erfolgte die Ausbreitung der Buche nach Mitteldeutschland erst spät,



**Abb. 3:** Einwanderungszeiten der Buche in Europa. Aus: GROSSMANN et al. (2009).

**Fig. 3:** Immigration times of beech in Europe (years before present). From: GROSSMANN et al. (2009).

obwohl das für die nacheiszeitliche Einwanderung der Buche nach Mitteleuropa nach neuesten paläobotanischen und genetischen Befunden (MAGRI et al. 2006) maßgebliche Refugialgebiet erstaunlich weit im Norden, am Südostalpenrand im Bereich von Slowenien und Istrien lag.

Für die Gebiete Mittel- und Norddeutschlands sowie Südschwedens brauchte *Fagus* mehr als 2.000 Jahre, um in mehreren Schüben zur Massenausbreitung zu gelangen (denn die Daten der Buchen-Ausbreitung divergieren in

NW-Deutschland von Landschaft zu Landschaft erheblich, vgl. BURRICHTER et al. 1988, KÜSTER 1996). In anderen Gebieten waren hierfür nur wenige 100 Jahre erforderlich. So hatte die Buche ihre erstmalige Massenausbreitung in Mitteleuropa frühestens gegen Ende der Bronzezeit zu verzeichnen, in der Altsiedelgebiete wie das Thüringer Becken bereits starken Nutzungseinflüssen unterworfen waren. Die große Distanz zu den Glazial-Refugien (> 900 km), die späte Einwanderung (5.000 BP), die verzögerte Massenausbreitung (3.000 BP) und die baldige Zurückdrängung der Buche bedingen eine nur kurze Co-Evolution mit der Bodenvegetation über maximal 10–20 Baumgenerationen. Der landschaftsprägenden Bedeutung der Buche in der heutigen potenziellen natürlichen Vegetation Mitteleuropas steht eine sehr kurze Zeitspanne der Co-Evolution gegenüber.

Die regionale nacheiszeitliche Entstehungsgeschichte der mitteleuropäischen Buchenwälder stellt sich somit folgendermaßen dar (Abb. 4). Vom Boreal (Pollenzone V Frühe Wärmezeit) bis ins Atlantikum (Pollenzone VI–VII Mittlere Wärmezeit) herrschten Eichen-Mischwälder. Auf sauren nährstoffarmen Substraten und auf trockenen Standorten waren dabei eher „lichte“ eichendominierte Laubwälder ausgebildet; auf frischen, basen- und nährstoffreicheren Böden „dunkle“ edellaubholzreiche Linden-Ulmen-Mischwälder (Tab. 2, FIRBAS 1952). Wie man sich diese Vegetation in etwa vorzustellen hat, kann man heute – *space for time* – in der mittelrussischen Laubwaldzone östlich der Arealgrenzen von Buche und Hainbuche beobachten (OGUREVA et al. 2003, SCHMIDT 2005, WALENTOWSKI 2011).

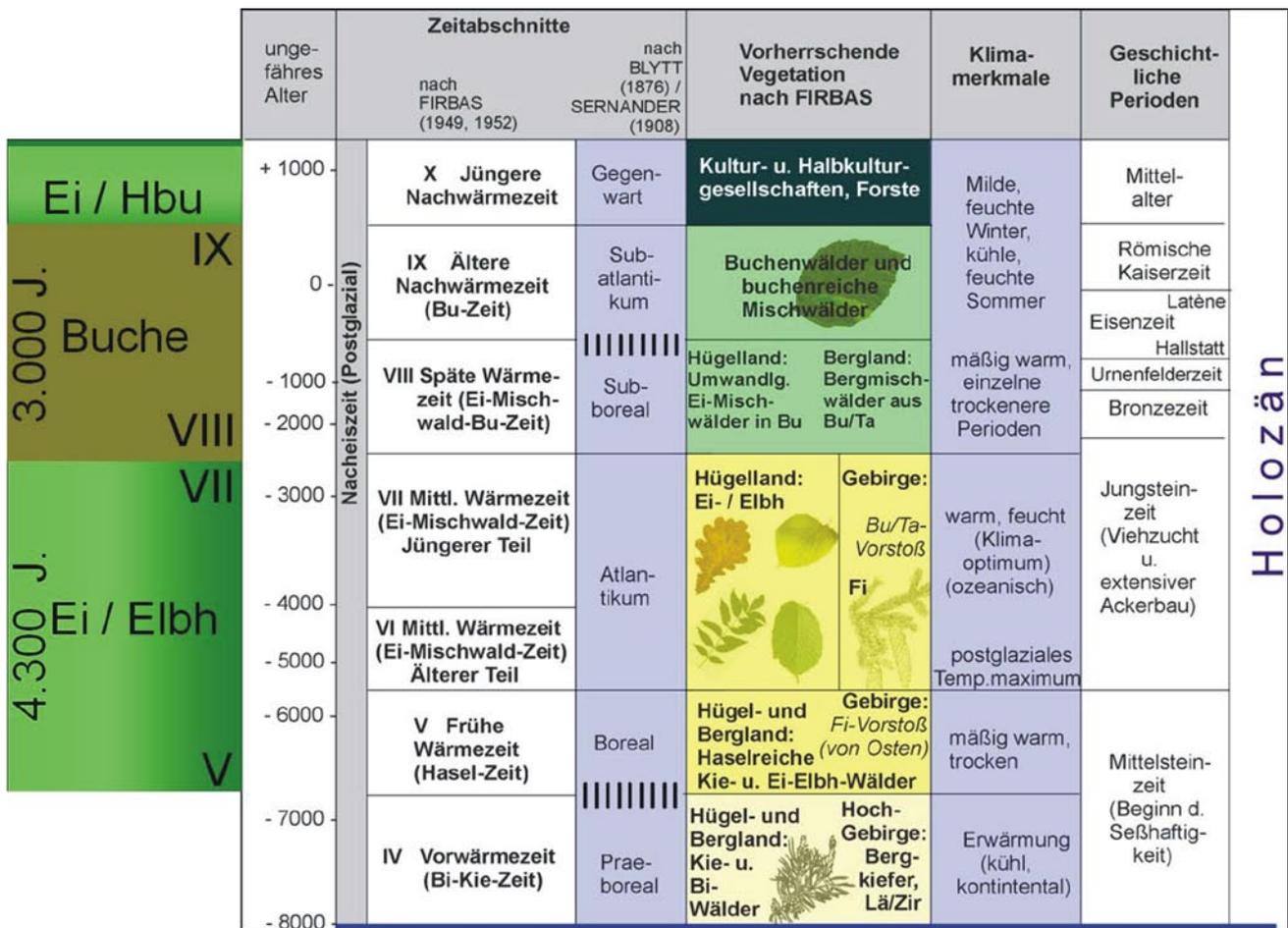
Für einen Zeitraum von maximal 2.500 Jahren herrschten in der darauffolgenden Subboreal (Pollenzone VIII Späte Wärmezeit) und Subatlantikum (Pollenzone IX Ältere Nachwärmezeit) buchendominierte Laubwälder. Spätestens mit dem im 6. Jahrhundert nach Christus einsetzenden Landausbau, der unter den Karolingern und Ottonen seinen

**Tab. 2:** Anteil von *Quercus* (Lichtholz; ELLENBERG-Lichtzahl [L] = 6), *Tilia* (Schattholz; L = 4), und *Ulmus* (Schattholz; L = 4) an der Pollensumme dieser Gattungen in Gebirgen mit Basaltböden (nicht unterlegt) und nährstoffärmeren Böden (grau unterlegt). Quelle: FIRBAS (1952).

**Tab. 2:** Shares of *Quercus* (light demanding; ELLENBERG Indicator value for light [L] = 6), *Tilia* (shade tolerant; L = 4) and *Ulmus* (shade tolerant; L = 4) in the sum of pollen of these genera in mountains with rich basalt soils (not highlighted) and poor sandstone soils (highlighted in grey). Source: FIRBAS (1952).

Gebirge	Mittlere Wärmezeit (Pollenzone VI–VII)			Ältere Nachwärmezeit (Pollenzone IX)			Zahl der Proben
	<i>Quercus</i> %	<i>Tilia</i> %	<i>Ulmus</i> %	<i>Quercus</i> %	<i>Tilia</i> %	<i>Ulmus</i> %	
Rhön	49,2	19,9	30,9	74,8	4,9	20,3	16 bzw. 21
Vogelsberg	47,6	35,5	16,9	80,6	3,0	16,4	15 bzw. 9
Meißner	8,8	77,8	13,4	60,6	20,2	19,2	5 bzw. 9
Hohes Venn	72,0	13,8	14,2	92,5	4,7	2,8	62 bzw. 51
Sauerland				86,3	13,2	0,5	9
Solling	72,5	20,7	6,8	85,5	5,0	9,5	11 bzw. 16
Odenwald, Taunus				81,5	8,9	9,6	15
Spessart				97	3	0	6

Bei den angegebenen Werten ist zu berücksichtigen, dass die absolute Anteil der genannten Laubbaum-Gattungen in der Mittleren Wärmezeit (Pollenzone VI–VII) sehr hoch lag, in der Älteren Nachwärmezeit (Pollenzone IX) dagegen aufgrund nach der erfolgter Buchen-Massenausbreitung in allen Gebirgen gering geworden war.



**Abb. 4:** Mitteleuropäische Grundfolge der nacheiszeitlichen Waldentwicklung (aus WALENTOWSKI et al. 2006). Die Entstehungsgeschichte der mitteldeutschen Buchenwälder mit langer Laubwaldvergangenheit ist links hervorgehoben.

**Fig. 4:** Central European sequence and postglacial chronology of forest development (WALENTOWSKI et al. 2006). The vegetation history of the central German beech forest region, which was mainly characterized by a continuity of pure deciduous forests, is highlighted to the left.

Höhepunkt erreichte, wurden sie großflächig gerodet oder in Stockausschlag- und Hutewälder mit Eiche, Linde, Ulme, ab dem 10. Jh. auch in Jagdbannwälder mit hohen Wildbeständen und Förderung der Eiche als Mastbaum umgewandelt (vgl. z. B. ZERBE 1999 für den südlichen Hochspessart). Es kam also, was das Verhältnis von Buche zu Eiche anbelangt, erneut zur Trendwende. Erst mit dem Beginn der geregelten Forstwirtschaft und dem Umbau der verlichteten, ausgeplünderten Wäldern setzte im 19. Jahrhundert wieder ein deutlicher Rückgang der Eiche ein, und erhöhten sich wieder die Buchenanteile.

### 3 Methodik

Die gewählte und im Folgenden dargestellte Herangehensweise dient der Hypothesenbildung und einer indikativen, exemplarischen wie anfänglichen Prüfung der Hypothese. Die Analysen und die Ergebnisdarstellung sind in diesem Kontext als schrittweise an Beispielen durchgeführte Hypothesenarbeit zu verstehen.

Die räumlichen und zeitlichen Biodiversitätsmuster wurden an einem Beispieldatensatz untersucht, der einerseits Buchenwälder auf bodensauren Standorten geringer bis mittlerer Nährstoffversorgung, andererseits gut nährversorgte Kalk-Buchenwälder beinhaltet. Die Nomenklatur der Pflanzenarten

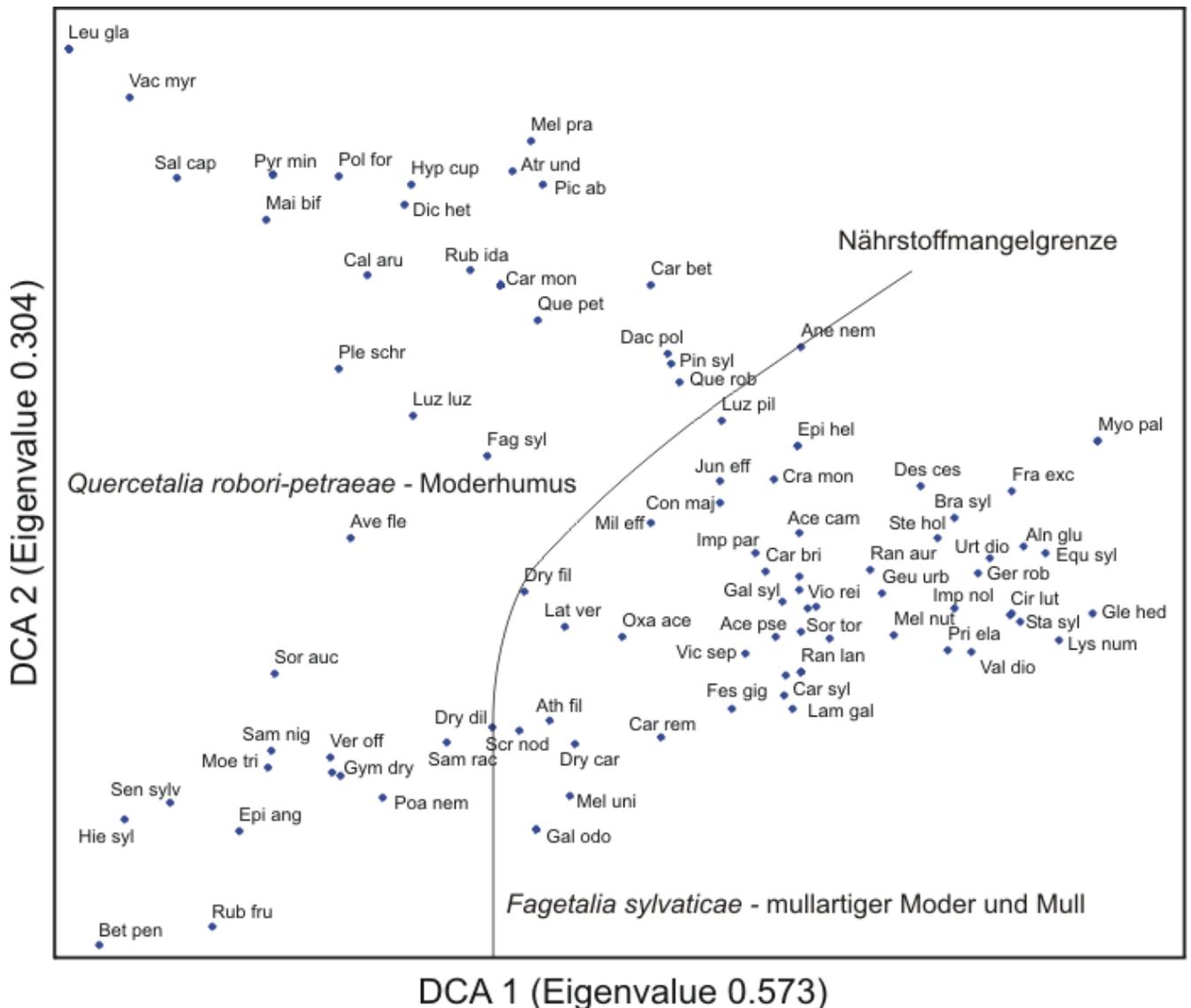
richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), jene der Pflanzengesellschaften nach RENNWALD (2000).

#### 3.1 Vegetationsdaten

Es wurden Vegetationsdaten (Steigerwald und Spessart) aus der Naturwaldreservats-Datenbank der bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft sowie aus der vegetationskundlichen Datenbank des Nationalparks Hainich ausgewertet. Die Geländearbeiten im Spessart wurden im Jahr 2009 (Bearb.: FEULNER, M.) und im Steigerwald in den Jahren 1977–1996 (Bearb.: MERKEL, J., v. BRACKL, W., MICHIELS, H.G.), jene im Hainich im Jahr 1995 (Bearb.: AHRNS, C.) durchgeführt. Die Größe der Aufnahmeflächen betrug, wie für Wald-Vegetationsaufnahmen üblich, zwischen 200 qm und 400 qm. Die geophytenreichen Wälder im Hainich wurden von AHRNS im Vollfühlingsaspekt (vereinzelt ausgedehnt bis in den Juni) aufgenommen.

#### 3.2 Klassifikation und Ordination

Die pflanzensoziologische Tabellenarbeit und Klassifikation erfolgte zuerst manuell nach dem u. a. bei DIERSCHKE (1994) beschriebenen Verfahren. Sämtliche im Folgenden dargestellten multivariaten Verfahren erfolgten mittels der Software PC-ORD (Mc CUNE & MEFFORD 2011). Die manuelle



**Abb. 5:** DCA-Ordinationsdiagramm für den Steigerwald (Naturwaldreservate Brunnstube und Waldhaus). Streudiagramm mit Artwerten. Gradientenlänge: 3.689/2.912; aus Platzgründen sind nur 80 von 104 Arten dargestellt.

**Fig. 5:** DCA species ordination for the Steigerwald (strict forest reserves of Brunnstube and Waldhaus). Length of gradients: 3.689/2.912; some species labels (24 of 104) were omitted (due to the lack of space).

Klassifikation der Vegetationsaufnahmen wurde mithilfe des Programms TWINSpan (HILL 1979) abgesichert. Die Einteilung erfolgte auf Basis der numerischen Klassifikation nach den von TWINSpan ermittelten Indikatorarten. Die Benennung der Syntaxa (Subassoziationen, Varianten) erfolgte durch einen Abgleich mit den bei DIERSCHKE (1989a), OBERDORFER (1992) und HÄRDTLE et al. (2004) präsentierten Übersichtstabellen.

Mittels einer DCA (Detrended Correspondence Analysis) wurde zunächst die Gradientenlänge der Datensätze ermittelt. Diese betrug für die bodensauren Buchenwälder (Steigerwald) zwischen 3 und 4 Standardabweichungen (SD), weshalb für die weiteren Ordinationen ein unimodales Modell zugrundegelegt wurde. Die Gradientenlänge für den Datensatz im Hainich lag dagegen knapp unter 3, weshalb hier zusätzlich eine PCA (Principal Component Analysis) durchgeführt wurde, der ein lineares Modell zugrunde liegt. Es zeigte sich, dass beide Modelle zu vergleichbaren Resultaten führten, so dass wir nur die DCA-Ergebnisse präsentieren.

### 3.3 Datenauswertung

Je Vegetationstyp (Luzulo-, Galio odorati- und Hordelymo-Fagetum) wurden die Artenzahl pro Aufnahme (Verteilung pro Vegetationstyp) und die Artenakkumulationskurven (*species-area-curves*) in PC-ORD (Mc CUNE & MEFFORD 2011) als Maß für  $\alpha$ -,  $\beta$ - und  $\gamma$ -Diversität verglichen. Ebenfalls vegetationstypenbezogen wurden die Häufigkeitsverteilungen der Licht-Zeigerwerte (Tiefschatten-, Schatten-, Halbschatten- und Licht-Zeiger, sowie Indifferente nach ELLENBERG et al. 1992) über die Anteile an der Gesamtdeckung in der Bodenvegetation errechnet.

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Pflanzensoziologische Befunde

Die heutigen Buchenwaldgesellschaften in Mitteldeutschland umfassen eine große standörtliche Amplitude. Sie bilden

innerhalb des gesamten pH-Spektrums der Böden die vorherrschenden Waldgesellschaften (HÄRDTLÉ et al. 2004).

#### 4.1.1 Buchenwälder bodensaurer Standorte geringer bis mittlerer Nährstoffversorgung in Nord-Steigerwald und Hochspessart

Der bodensaure Hainsimsen-Buchen-Wald (*Luzulo-Fagetum* MEUSEL 1937) in der kollin-submontanen Höhenform mit Trauben-Eiche ist eine weit verbreitete Buchenwaldgesellschaft des mitteleuropäischen Hügellandes. Die charakteristische Artenverbindung der vorwiegend auf sauren und nährstoffarmen Braunerden stockenden Wälder besteht aus Säurezeigern mit Schwerpunkt auf Moderhumus. In Tabelle 1 im Anhang sind die Vegetationsaufnahmen der Hainsimsen-Buchenwälder und ihrer Laubwald-Kontaktgesellschaften für die bayerischen Spessart-Naturwaldreservate „Hoher Knuck“, „Eichhall“ und „Gaulkopf“, und die Steigerwald-Naturwaldreservate „Waldhaus“ und „Brunnstube“ pflanzensoziologisch zugeordnet.

Das Ordinationsdiagramm für den Steigerwald (Abb. 5) zeigt exemplarisch am Beispiel des Datensatzes der Naturwaldreservate „Waldhaus“ und „Brunnstube“ (= „Holzkreuz“ bei MERKEL 1982) das Spektrum an floristischen Abwandlungen der Laubwaldgesellschaften auf Blasensandstein (kms) im Kontakt zu Lehrbergschichten (kmg, Tab. 1). Der Hauptteil der Reservate wird von Hainsimsen-Buchenwäldern (*Luzulo-Fagetum*) eingenommen (MERKEL 1982). In der linken Hälfte des Ordinationsraumes werden säurezeigende/säuretolerante Arten mit Schwerpunkt auf Moderhumus abgebildet, in der rechten Hälfte anspruchsvollere Laubwaldarten der *Fagetalia sylvaticae*, die mullartigen Moder bis Mull bevorzugen.

Die 1. Achse ist als floristischer Gradient entlang zunehmender Bodenfeuchte sowie Bodenreaktion (Maßeinheit pH-Wert) und Basensättigung zu interpretieren. Dies ist durch unabhängig

erhobene Bodendaten belegt (Tab. 3). Der Artenwandel entlang des Wasserhaushaltsgradienten reicht von zeitweise austrocknenden, Wind ausgesetzten veragerten Kuppen auf mäßig frischen Sanden (Wasserhaushaltsziffer 2 in der forstlichen Standortserkundung Bayerns) bis hin zu ganzjährig feuchten Mulden mit sickernassen Feinlehmen (Wasserhaushaltsziffer 9). Die gemessenen pH-Werte des Oberbodens stehen in enger Korrelation zu den aus der Vegetation berechneten mengengewichteten ELLENBERG-Zeigerwerten für die Reaktionszahl (Korrelationskoeffizient = 0.89).

Der Artenwechsel auf der 2. Achse (Abb. 5) dürfte vorrangig mit der Nährstoffversorgung zusammenhängen. Das eine Extrem bilden sehr nährstoffarme, podsolierte und stark versauerte, durch Laubausblasungen an exponierten Kuppen oder durch ehemaligen anthropogenen Nährstoffentzug (Waldstreunutzung und Laubaschebrennen) verursachte Aushagerungsformen mit Nährstoffmangelzeigern der *Leucobryum*-Gruppe (*Leu glau*). Hierzu zählt der *Ericaceen*-Zwergstrauch *Vaccinium myrtillus* und die Moosarten *Leucobryum glaucum*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiothecium nemorale* agg. und *P. laetum*. Den Gegenpol dazu bilden Ausprägungen mit Stickstoffzeigern nitrophiler Schlag-, Vorwald- und Waldverlichtungsgesellschaften (*Epi ang* = *Epilobium angustifolium*, *Moe tri* = *Moehringia trinervia*, *Rub fru* = *Rubus fruticosus*, *Sam nig* = *Sambucus nigra*, *Sam rac* = *Sambucus racemosa*, *Sen sylv* = *Senecio sylvaticus*).

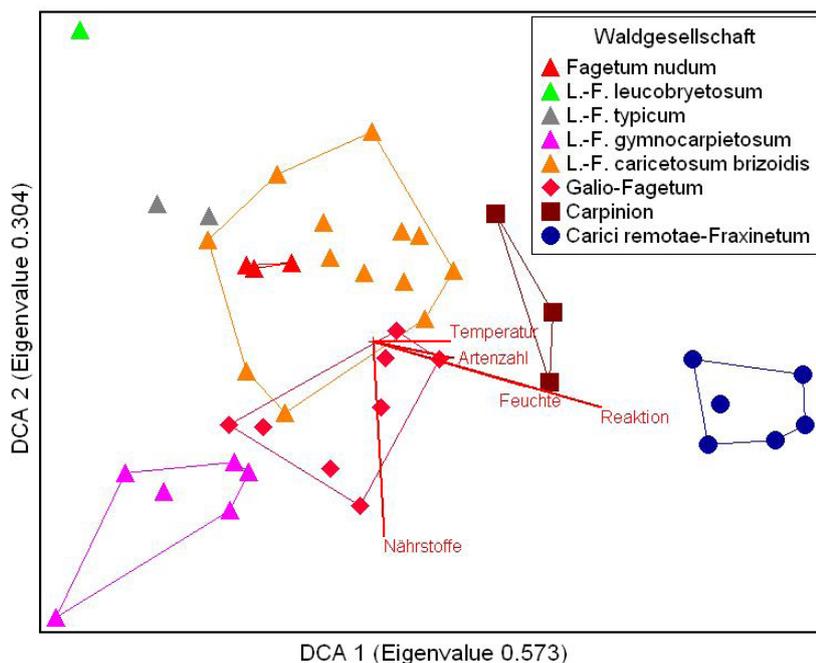
Das Spektrum der im Ordinationsraum abgebildeten Waldgesellschaften (Abb. 6) reicht von links oben nach rechts unten über verschiedene Ausbildungen der Hainsimsen-Buchenwälder (*L.-F.* = *Luzulo-Fagetum*; inkl. bodenvegetationsloses „*Fagetum nudum*“) über Waldmeister-Buchen- (*G.-F.* = *Galio odorati-Fagetum*), Eichen-Hainbuchen- (*Carpinion betuli*) bis zu Erlen-Eschenwäldern (*Carici remotae-Fraxinetum*).

Synsystematisch werden Eichen- und Buchenwälder nährstoffarm-bodensaurer Standorte in die Ordnung

**Tab. 3:** Errechnete mittlere ELLENBERG-Zeigerwerte, gemessene pH-Werte und kartierte forstliche Standortseinheiten. Die Messungen wurden von MERKEL (1982) mit einem elektrischen pH-Meter durchgeführt. Es handelt sich um gemittelte Werte aus Ah und Bv. Waldgesellschaftszuordnungen gem. Tabelle 1 im Anhang.

**Tab. 3:** Mean ELLENBERG Indicator values calculated for soil moisture (F), soil reaction (R), and nutrients (N), measured pH values and mapped forest sites; pH measurements were performed by MERKEL (1982) with a pH electrode. The stated pH values are mean values as an average of topsoil (A-Horizon) and subsoil (B-Horizon). Forest community classifications according to appendix table 1.

Waldgesellschaft	F-Zahl	R-Zahl	N-Zahl	pH-Wert	Standort
<i>Luzulo-Fagetum leucobryetosum</i>	(5.4)	(3.2)	(3.5)	?	mäßig frischer, podsolierter Sand (012)
" <i>Fagetum nudum</i> "	(5.0)	(4.0)	(4.6)	3,9	mäßig frischer Sand (002)
<i>Luzulo-Fagetum milietosum effusi</i>	(5.0)	(3.7)	(4.8)	?	mäßig frischer Schlufflehm (302)
<i>Luzulo-Fagetum gymnocarpietosum</i>	(5.4)	(4.5)	(5.7)	3,8	sickerfrischer sandiger Lehm (104)
<i>L.-F. caricetosum brizoides</i>	(5.3)	(4.0)	(4.6)	4,1	grundfeuchter Decksand (604)
<i>Galio-Fagetum caricetosum brizoidis</i>	(5.3)	(4.7)	(4.9)	3,9	grundfeuchter Decksand (604)
<i>Galio-Carpinetum caricetosum brizoidis</i>	(5.1)	(5.9)	(5.1)	5,3	wechselfeuchter Decksand (608)
<i>Carici remotae-Fraxinetum</i>	(5.9)	(5.9)	(5.3)	4,6	sickernasser Feinlehm (809)



**Abb. 6:** DCA-Ordinationsdiagramm für den Steigerwald (Naturwaldreservate Brunnstube und Waldhaus). Die Variablen Temperatur, Feuchte, Reaktion, Nährstoffe (Mittlere ELLENBERG-Zeigerwerte) sowie Artenzahl wurden als passive Größen verwendet und gingen daher in die Berechnung der DCA-Achsen nicht ein. Gradientenlängen: DCA-Achse = 3.689 SD, DCA-Achse 2 = 2.912 SD (SD = Standardabweichung). Der Begriff des „Fagetum nudum“ stellt keine Pflanzengesellschaft, sondern ein Dunkelstadium des Buchenwaldes dar, in dem sich so gut wie keine Bodenvegetation ausbildet.

**Fig. 6:** DCA ordination of the Steigerwald relevés (from the strict forest reserves of Brunnstube and Waldhaus). The parameters temperature, soil moisture, soil reaction and nutrients (mean ELLENBERG indicator values) as well as species number were used as passive variables and therefore did not affect the DCA-axis. Length of gradients: DCA-axis 1 = 3.689 SD, DCA-axis 2 = 2.912 SD (SD = standard deviation). The term „Fagetum nudum“ qualifies a dark bare ground stage of a beech forest and is not dedicated to a particular forest community.



**Abb. 7:** Bodensaure, rein buchendominierte Laubwälder im Naturwaldreservat „Kleinengelein“ (Steigerwald), die auch in der Altersphase nahezu bodenvegetationsfrei sind. Foto H. Walentowski, 06.06.2011.

**Fig. 7:** Acidic-oligotrophic purely beech dominated forest at the strict forest reserve of Kleinengelein (Steigerwald). Even in the mature stage of the forest growth cycle bare ground is lacking. Photographed by H. Walentowski, June 6th 2012.

*Quercetalia robori-petraeae* eingeordnet (MÜLLER 1991, HÄRDTLE et al. 2004), da säurezeigende Arten prägen und anspruchsvollere *Fagetalia*-Arten fehlen bzw. nur auf reichere Ausprägungen übergreifen. Die Nährstoffmangelgrenze schattenfester *Fagetalia*-Arten wird durch *Scrophularia nodosa*, *Dryopteris filix-mas*, *Milium effusum* und *Anemone nemorosa* markiert (Abb. 5).

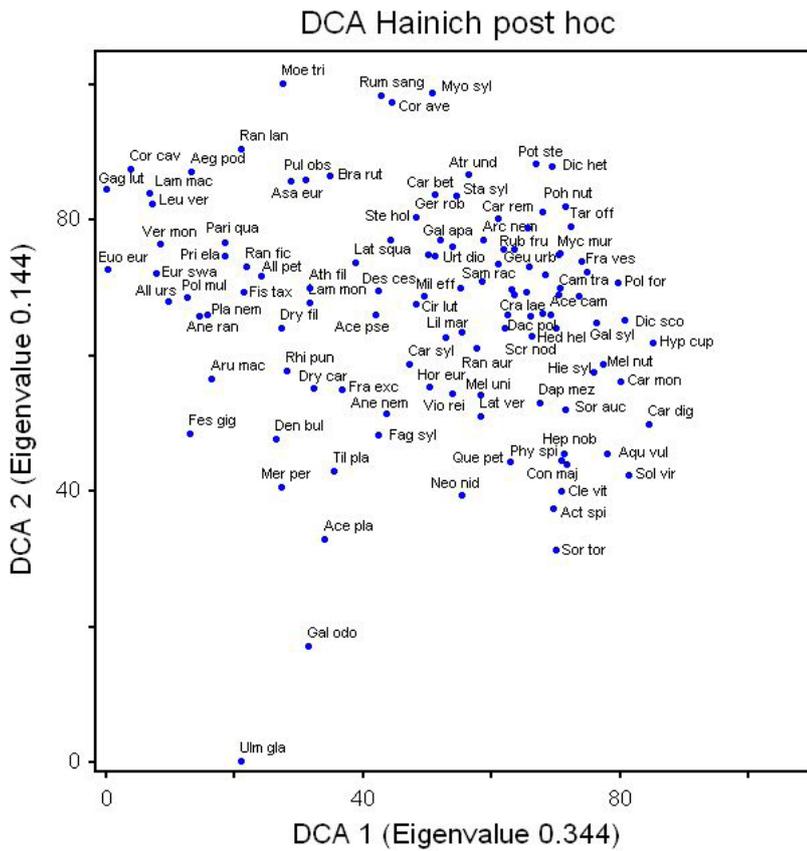
Oft sind auch die alten Buchenwälder bodensaure Standorte wie im Nord-Steigerwald z.B. im Naturwaldreservat „Kleinengelein“ mit bis zu 350 Jahre alten Buchen, und im Hochspessart z.B. im Naturwaldreservat „Eichhall“ mit 200 Jahre alten Buchen – ausgesprochen artenarm oder sogar bodenvegetationsfrei („Fagetum nudum“, Abb. 7).

#### 4.1.2 Buchenwälder gut nährstoffversorgter Kalkstandorte im Hainich

Die Buchenwald-Leitgesellschaft im Hainich ist der Waldgersten-Buchen-Wald (*Hordelymo-Fagetum* KUHN 1937) gut nährstoffversorgter Kalkstandorte. Er ist in einer collin-submontanen bis submontanen Höhenform ausgebildet, in der sich neben der Buche sommerwärmebedürftige Laubbaumarten wie Hainbuche, Elsbeere, Trauben-Eiche und Vogel-Kirsche finden. Die charakteristische Artenverbundung wird durch zahlreiche Basen- und Nährstoffzeiger mit Schwerpunkt auf biologisch tätigen Böden mit günstigen Mull-Humusformen geprägt. In Tabelle 2 im Anhang wurden die von AHRNS (1995) erhobenen und bei AHRNS & HOFMANN (1998) publizierten Vegetationsaufnahmen aus dem ehemaligen Waldschutzgebiet Hainich pflanzensoziologisch aufbereitet (Tab. 2 im Anhang).

Der floristische Gradient auf der 1. Achse (Abb. 8) reicht von Ausprägungen mit sehr anspruchsvollen Frühlingsgeophyten der *Corydalis*-Gruppe (z.B. *Gag lut* = *Gagea lutea*, *Cor cav* = *Corydalis cava*, *Leu vern* = *Leucojum vernum*) auf sehr nitratreichen Böden bis hin zu Waldbeständen mit Arten der *Vaccinium myrtillus*-Gruppe (z.B. *Dic sco* = *Dicranum scoparium*, *Pol for* = *Polytrichum formosum*, *Hyp cup* = *Hypnum cupressiforme*) an verhagerten und im Oberboden versauerten Oberhängen. Der Gradient dürfte also mit abnehmender Bodenfeuchte, abnehmendem Nährstoffreichtum und abnehmender Basensättigung zu erklären sein (Abb. 9 und Tab. 4). Dies wird auch durch unabhängig erhobene Messwerte bestätigt (Tab. 4).

Auf der 2. Achse stehen sich als Extreme edellaubbaumreiche Ausbildungen mit Anklängen an das *Adoxo-Aceretum*



**Abb. 8:** DCA-Ordinationsdiagramm für Kalk-Buchenwälder des Hainichs. Streudiagramm mit Artwerten. Es wurden nur Arten berücksichtigt, die mindestens zweimal vorkamen. Gradientenlänge: 2.582/1.750.

**Fig. 8:** DCA species ordination of calcareous beech forests from Hainich. Length of gradients: 2.582/1.750; some species labels were omitted (due to the lack of space).

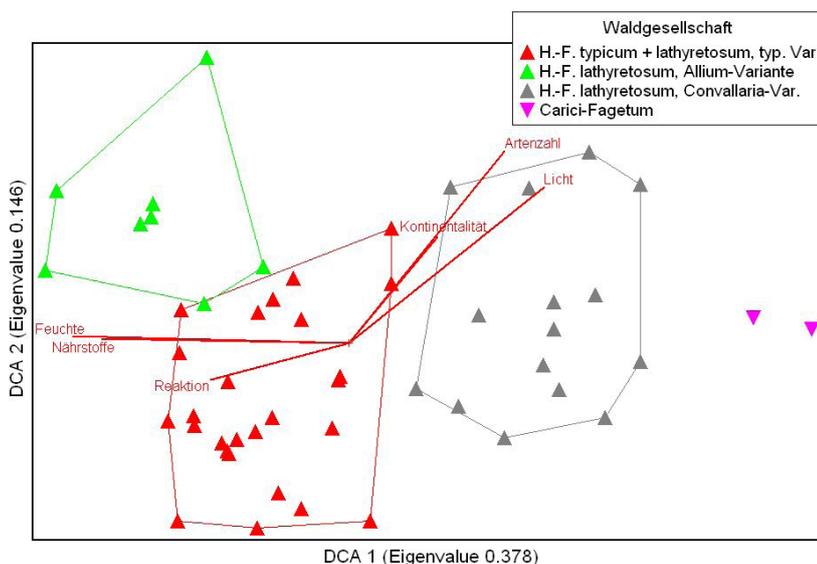
(z. B. mit *Ulm glab* = *Ulmus glabra*, *Ace plat* = *Acer platanoides*) und Ausbildungen mit Arten störungsbedingter Waldverlichtungsgesellschaften (z. B. *Moe tri* = *Moehringia trinervia*, *Rum san* = *Rumex sanguineus*, *Myo sylv* = *Myosotis sylvatica*) gegenüber. Der Gradient reicht somit von schattig-humiden Hangfußlagen bis hin zu Waldrandsituationen mit starkem Einfall von Seitenlicht und stärkeren Temperaturgegensätzen. Auch die Artenzahl nimmt entlang der 2. Achse zu (Tab. 5), da neben die Waldarten im engeren Sinne „Störzeiger“ hinzutreten.

Das Spektrum der Waldgesellschaften reicht von

verschiedenen Ausprägungen des *Hordelymo*-Fagetum bis hin zum *Carici*-Fagetum (Abb. 9 sowie Tab. 2 im Anhang).

Systematisch gehören die artenreichen, syngenetisch miteinander verbundenen edellaubbaumreichen Laubwälder basenreicher Standorte allesamt in die Ordnung *Fageta lia sylvatica*.

Auf den lehmigen Tonböden über Muschelkalk sind zahlreiche Frühlingblüher zu finden. Ganz besonders üppig gedeihen sie auf den frühjahrsfeuchten und nitratreichen Böden der *Allium*-Variante des *Hordelymo*-Fagetum *lathyretosum*.



**Abb. 9:** DCA-Ordinationsdiagramm für Kalk-Buchenwälder des Hainichs. Die Variablen Temperatur, Feuchte, Reaktion, Nährstoffe (Mittlere ELLENBERG-Zeigerwerte) sowie Artenzahl wurden als passive Größen verwendet und gingen daher in die Berechnung der DCA-Achsen nicht ein. Gradientenlängen: DCA-Achse = 2.81 SD, DCA-Achse 2 = 1.74 SD (SD = Standardabweichung).

**Fig. 9:** DCA ordination of calcareous beech forests from Hainich. The parameters temperature, soil moisture, soil reaction and nutrients (mean ELLENBERG indicator values) as well as species number were used as passive variables and therefore did not affect the DCA-axis. Length of gradients: DCA-axis 1 = 2.81 SD, DCA-axis 2 = 1.74 SD (SD = standard deviation).

**Tab. 4:** Gemessene pH-Werte (gemittelte Proben aus Ah und Bv von HOFMANN 1963 und AHRNS 1995). Die Messungen wurde mit einem elektrischen pH-Meter mit KCl/AgCl-Einstab-Glaselektrode durchgeführt. Waldgesellschaftszuordnungen gem. Tab. 2 im Anhang.

**Tab. 4:** *Measured pH values (mean values as an average of topsoil (A-Horizon) and subsoil (B-Horizon), performed with pH electrode by HOFMANN 1963 and AHRNS 1995). Forest community classifications according to appendix tab. 2.*

	Aufnahmepunkte											Mittelwert
	4	10	11	14	16	17	21	22	32	44	Exp. 9	6,3
Hordelymo-Fagetum typicum, Arum-Variante		6,2	6,4									6,0
H.-F.lathyretosum verni, Allium-Var.	7,0			6,4		4,8			5,95		5,9	5,7
H.-F.lathyretosum verni, Stachys-Var.					4,8		7,1	5,3				5,3
H.-F.lathyretosum verni, Convallaria-Var.										5,3		

Sie verursachen eine sehr auffällige Aspektfolge mit allein 4 Blühphasen vor oder bis zur Laubentfaltung der Buche. Nach dem Bestimmungsschlüssel für die Phänophasen von DIERSCHKE (1989b) sind für den Vorfrühling (Phase I) das Gelbe Windröschen (*Anemone ranunculoides*), für den Erstfrühling (Beginn bis Ende = Phasen bis II – III) die Frühlings-Platterbse (*Lathyrus vernus*) und für den Vollfrühling (Phase IV) der Bär-Lauch (*Allium ursinum*) bezeichnend.

### 4.2 Artenzahlen

Um den allgemein bekannten Effekt des Säure- und Nährstoff-Gradienten als wichtigen Treiber der Artenvielfalt für den regionalen Datensatz zu analysieren, wurden die Artenzahlen aller aus dem Untersuchungsgebiet vorliegenden Einzelaufnahmen der bodensauren Buchenwälder geringer (Luzulo-Fagetum) bis mittlerer Nährstoffversorgung (Galio-Fagetum), sowie gut nährstoffversorgter Kalkstandorte (Hordelymo-Fagetum) miteinander verglichen (Abb. 10).

Die Buchenwälder nährstoff- und basenreicher Standorte enthalten im Mittel die 2,5 bis 3-fache Artenzahl an Gefäßpflanzenarten (Tab. 6).

**Tab. 5:** Korrelation der ELLENBERG-Zeigerwerte und der Artenzahl mit der ersten und zweiten Achse der DCA (Pearson-Korrelationen).

**Tab. 5:** *Pearson-Correlation of ELLENBERG Indicator values and species number with DCA-axis 1 and DCA-axis 2.*

	DCA-Achse 1	DCA-Achse 2
Licht-Zahl (L)	<b>0.713</b>	<b>0.641</b>
Temperatur-Zahl (T)	0.143	-0.160
Kontinentalitätszahl (K)	0.481	<b>0.528</b>
Feuchte-Zahl (F)	<b>-0.849</b>	0.138
Reaktions-Zahl (R)	<b>-0.602</b>	-0.312
Nährstoffzahl (N)	<b>-0.803</b>	0.109
Artenzahl	0.637	<b>0.710</b>

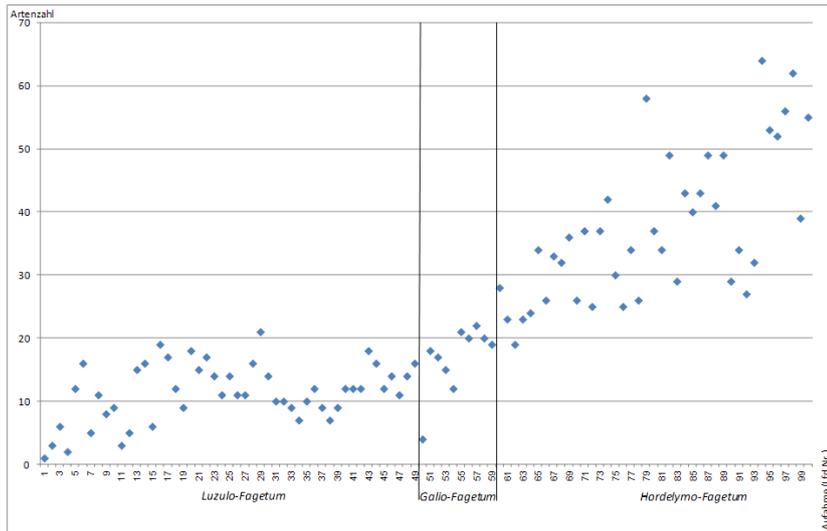
Betrachtet man die Arten-Akkumulationskurven (Abb. 11), ist zunächst ersichtlich, dass die zu erwartenden Artenzahlen pro Aufnahmeplot (= Alpha-Diversität) bei den Kalkbuchenwäldern auf einem wesentlich höheren Niveau beginnen als bei den bodensauren Buchenwäldern (35 Arten gegenüber 12 Arten). Auch die Artenzahl auf Landschaftsebene (= Gamma-Diversität) liegt für die Kalkbuchenwälder auf deutlich höherem Niveau als für die bodensauren Buchenwälder (140 Arten gegenüber < 100 Arten). Die Steilheit der Kurve sagt aus, dass die Artenzahlen zwischen den Aufnahme-Plots (= Beta-Diversität) bei den Kalkbuchenwäldern erheblich schwanken können (vgl. auch die große Standardabweichung beim Hordelymo-Fagetum in Tab. 6), während sie bei den bodensauren Buchenwäldern immer ähnlich niedrige Artenzahlen aufweisen.

Festzuhalten ist damit, dass die Artenzahl auf Kalk auf allen Maßstabsebenen höher ist (Akkumulationskurve Hordelymo-/Carici-Fagetum liegt durchgehend über Luzulo-/Galio odorati-Fagetum).

**Tab. 6:** Mittlere Artenzahlen des Luzulo- und Galio odorati-Fagetum (42 bzw. 11 Aufnahmen) aus Hochspessart und Steigerwald im Vergleich zum Hordelymo-Fagetum (49 Aufnahmen) aus dem Hainich.

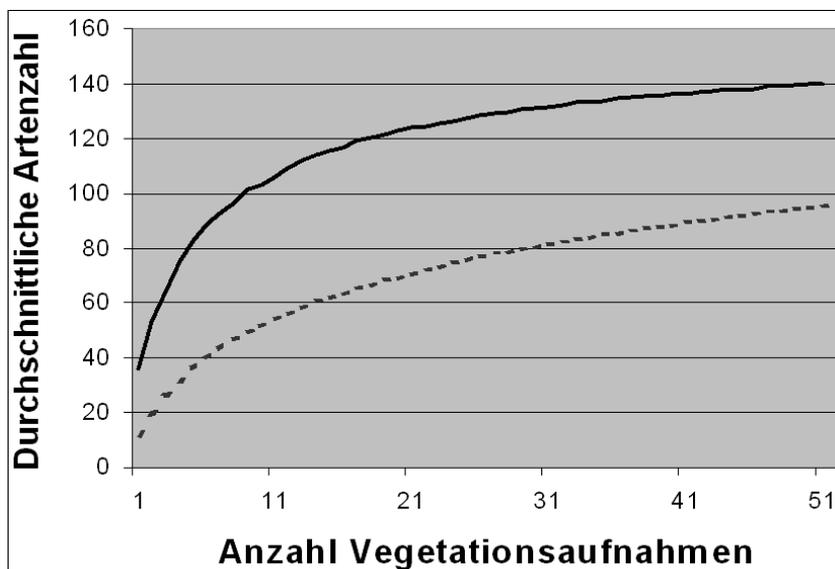
**Tab. 6:** *Mean species number for the Luzulo- and Galio odorati-Fagetum (42 resp. 11 relevés) from Spessart and Steigerwald in comparison with the Hordelymo-Fagetum (49 relevés) from Hainich.*

	Mittelwert	Standardabweichung	Spanne
Luzulo-Fagetum (42)	10,95	4,67	1–21
Galio odorati-Fagetum (11)	14,00	4,24	4–18
Hordelymo-Fagetum (49)	35,08	13,03	12–62



**Abb. 10:** Artenzahlen pro Aufnahmen für Hordelymo-Fagetum (Lfd. Nr. 1–49) im Hainich, sowie für Galio odorati- (Lfd. Nr. 50–59) und Luzulo-Fagetum (Lfd. Nr. 60–101) und in Spessart / Steigerwald.

**Fig. 10:** Species numbers at plot scales for Hordelymo-Fagetum (plot no. 1–49) from Hainich, and Galio odorati- (plot no. 50–59) and Luzulo-Fagetum (plot no. 60–101) from Spessart and Steigerwald.



**Abb. 11:** Arten-Akkumulationskurven für Buchenwälder auf Kalkstandorten aus dem Hainich (durchgezogene Linie; 49 Aufn. Hordelymo-Fagetum + 2 Aufn. Carici-Fagetum) sowie auf bodensauren Silikatstandorten aus Spessart und Steigerwald (gestrichelte Linie; 42 Aufn. Luzulo-Fagetum + 10 Aufn. Galio odorati-Fagetum).

**Fig. 11:** Species-area-curves for calcareous beech forests from Hainich (solid line; 49 relevés of Hordelymo-Fagetum, 2 relevés of Carici-Fagetum) and acidophilous and mesophilous beech forests from Spessart and Steigerwald (dashed line; 42 relevés of Luzulo-Fagetum, 10 relevés of Galio odorati-Fagetum).

### 4.3 ELLENBERG-Lichtzahlen

Die mittleren ELLENBERG-Lichtzahlen sind in den Buchenwäldern auf Kalk höchst signifikant niedriger als in den Buchenwäldern bodensaure Standorte ( $p < 0,001$ , t-Test, Tab. 7).

Die Häufigkeitsverteilung ergibt, dass > 75 % der Deckung im Hordelymo-Fagetum und weniger als 50 % im Luzulo- wie Galio odorati-Fagetum zu den Tief- und Schattenarten gehört (Abb. 12).

## 5 Diskussion

Aus der Kombination vegetationsgeschichtlicher und nutzungshistorischer Befunde mit hypothesenrelevanten Merkmalen und Kennzahlen der heutigen Buchenwaldgesellschaften Mitteldeutschlands kann deren Entstehungsgeschichte rekonstruiert werden.

Hainsimsen-Buchenwälder auf bodensauren und nährstoffarmen Standorten haben sich syngenetisch aus lichterem Eichenwäldern entwickelt. FIRBAS (1952) hat die Eichendominanz in der Mittleren Wärmezeit (Atlantikum) für Laubholzgebiete mit nährstoffarmen Gesteinen in Mitteldeutschland pollenanalytisch belegt (vgl. Tab. 2). Viele

jenseits der oben skizzierten Nährstoffmangelgrenze (Abb. 5) auftretende Säurezeiger sind Halblicht- bis Halbschattenpflanzen (wie die Trauben-Eiche selbst Lichtzahl L 6 nach ELLENBERG et al. 1992), die in bodensauren, lichterem und wärmeren, Eichenwäldern wesentlich besser leben können. Im Hochspessart das Erbe der originären Eichenurwälder durch die spätere Nutzung als Jagdbannwald erhalten. Die Schonung der Eichen war im 17. Jahrhundert so streng, dass Eichen in Massen im Spessart verfaulten (VANSELOW 1926). Eichenreiche Wälder mit dicken Alteichen wurden erst seit 1814 in „Bayerischer Zeit“ mit Buche unterbaut (Eichen-Furnierholzgewinnung) (BUSSLER & LOY 2004). Die lange Eichenwald-Tradition wird durch eine Häufung von Eichen-bevorzugenden Charakterarten indiziert. Unter den Holzpilzen sind z. B. Eichen-Wirrling (*Daedalea quercina*), Schwefelporling (*Laetiporus sulphureus*), Eichen-Feuerschwamm (*Phellinus robustus*), Eichen-Mosaikschichtpilz (*Xylobolus frustulatus*), Eichen-Leberreischling (*Fistulina hepatica*), unter den xylobionten Käferarten ist der Rindenschrotter (*Ceruchus chrysomelinus*) zu nennen.

Auch wenn das standörtliche Spektrum, wie am Beispiel des Steigerwaldes dargestellt, weit aufgespannt ist, kommen Arten wie z. B. *Hieracium sabaudum* (L = 5), *H. umbellatum* (L = 6), *Holcus mollis* (L = 5), *Melampyrum pratense* subsp.

**Tab. 7:** Mittlere Lichtzahlen des *Luzulo-* und *Galio odorati-*Fagetum (42 bzw. 11 Aufnahmen) aus Hochspessart und Steigerwald im Vergleich zum *Hordelymo-*Fagetum (49 Aufnahmen) aus dem Hainich.

\* Lichtwerte unterscheiden sich höchst signifikant ( $p < 0,001$ ) von einander.

**Tab. 7:** The mean ELLENBERG Indicator values for light calculated for the *Luzulo-* and *Galio odorati-*Fagetum (42 resp. 11 relevés) from Spessart and Steigerwald in comparison with the *Hordelymo-*Fagetum (49 relevés) from Hainich.

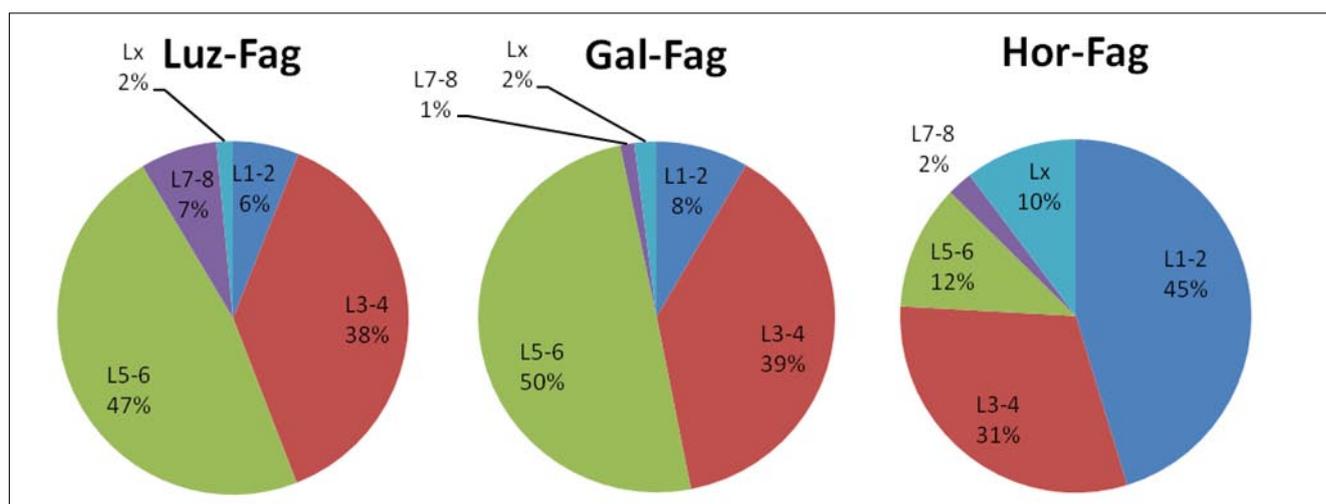
\* Indicator values for light are highly significant different ( $p < 0.001$ ) between the signed groups.

	Mittelwert	Standardabweichung	Maximale Lichtzahl
Luzulo-Fagetum (42) *	4,48	0,53	5,83
Galio odorati-Fagetum (11)	4,15	0,36	4,92
Hordelymo-Fagetum (49) *	3,98	0,36	4,84

*commutatum* (L = 6), *Viola riviniana* (L = 5) oder *Veronica officinalis* (L = 6) nur sehr spärlich in den Buchenwäldern vor oder fehlen ganz. Sie sind an Waldverlichtungen, Schläge bzw. besondere Kleinstandorte gebunden, oder wurden auf heute von lichten Eichenwäldern bestockte Sonderstandorte oder Waldränder (Trauf, Mantel, Saum) etc. verdrängt (vgl. ZERBE 1999). Als kennzeichnende Art bodensaurer Buchenwälder des Hügellandes hat sich, gemeinsam mit einigen weiteren, soziologisch breit streuenden säurezeigenden Differentialarten, die Weiße Hainsimse (*Luzula luzuloides*) durchgesetzt. Diese euryöke Pflanze ist bodenvag und damit auch säuretolerant. Zudem ist sie im Vergleich zu anderen Säurezeigern relativ schattentolerant (L = 4) und gedeiht z.B. in Eichenwäldern ebenso wie in Eichen-Hainbuchenwäldern und Buchenwäldern. Hainsimsen-Buchenwälder mit rasen- und bestandsbildender *Carex brizoides* (L = 6) in der Bodenvegetation (im standörtlichen Übergangsbereich zum *Galio odorati-*Fagetum) sind oft mit ehemaliger Auflichtung / Mahd und anschließendem vegetativem Verharren im Dunkelstand mittels langer Ausläufer treibenden Rhizomen zu erklären. Das Spektrum in der Bodenvegetation weist ebenfalls auf historische und aktuelle Landnutzungseinflüsse. Sehr nährstoffarme, podsolierte und stark versauerte Aushagerungsformen mit Nährstoffmangelzeigern der *Leucobryum*-Gruppe (*Leu glau*) wurden

durch ehemaligen anthropogenen Nährstoffentzug (Waldstreunutzung und Laubaschebrennen) gefördert. Dagegen sind Ausprägungen mit Stickstoffzeigern nitrophiler Schlag-, Vorwald- und Waldverlichtungsgesellschaften (Epi ang = *Epilobium angustifolium*, Moe tri = *Moehringia trinervia*, Rub fru = *Rubus fruticosus*, Sam nig = *Sambucus nigra*, Sam rac = *Sambucus racemosa*, Sen sylv = *Senecio sylvaticus*), die sich in ungeräumten Windwurfflächen einstellen, ein Ausdruck der heutigen Stickstoffübersättigung.

Die Artenzusammensetzung der basenreichen Buchenwälder weist ebenfalls auf ihre Syngenesen. Ursprünglich sind sie aus edellaubbaumreichen Mischwäldern entstanden. Aufgrund ihrer Entstehung aus dichten und damit dunklen Laubwäldern findet sich eine co-evolutiv angepasste Waldflora mit schattenertragenden Pflanzen (Lichtzahlen 2 bis 4 nach ELLENBERG et al. 1992), z.B. *Actaea spicata* (L = 3), *Allium ursinum* (L = 2), *Anemone ranunculoides* (L = 3), *Arum maculatum* (L = 3), *Hordelymus europaeus* (L = 4), *Mercurialis perennis* (L = 2). Mit jahrhundertelangen räumlichen und zeitlichen Auflichtungen, mechanischen Einwirkungen und Oberbodenveränderungen wurden auch hier stress-tolerante Halblichtpflanzen gefördert, die ihren Schwerpunkt im *Carici-*Fagetum und in der *Convallaria*-Variante des *Hordelymo-*Fagetum *lathyretosum* besitzen. Die



**Abb. 12:** Häufigkeitsverteilung der Lichtzahlen (L1-2: Tiefschatten-, L3-4 Schatten-, L5-6 Halbschatten-, L7-8 Licht-, Lx indifferente Pflanzen. Berechnet wurde der Anteil an der Indikatorgruppen an Gesamtdeckung der Bodenvegetation. Luz: *Luzulo-*, Gal: *Galio odorati-*, Hor: *Hordelymo-*, Fag: Fagetum.

**Fig. 12:** Frequency distribution of species indicator values for light (L1-2: deep-shade-, L3-4 shade-, L5-6 half-shade-, L7-8 light-demanding, Lx indifferent plants) calculated for the ratio of the indicator groups in the total cover of ground vegetation. Luz: *Luzulo-*, Gal: *Galio odorati-*, Hor: *Hordelymo-*, Fag: Fagetum.

im Wesentlichen plan- und regellose Holzwirtschaft reichte seit dem Landausbau im 6. Jahrhundert bis zum Ende des 18. Jahrhunderts, erst dann begann man allmählich hochwaldartige Strukturen aufzubauen (BURSE 2005). Seitdem nimmt nun die Deckung der angestammten schattenertragenden Waldpflanzen wieder deutlich zu (AHRNS & HOFMANN 1998), während die lichtbedürftigeren Mittelwald-Sukzessionsreliktarten zurückgedrängt werden. Vergleichbare Befunde existieren aus dem Göttinger Wald (z. B. DIERSCHKE 2004, WINTERHOFF 1977, SCHMIDT & SCHMIDT 2007).

## 6 Schlussfolgerungen

Mit der Massenausbreitung der Buche auf den nährstoffarm-bodensauren Standorten (ehemals helle Eichen-dominierte Laubwälder) war ein wesentlich deutlicherer Systemwandel als auf den basenreichen Standorten (ehemals dunkle edellaubbaumreiche Laubwälder) verknüpft.

Auf sauren Standorten im west- und west-mitteleuropäischen Hügelland wuchsen vor der Buchen-Massenausbreitung mesophytische Eichenwälder, (weitgehend) ohne Schattbaumarten. Die Tier- und Pflanzenwelt der „Urwälder bodensaurer Standorte“ war damit nicht schattenangepasst. Dort muss die Massenausbreitung der Buche vor 5.000 Jahren für die Lebewelt einen „schockartigen“ Statuswechsel verursacht haben. Die enormen Moderhumuspakete und das sommerlich sehr schattige Milieu führten dazu, dass die Eichenwaldarten aus den Buchenwäldern verdrängt wurden (dissoziierende Wirkung) und nur noch relict vorkamen, bis sich die Wälder durch Nutzungseinflüsse wieder auflichteten. Dies erklärt, warum die Eiche bei nahezu allen Artengruppen so wertvoll erscheint und warum die Artenkombinationen der bodensauren Buchenwälder bis zu einem gewissen Grade Derivate der Eichenwaldlebewelt sind. Es erklärt, warum Waldgebiete mit langer Alteichen-Tradition wie der Hochspessart auch in anderen Artengruppen (z. B. xylobionte Käferarten) zahlreiche Urwald-Reliktarten enthalten (WALENTOWSKI & WINTER 2007).

Anders auf basenreichen Standorten: Dort wuchsen vor der Massenausbreitung der Buche baumartenreiche schattige Wälder (v. a. mit hohen Edellaubbaumanteilen). Die Tier- und Pflanzenwelt hat sich dort co-evolutiv arrangiert und wurde unter Buchendominanz weitgehend assimiliert (konsoziierende Wirkung). Hier lassen die basen- und nährstoffreichen, biologisch aktiven Böden zahlreiche Frühjahrs-Blühphasen vor und bis zur Laubentfaltung der Schattbaumarten zu und im Sommer findet man schattenangepasste Arten wie z. B. die Waldgerste (*Hordelymus europaeus*). Die Lebewelt der ehemals edellaubbaumreichen Wälder wurde auf den basenreichen Standorten der Buchen-Massenausbreitung vererbt.

Der mit der Buchen-Massenausbreitung einhergegangenen Effekte von Dissoziation (auf bodensauren) und Konsoziation (auf basenreichen Standorten) haben die Kontraste zwischen den Artenzahlen an Gefäßpflanzen verstärkt. Die Prozesse der Vegetationsdynamik bilden damit einen wichtigen Zusatzaspekt zu der vegetationshistorischen „Flaschenhalshypothese“, wonach es mehr Arten an Standorten mit hoher Bodenreaktion gibt als an solchen mit niedriger, weil die meisten südeuropäischen Laubwaldrefugien in Gebieten mit Karbonatgestein lagen (EWALD 2003, WILLNER et al. 2004, WALENTOWSKI et al. 2010). Der biogene Verdrängungseffekt erklärt zumindest mit, warum die mitteleuropäischen Buchenwälder auf bodensauren Standorten so viel artenärmer an Gefäßpflanzen sind.

## Danksagung

Für wertvolle Hinweise und Diskussionsbeiträge danken wir sehr herzlich Herrn Prof. Dr. Hartmut Dierschke und Herrn Prof. Dr. Wolfgang Schmidt, beide ehemals Universität Göttingen, sowie Herrn Prof. Dr. Jörg Ewald (Hochschule Weihenstephan-Triesdorf). Herr Markus Blaschke und Herr Dr. Heinz Bußler von der LWF unterstützten uns bei der Zusammenstellung von Biodiversitäts-Informationen zu den Bayerischen Naturwaldreservaten in Hochspessart und Steigerwald.

## Literatur

- AHRNS, C. & HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963–1995. *Hercynia N.F. Halle* **31**: 33-64.
- AUGUSTIN, H. (1991): Die Waldgesellschaften des Oberpfälzer Waldes. *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* **51**: 5-314.
- BMELF (BUNDESMINISTERIUM F. ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN) (1990): Bundeswaldinventur 1986–1990, Bd. **1**: 118 S.
- BMU (BUNDESMINISTERIUM F. UMWELT, NATURSCHUTZ UND REAKTORSICHERHEIT) (2007): Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt. URL: [http://www.bmu.de/files/pdfs/allgemein/application/pdf/broschuere\\_biolog\\_vielfalt\\_strategie\\_bf.pdf](http://www.bmu.de/files/pdfs/allgemein/application/pdf/broschuere_biolog_vielfalt_strategie_bf.pdf) [access 03-09-2012].
- BOHN, U. (2000/2003): Formation F.5 Buchenwälder und Buchenmischwälder. In: BOHN, U., NEUHÄUSL, R., unter Mitarbeit von GOLLUB, G., HETTWER, C., NEUHÄUSLOVÁ, Z., SCHLÜTER, H., WEBER, H. (Ed.): Karte der natürlichen Vegetation Europas – Teil 1, Erläuterungstext mit CD-Rom: 310-344.
- BURRICHTER, E., POTT, R., FURCH, H. (1988): Die potentielle natürliche Vegetation. Geographisch-landeskundlicher Atlas von Westfalen, 4. Lieferung. Aschendorff, Münster: Atlasblatt und Begleittext, 42 S.
- BURSE, K. (2005): Waldgeschichte der Exkursionsgebiete. In: THÜRINGER LANDESANSTALT FÜR WALD, JAGD UND FISCHEREI (Ed.): Exkursionsführer zur Tagung der AFSV vom 18.–21.05.2005 in Thüringen: 20-24. URL: <http://www.afsv.de/docs/exkursionsfuehrer.html> [access 03-09-2012]
- BUSSLER, H., LOY, H. (2004): Xylobionte Käferarten im Hochspessart als Weiser naturnaher Strukturen. *LWF Wissen* **46**: 36-42.
- DEHIO, G. (1914): Handbuch der deutschen Kunstdenkmäler, Bd. 1 Mitteldeutschland, 2. Aufl. E. Wasmuth, Berlin: 488 S. URL: [HTTP://WWW.GUTENBERG.ORG/FILES/19460/19460-H/19460-H.HTML](http://www.gutenberg.org/files/19460/19460-h/19460-h.html) [access 03-09-2012].
- DIERSCHKE, H. (1989a): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* **1**: 107-148.
- DIERSCHKE, H. (1989b): Symphänologische Aufnahme- und Bestimmungsschlüssel für Blütenpflanzen und ihre Gesellschaften in Mitteleuropa. *Tuexenia* **9**: 477-484.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Ulmer: Stuttgart, 683 S.
- DIERSCHKE, H. (1997): Syntaxonomical survey of European beech forests: Some general conclusions. *Ann. Bot.* **55**: 17-26.
- DIERSCHKE, H. (2000): Entwicklung und Stand der Systematik mitteleuropäischer Buchenwälder. *Forst und Holz* **55** (15): 467-470.
- DIERSCHKE, H. (2004): Kleinräumige Dynamik in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. Ergebnisse von 20-jährigen Dauerflächen (1981–2001). *Forst und Holz* **59**: 433-435.

- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl. E. Goltze, Göttingen: 258 S.
- EWALD, J. (2003): The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? *Folia Geobotanica* **38**: 357-366.
- EWALD, J., HENNEKENS, S., CONRAD, S., WOHLGEMUTH, T., JANSEN, F., JENSSSEN, M., CORNELIS, J., MICHIELS, H.-G., KAYSER, J., CHYTRÝ, M., GÉGOUT, J.-C., BREUER, M., ABS, C., WALENTOWSKI, H., STARLINGER, F., GODEFROID, S. (in press): Spatial and temporal patterns of Ellenberg values for nutrients in forests of Germany and adjacent regions – a survey based on phytosociological databases. *Tuexenia* **33**.
- FIRBAS, F. (1949/1952): Waldgeschichte Mitteleuropas, Bd. 1 + 2. G. Fischer, Jena: 480 + 256 S.
- GAUER, J., ALDINGER, E. (Ed., 2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands. Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:1.00.000. Mitt. Verein Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung **43**: 324 S. + Karte.
- GROSSMANN, M. et al. (2009): Nomination of the „Ancient Beech Forests of Germany“ as extension to the world natural heritage „Primeval Beech Forests of the Carpathians“ (1133). Nomination dossier to the UNESCO for the inscription on the world heritage list. URL: [http://weltnaturerbe-buchenwaelder.de/fileadmin/media/pdf/Nomination\\_Dossier\\_klein.pdf](http://weltnaturerbe-buchenwaelder.de/fileadmin/media/pdf/Nomination_Dossier_klein.pdf) [access 03-09-2012].
- HÄRDLE, W., EWALD, J., HÖLZEL, N. (2004): Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. Ulmer, Stuttgart: 252 S.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. (2012): Eisbruch im Buchenwald – Untersuchungen zur Vegetationsdynamik in der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge / Nordrhein-Westfalen). *Tuexenia* **32**: 7-29.
- HESMER, H. (1938): Die heutige Bewaldung Deutschlands. 2. Aufl. Parey, Berlin: 57 S.
- JOHN, J. (Ed., 2001): „Mitteldeutschland“. Begriff – Geschichte – Konstrukt. Hain-Verlag, Rudolstadt: 477 S.
- HILL, M.O. (1979): TWINSPAN – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell Univ. Ithaca N.Y.: 48 S.
- KÜSTER, H. (1996): Die Rolle der Eiche in der Vegetationsgeschichte Bayerns. In: Beiträge zu Eichen-Naturwaldreservaten in Bayern. Schriftenreihe Naturwaldreservate in Bayern **3**: 11-18.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. G. Fischer, Jena: 462 S.
- LEEUWEN, van C.G. (1966): Relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* **15**: 25-46.
- MAGRI, D., VENDRAMIN, G.G., COMPS, B., DUPANLOUP, I., GEBUREK, T., GÖMÖRY, D., LATALOWA, M., LITT, T., PAULE, L., ROURE, J.M., TANTAU, I., VAN DER KNAAP, W.O., PETIT, R., J. DE BEAULIEU, J.-L. (2006): A new scenario for the Quaternary history Malamud. *New Phytol.* **171**: 199-221.
- MAYER, H. (1984): Wälder Europas. G. Fischer, Stuttgart: 691 S.
- MCCUNE, B., MEFFORD, M.J. (2011): PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MERKEL, J. (1982): Die Vegetation der Naturwaldreservate in Oberfranken. *Ber. ANL* **6**: 135-230.
- MÜLLER, J., STRÄTZ, C., HOTHORN, T. (2005): Habitat factors for land snails in European beech forests with special focus on coarse wood debris. *Eur. J. Forest Res.* **124**: 233-242.
- MÜLLER, T. (1989): Die artenreichen Buchenwälder Süddeutschlands. *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* **1**: 149-164.
- MÜLLER, T. (1991): Zur synsystematischen Stellung des Luzulo-Fagetum. *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* **50**: 189-202.
- MÜLLER, T. (1992): 4. Verband Fagion sylvaticae. In: OBERDORFER, E. (Ed.): Süddeutsche Pflanzengesellschaften – Teil 4, Wälder und Gebüsche, 2. Aufl. (A. Textband): 197-249.
- OGUREEVA, N., GORCAKOVSKIJ, P.L., BOHN, U. (2003): Formation F.4 – Winterlinden-Stieleichenwälder (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, z. T. *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Ulmus glabra*). In: BOHN et al. (Ed.): Karte der natürlichen Vegetation Europas, Teil **1**: 300-309.
- POTT, R. (2003): Biodiversität kulturhistorischer Wälder in Mitteleuropa. In: COLANTONIO-VENTURELLI, R. (Ed.): Paesaggio culturale e biodiversità, 17-45, Menaggio.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Schriftenreihe für Vegetationskunde **35**: 800 S. + CD-Rom.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995): Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge: 446 S.
- RUBNER, K., REINHOLD, F. (1953): Das natürliche Waldbild Europas. Parey, Hamburg: 288 S.
- SCHMIDT, M., SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. *Forstarchiv* **78**: 205-214.
- SCHMIDT, P.A. (1997): Naturnahe Waldbewirtschaftung – Ein gemeinsames Anliegen von Naturschutz und Forstwirtschaft? – *Forstw. Cbl.* **117**: 193-205.
- SCHMIDT, P.A. (2005): Die potentielle natürliche Vegetation unter dem Aspekt der Waldentwicklung und naturnaher Waldbewirtschaftung an ausgewählten Beispielen ost- und mitteleuropäischer Waldgebiete. – Anwendung und Auswertung der Karte der natürlichen Vegetation Europas: 383-398, Bonn.
- STRÄTZ, C. (2006): Ohne Totholz keine Schnecken. *LWF aktuell* **53**: 16-17.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol.* **13**: 5-42.
- VANSELOW, K. (1926): Die Waldbautechnik im Spessart. J. Springer, Berlin: 233 S.
- WALENTOWSKI, H. (2011): Die mittel- und osteuropäische Laubwaldzone. *LWF aktuell* **81**: 26-29.
- WALENTOWSKI, H., BUSSLER, H., BERGMEIER, E., BLASCHKE, M., FINKELDEY, R., GOSSNER, M.M., LITT, T., MÜLLER-KROEHLING, S., PHILIPPI, G., POPP, V.V., REIF, A., SCHULZE, E.-D., STRÄTZ, C., WIRTH, V. (2010): Sind die deutschen Waldnaturschutzgebiete adäquat für die Erhaltung der buchenwaldtypischen Flora und Fauna? Eine kritische Bewertung basierend auf der Herkunft der Waldarten des mitteleuropäischen Tiefland- und Hügellandes. *Forstarchiv* **81**: 195-217.
- WALENTOWSKI, H., EWALD, J., FISCHER, A., KÖLLING, C., TÜRK, W. (2006): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Ein auf geobotanischer Grundlager entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz. 2. Aufl. Geobotanica, Freising: 441 S.
- WALENTOWSKI, H., WINTER, S. (2007): Naturnähe im Wirtschaftswald – was ist das? *Tuexenia* **27**: 421-424.
- WALENTOWSKI, H., ZEHEM, A. (2010): Reliktische und endemische Gefäßpflanzen im Waldland Bayern – eine vegetationsgeschichtliche Analyse zur Schwerpunktsetzung im botanischen Artenschutz. *Tuexenia* **30**: 59-81.
- WILLNER, W., DI PIETRO, R., BERGMEIER, E. (2009): Phytogeographical evidence for post-glacial dispersal limitation of European beech forest species. *Ecography* **32**: 1-8.
- WILLNER, W., MOSER, D., GRABHERR, G. (2004): Alpha and beta diversity in Central European beech forests. *Fitosociologia* **41**: 15-20.

- WINTERHOFF, W. (1977): Über Verbreitungslücken einiger Arten im Göttinger Wald. Mitt. Flor. Soz. Arbeitsgem. **19/20**: 365-375.
- WISSKIRCHEN, R., HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. In: HAEUPLER, H. (Ed.): Die Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Ulmer, Stuttgart: 765 S.
- ZERBE, S. (1999): Die Wald- und Forstgesellschaften des Spessarts mit Vorschlägen zu deren zukünftigen Entwicklung. Mitt. Naturwiss. Mus. Aschaffenburg **19**: 3-354.

submitted: 07.01.2013  
reviewed: 17.03.2013  
accepted: 06.04.2013

**Autorenanschrift:**

Dr. Helge Walentowski  
Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft  
Abt. Biodiversität, Naturschutz, Jagd  
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1  
85354 Freising  
E-Mail: [Helge.Walentowski@lwf.bayern.de](mailto:Helge.Walentowski@lwf.bayern.de)

PD Dr. Susanne Winter  
Professur für Landeskultur und Naturschutz  
Pianner Str. 7  
0137 Tharandt  
E-Mail: [Susanne.Winter@forst.tu-dresden.de](mailto:Susanne.Winter@forst.tu-dresden.de)













LiQ-NR	Moose:	5	M
1	Hf10	.	.
2	Hf10	.	.
3	Hf10	.	.
4	Hf10	.	.
5	Hf10	.	.
6	Hf10	.	.
7	Hf10	.	.
8	Hf10	.	.
9	Hf10	r	.
10	Hf11	+	.
11	Hf11	+	.
12	Hf11	.	.
13	Hf11	.	.
14	Hf11	.	.
15	Hf11	r	.
16	Hf11	.	.
17	Hf11	r	.
18	Hf11	.	.
19	Hf11	.	.
20	Hf12	.	.
21	Hf12	+	.
22	Hf12	.	.
23	Hf12	.	.
24	Hf12	+	.
25	Hf12	1	.
26	Hf12	.	.
27	Hf12	+	.
28	Hf12	.	.
29	Hf12	.	.
30	Hf13	.	.
31	Hf13	.	.
32	Hf13	1	.
33	Hf13	.	.
34	Hf13	.	.
35	Hf13	.	.
36	Hf13	.	.
37	Hf13	.	.
38	Hf13	.	.
39	Hf13	.	.
40	Hf14	.	.
41	Hf14	.	.
42	Hf14	.	.
43	Hf14	.	.
44	Hf14	.	.
45	Hf14	.	.
46	Hf14	.	.
47	Hf14	.	.
48	Hf14	.	.
49	Hf14	.	.
50	CF50	.	.
51	CF51	.	.