Tuexenia 34: 107–130. Göttingen 2014.
doi: 10.14471/2014.34.005, available online at www.tuexenia.de

Sekundärsukzession auf Kahlschlagflächen eines Buchenwaldes. Dauerflächenuntersuchungen 1971–2013

Secondary succession in clear-cut areas of a beech forest. Permanent plot research 1971–2013

Hartmut Dierschke

Abt. Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Albrecht- von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften, Georg-August-Universität Göttingen, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Germany
E-Mail: hdiersc@gwdg.de

Meinem langjährigen Freund und Kollegen Wolfgang Schmidt zum 70. Geburtstag gewidmet.

Zusammenfassung

Im Winter 1970/71 wurde durch den Göttinger Wald eine breite Schneise für ein neues Straßenbauprojekt geschlagen. Hier wurden im Sommer 1971 zwei Dauerflächen (F1, F2, je 8 x 8 m²) eingerichtet. Nachdem der Straßenbau aufgegeben wurde, konnten die Flächen mit ihrer natürlichen Sukzession bis heute kontinuierlich pflanzensoziologisch untersucht werden. Alljährlich wurden zweimal Vegetationsaufnahmen im Frühling und Sommer, vorwiegend mit Schätzung des Deckungsgrades der Schichten und Arten durchgeführt. Für die Auswertung über 43 Jahre wurden die Aufnahmedaten in Tabelle 1 und 2 als Beilage für jeweils mehrere Jahre mit Angaben von absoluter Stetigkeit und Deckungsgrad-Median zusammengefasst und mit einer aktuellen Aufnahme des benachbarten Buchenwaldes verglichen.

Den Kahlschlagflächen entspricht als PNV das *Galio odorati-Fagetum typicum* (F1) bzw. *Hordelymo-Fagetum circaeetosum* (F2). Folgende Sukzessionsstadien und -phasen lassen sich unterscheiden:

1: Krautiges Pionier-Stadium (5 bzw. 4 Jahre): Artenreiche, vorwiegend aus langlebigen Kräutern und Gräsern, auch einigen Kurzlebigen zusammengesetzte, fleckig strukturierte Pflanzendecke. Die meisten Arten der folgenden Stadien, insbesondere auch die jungen Gehölze, waren bereits vorhanden. Mittlere Artenzahl (MAZ): 62–63. Die Vegetation kann dem *Epilobio-Atropetum bellae-donnae* zugeordnet werden.

2: Gebüsch-Stadium (5–8 Jahre): Dichtere Gehölze bis 5 m Höhe mit zunehmender Beschattung des Unterwuchses.

2a: *Rubus*-Gestrüpp-Phase (3–4 Jahre): Fast undurchdringliches Gestrüpp der *Rubi* und anderer Junggehölze von 2–3 m Höhe, noch mit vielen Arten des ersten Stadiums (MAZ 61–68). Die Vegetation gehört zum *Sambuco racemosae-Rubetum rudis*.

2b: Vorwald-Phase (2–4 Jahre): Dominanz aufwachsender Jungbäume bis 5 m Höhe. Im Schatten Rückgang der *Rubi* und vieler lichtbedürftiger krautiger Arten (MAZ 50–58).

3: Jungwald-Stadium (bereits seit 33 bzw. 31 Jahren): Allmähliche Entwicklung eines Stangenholzes mit natürlicher Ausdünnung und unterschiedlicher, z. T. abnehmender Strauchschicht. Krautschicht zunehmend waldartig. Beginn einer Moosschicht.

Manuskript eingereicht am 13. Dezember 2013, angenommen am 13. März 2014
Koordinierende Editorin: Annette Otte

3a: Pionierwald-Phase (15–20 Jahre): Aufwachsende, noch dicht stehende Pionierbäume (F1: *Betula pendula*, F2: *Fraxinus excelsior* und *Prunus avium*) und lockere bis dichtere Strauchschicht. Krautschicht noch relativ artenreich (MAZ 61–54).

3b: Zwischenwald-Phase (seit 18 bzw. 11 Jahren): Aufgelockerter Jungwald mit dickeren Stämmen (Stangenholz bis junges Baumholz), unterschiedlicher Strauchschicht und artenärmerer, vorwiegend aus Waldpflanzen bestehender Krautschicht. In F1 dichterer Nachwuchs von *Fagus sylvatica*, auf F2 noch fast fehlend. Verschwinden der Moosschicht. (MAZ nur noch 38 bzw. 45).

Abstract

In winter 1970/71 a broad clear-cut aisle was felled through the Göttingen Forest for a new road building project. Here in summer 1971 two permanent plots (F1, F2, 8 x 8 m² each) were established. Since abandonment of the project the plots with their natural succession have been investigated continuously by phytosociological methods. Every year the vegetation was recorded twice in spring and summer, mainly by estimate of the cover of the layers and species. For the evaluation the relevés of 43 years have been concentrated by combining several years respectively in Tables 1, 2 in the supplement. For every plant species absolute constancy values and the median of coverage degree are given in comparison with an actual relevé of the nearby beech forest.

The potential natural vegetation of the plot areas belongs to *Galio odorati-Fagetum typicum* (F1) or *Hordelymo-Fagetum circaeetosum* (F2). The following succession stages and phases have been distinguished:

1. Herbaceous pioneer stage (5 respectively 4 years): Species-rich vegetation of patchy structure, mainly composed by long-lived herbs and grasses, also by some short-lived plants. Most of the species of the following stages, e.g. almost all young woody plants were already present. Average species number (MAZ): 62–63. The vegetation can be classified as *Epilobio-Atropetum bellae-donnae*.

2. Shrub stage (5–8 years): Dense small wood until 5 m height with increasing amount of shade for the undergrowth.

2a: *Rubus* scrub phase (3–4 years): Almost impenetrable scrub of *Rubus* species and other young ligneous plants of 2–3 m height, still with many plants of the first stage (MAZ 61–68). The vegetation belongs to the *Sambuco racemosae-Rubetum rudis*.

2b: Preforest phase (2–4 years): Dominance of young trees growing up to 5 m height. Under its shade decrease of the *Rubus* species and many light-demanding herbaceous plants. Beginning of a moss layer. MAZ 50–58.

3: Young forest stage (already since 33 respectively 31 years): Gradual development of a pole stand with natural thinning, a partly decreasing shrub layer and an increasingly forest-like herb layer.

3a: Pioneer forest phase (15–20 years): Still-growing dense stands of pioneer trees (F1: *Betula pendula*, F2: *Fraxinus excelsior* and *Prunus avium*) and loose to dense shrub layer. Herb layer still relatively species-rich (MAZ 61–54).

3b: Intermediate forest phase (since 18 respectively 11 years): opened young forest with thicker stems (pole stand to young timber), different shrub layer and more species-poor herb layer, almost of forest plants. In F1 dense after-growth of *Fagus sylvatica*, in F2 still missing. Moss layer disappearing. MAZ 38–45 only.

Keywords: disturbance, forest dynamics, forest stage, *Galio odorati-Fagetum, Hordelymo-Fagetum,* pioneer stage, shrub stage, succession models

1. Einleitung

Die natürliche Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder ist ein ständiger Prozess und ergibt langfristig ein Neben- und Durcheinander verschiedener Entwicklungsphasen und -stadien des gesamten, über Jahrhunderte ablaufenden Lebenszyklus (KNAPP & JESCHKE 1991, SCHERZINGER 1996, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010 u. a.). Dagegen verharren Wirt-

schaftswälder mit nahezu gleichaltrigen Baumbeständen oft länger in einzelnen Entwicklungsphasen. Insbesondere die Optimalphase solcher Altersklassenwälder erscheint, zumindest bei kurzzeitiger Betrachtung, recht stabil und lässt erst bei längerer Daueruntersuchung gewisse dynamische Tendenzen erkennen (z. B. DIERSCHKE 2013). Nur bei plötzlichen katastrophalen Störungen bis Zerstörungen kommt es bei der Regeneration zu rascheren Sukzessionsabläufen, die beispielhaft das dynamische Geschehen erkennen lassen. Stärkste und häufigste Störungen in mitteleuropäischen Laubwäldern werden von Stürmen verursacht (FISCHER et al. 2013). Ihre massiven Auswirkungen werden gerne als Ansätze zur dynamischen Waldforschung genutzt (z. B. KOMPA 2004, FISCHER & FISCHER 2009, SCHMIDT & HEINRICHS 2012). Hier hat sich u. a. gezeigt, dass auf ungeräumten (belassenen) Sturmwurfflächen eine rasche Regeneration des Waldes ohne deutliche Zwischenstadien erfolgen kann, während auf geräumten Flächen eine eigenständige Sekundärsukzession abläuft. Dies gilt sowohl für montane Fichtenwälder (z. B. MÄRKL & EGLSEER 2001, FISCHER & FISCHER 2009) als auch für Buchenwälder (KOMPA 2004, HEINRICHS & SCHMIDT 2013).

Eigenständig ist auch die Sekundärsukzession auf Kahlschlägen mit oft noch gravierenderen Einschnitten für das Waldökosystem. So sind seit längerem vor allem die ersten, rasch ablaufenden Phasen und Stadien nach Kahlschlag recht gut bekannt. Eine pflanzensoziologische Übersicht der Pionier- und Folgegesellschaften von krautigen Beständen der *Epilobietea angustifolii* bis zu Gebüschen der *Rhamno-Prunetea* findet sich z. B. schon bei OBERDORFER (1973). Darüber hinausgehende Langzeitstudien gibt es hingegen kaum. Eher eine Ausnahme ist die über 50 Jahre verlaufende Untersuchung von GREGOR & SEIDLING (1997, 1998). FISCHER & FISCHER (2009) betonen, dass auch allgemein bis heute Regenerationszyklen von Wäldern ohne menschliche Beeinflussung im Einzelnen kaum bekannt sind, vor allem keine längerzeitigen Detailuntersuchungen vorliegen (s. auch HEINRICHS et al. 2012, FISCHER et al. 2013).

Hier können die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit einen kleinen Baustein liefern. Nach erfolgtem Kahlschlag durch verschiedene Buchenwälder (*Galio-* und *Hordelymo-Fagetum*) wurden spontan zwei Dauerflächen eingerichtet, die in der Folgezeit fast ungestört einer natürlichen Sekundärsukzession unterlagen und kontinuierlich über 43 Jahren pflanzensoziologisch erfasst wurden. Für die Auswertung ergaben sich folgende Fragen: (1) Wie und wie rasch verläuft die Sekundärsukzession nach Kahlschlag mit Abräumung? (2) Welche floristischen und strukturellen Phasen/Stadien lassen sich unterscheiden? (3) Wie verändert sich im Sukzessionsverlauf das Verhältnis von Offenland- und Waldpflanzen? (4) Ab wann gibt es wieder floristisch ausgeglichenere Waldbestände? (5) Lassen sich erkannte Einheiten bekannten Pflanzengesellschaften zuordnen?

Einige Ergebnisse aus den Anfangsjahren (1971–1977 bzw. 1971–1987) wurden bereits publiziert (DIERSCHKE 1978, 1988). Sie werden, hier jetzt stärker zusammengefasst, mit neueren Daten der Folgejahre dokumentiert und ausgewertet.

2. Untersuchungsgebiet

Im Winter 1970/71 wurde für eine neu geplante Straße durch den Göttinger Wald eine bis etwa 100 m breite Schneise geschlagen, quer durch verschiedene Ausbildungen von Buchenwäldern auf Muschelkalk und Oberem Buntsandstein (Röt), meist zum *Hordelymo-* bzw. *Galio odorati-Fagetum* gehörend. Nach starkem Widerstand und heftigen Diskussionen

in der Öffentlichkeit wurde das Vorhaben einige Jahre später wieder aufgegeben, die Schneise nach Abräumung des Holzes der natürlichen Wiederbewaldung überlassen. Heute ist der ganze Bereich wieder von jungen Laubwäldern bedeckt.

Im Frühjahr 1971 wurden von mir am nordöstlichen Ende der Südwest-Nordost verlaufenden Schneise spontan drei Dauerflächen von je 8 x 8 m² an und auf einem kleinen Rötrücken ausgepflockt, zunächst nur für einige Jahre zur Beobachtung der rasch einsetzenden Sekundärsukzession gedacht (s. auch DIERSCHKE 1978). Inzwischen sind daraus 43 Jahre geworden, und auch hier sind inzwischen junge Wälder neu entstanden. Eine Fläche wurde wegen zunehmender Unübersichtlichkeit nach einigen Jahren aufgegeben. Das engere Untersuchungsgebiet liegt am Nordostrand des Göttinger Waldes (MTB 4426 Ebergötzen; R 73600, H 16500) unterhalb der markanten Stufe des Unteren Muschelkalkes am Hünstollen in der kollinen Stufe.

Fläche 1 (F1): Flache Rötkuppe (295 m NN), oberhalb Dornhauweg. Toniger Boden eines Pelosol-Pseudogleys mit nur kurzen Vernässungsphasen und geringem, zu Beginn durch Holzrücken stark gestörtem Ah-Horizont (Abb. 1 links). pH (H_2O): 0–5 cm: 4,8; 20–25 cm: 5,1. 8 x 8 m². – Benachbarter Buchenwald: *Galio odorati-Fagetum*, 40 m nordwestlich (Tab. 1 als Beilage, Spalte 11).

Fläche 2 (F2): Weitläufige, flache Hangmulde, 50 m nordöstlich von Fläche 1 (290 m NN), unterhalb Dornhauweg, nach Osten 15 m bis zu einer weitläufigen Wiesenfläche (artenarmes *Arrhenatheretum*), im Verlauf der Wiederbewaldung von dieser durch einen dichten *Corylus*-Mantel gegen Lichteinfall geschützt (Abb. 1 rechts). Kolluviale Mull-Braunerde aus tonigem Rötmaterial mit 5 cm mäßig humosem Ah-Horizont. pH (H_2O): 0–5 cm: 5,4; 20–25 cm: 5,5. 8 x 8 m². – Benachbarter Buchenwald: *Hordelymo-Fagetum*, 10 m nordwestlich (Tab. 2 als Beilage, Spalte 11).

Schon zu Beginn der Untersuchungen im Sommer 1971 unterschieden sich die beiden Dauerflächen (s. Abb. 1 links, 1 rechts). Während es auf der Kuppe nur sehr lockeren Pionierbewuchs gab, entwickelte sich in der Hangmulde rasch wieder eine dichtere niedrige Krautvegetation. Die Dauerflächen wurden durch Eckpfosten, später zur besseren Orientierung auch mit farbigen Bandmarkierungen an Baumstämmen versehen.

Vergleichsflächen im direkt anschließenden, jeweils etwas höher gelegenen Buchenwald (2013; nach forstlichen Unterlagen): 93jähriger Hochwald aus Naturverjüngung und Pflanzung, bis knapp 30 m hoch, bei F2 mit einzelnen etwas jüngeren Eschen und Kirschen. Aufnahmefläche je 10 x 10 m².

3. Methoden

Die Dauerflächen F1 und F2 wurden jedes Jahr zweimal zur Zeit optimaler Entwicklung der entsprechenden Pflanzen im Frühjahr (Mai) und im Hochsommer (Juli) aufgenommen. Geschätzt wurden die Gesamtdeckung aller erkennbaren Schichten: Obere Baumschicht (**B_1**) und ggf. **B_2** (bis 20 m Höhe), Strauchschicht (**St**: Gehölze bis 5m Höhe), Krautschicht (**Kr**; einschließlich Junggehölze bis 50 cm Höhe, ohne Keimlinge), Moosschicht (**M**; nur grob erfasst), dazu die maximale Höhe der B und St bzw. einzelner Arten. Für den Deckungsgrad der Arten wurde eine leicht abgewandelte Braun-Blanquet-Skala benutzt: r: bis 2 %, +: bis 5 %, 1: bis 10 % oder zahlreich, 2: bis 25 %, weiter in 25 %-Stufen. Es hat sich gezeigt, dass diese Skala hinreichend genau, für die Erfassung der teilweise unübersichtlichen Gehölze eher zu fein war. Außerdem wurden zur Dokumentation Fotos gemacht.

2004 erfolgte eine Rasterkartierung der Gehölze, 2013 eine erneute Zählung der Bäume mit Messung des Brusthöhendurchmessers (BHD) in 1,30 m Höhe.

Abb. 1. Gebiet der Dauerflächen: Links F1 nach Kahlschlag und Holzräumung. Gestörter Oberboden mit nur spärlicher neuer Pflanzendecke (8. 9. 1971). Rechts F2 nach Kahlschlag und Holzräumung. Im Gegensatz zu F1 war bereits im Sommer wieder eine dichte Krautschicht entwickelt (8. 9. 1971).

Fig. 1. Area of permanent plots: Left F1 after clear-cutting and wood removal. Disturbed upper soil with only sparse new plant cover (8. 9. 1971). Right F2 after clear-cutting and wood removal. In contrast to F1 already in summer a dense herb layer has developed again (8. 9. 1971).

1977 wurden neben den Flächen je ein Bodenprofil aufgenommen (Beschreibung in DIERSCHKE 1988) und pH-Werte (in H_2O) aus Mischproben aus 0–5 und 20–25 cm Tiefe gemessen (s. Daten schon in Kap. 2).

Die Aufnahmen wurden zunächst in ausführlichen Tabellen zusammengestellt (s. für die ersten Jahre auch DIERSCHKE 1988). Für die jetzt vorliegenden Serien über 43 Jahre mussten die Ergebnisse stärker komprimiert werden (Tab. 1 und 2 als Beilage). So wurden die Daten von jeweils mehreren, zu einer Sukzessionseinheit gehörenden Jahren oder bei langzeitigen Einheiten Teilabschnitte von meist 5 Jahren über Stetigkeiten der Arten zusammengefasst. In den Tabellen wird neben der absoluten Stetigkeit (Anzahl der Jahre) bei Arten mit Deckungsgrad > r auch der Median der Deckungsgrade angegeben. Nur das letzte Aufnahmejahr (2013) ist am Ende einzeln aufgeführt (Spalte 10), gefolgt von einer aktuellen Aufnahme (10 x 10 m²) des benachbarten Buchenwaldes (Spalte 11). Da die Anfangsstadien bereits bei DIERSCHKE (1988) genauer dargestellt wurden, sind Arten, die nur in der ersten Tabellenspalte vorkommen, nur kurz im Text erwähnt. Im Tabellenkopf befinden sich die Mittelwerte der Deckungen und Wuchshöhen der Schichten und die Mittlere Artenzahl (MAZ).

Während in früheren Arbeiten (DIERSCHKE 1978, 1988) verschiedene weitere Auswertungen (Lebensformen, soziologische Artengruppen) folgten, konzentriert sich die vorliegende Arbeit auf Artenzahlen und Anteile von krautigen Artengruppen unterschiedlicher Waldbindung nach SCHMIDT et al. (2011, etwas verändert):

W: vorwiegend im geschlossenen Wald (= Waldpflanzen)

WL: vorwiegend an Waldrändern und auf Lichtungen (= Lichtungspflanzen)

WO: sowohl im Wald als auch im Offenland (= Wald/Offenlandpflanzen)

O: Schwerpunkt im Offenland (= Offenlandpflanzen)

Die in allen Entwicklungsphasen gutwüchsigen jungen Gehölze wurden hier nicht mit einbezogen.

Die Vegetationstabellen (Tab. 1 und 2 als Beilage) sind neben der Gliederung in Baum- (B_1, B_2), Strauch- (St), Kraut- (Kr) und Moosschicht (M) bei den Krautigen nach obigen Gruppen geordnet, innerhalb der Gruppen die Arten nach ihrem zeitlichen Auftreten bzw. Fehlen. Daten zu den Artengruppen und Artenzahlen sind in Abbildung 5 und Tabelle 3 zusammengefasst. Zum Vergleich beider Tabellen wurde u. a. für die Artengruppen der Krautschicht ihre qualitative floristische Ähnlichkeit nach dem Jaccard-Präsenz-Gemeinschaftskoeffizienten berechnet (s. DIERSCHKE 1994). Sukzessionsschritte mit deutlichen Strukturunterschieden werden als Stadien, solche mit kleineren (auch floristischen) Unterschieden als Phasen benannt (s. DIERSCHKE 1994).

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach BUTTLER & HAND (2008), die der Moose nach KOPERSKI et al. (2000). Die oft nur steril vorkommenden Brombeeren wurden nach einer Probe durch H.E. Weber als *Rubus rudis* bestimmt und werden hier generell so genannt. Die Namen der Syntaxa entsprechen RENNWALD (2000).

4. Ergebnisse

In vorhergehenden Darstellungen (DIERSCHKE 1978, 1988) wurden die ersten Jahre (1971–1987) in ihrer Vegetationsentwicklung unter verschiedenen Blickrichtungen bereits genauer und mit detaillierten Vegetationstabellen aller Einzeljahre dokumentiert und verschiedene Sukzessionsstadien beschrieben. Aus jetzt längerer Sicht ergeben sich teilweise etwas andere Einteilungen. Sie beruhen oft weniger auf wechselnder Artenzusammensetzung als auf strukturellen Merkmalen (Wuchshöhe der Oberschicht, dominierende Arten). Die Zusammenfassung von 2–5 (7) Jahren in je einer Tabellenspalte lässt hinreichend genau zeitliche Veränderungen erkennen und macht den Gesamtzeitraum übersichtlich.

4.1 Dauerfläche 1 (F1) (Tab. 1 als Beilage, Tab. 3, Abb. 1 links, 2 links–3, 5)

Die flache Rötkuppe lag nach Herausziehen der Bäume offen (Abb. 1 links). Die Laubauflage war verschwunden, der Boden von kleinen Holzresten überdeckt, der ohnehin nur schwach entwickelte A_h-Horizont teilweise gestört, der Oberboden leicht verdichtet. Die Erstaufnahme Mitte August 1971 ergab nur eine sehr schüttere, niedrige Pflanzendecke (5 %, bis 10 cm), aber immerhin schon 32 Arten.

4.1.1 Krautiges Pionierstadium (1971–1975)

Die ersten fünf Jahre der Wiederbesiedlung wurden von krautigen Pflanzen bestimmt, die eine zunehmend dichtere und höhere, in ihrer Artenverteilung unregelmäßige Pflanzendecke bildeten (Abb. 2 links). 1974 waren fast 100 % Deckung erreicht, mit Höhen einzelner Pflanzen bis fast 2 m. Krautige Arten des Offenlandes (O) hatten hier ihr Optimum oder kamen überhaupt nur hier für ein bis mehrere Jahre vor (vergl. Tab. 3). Die Gesamtartenzahl nahm über 64 (1972) bis auf 76 (1973) zu, ging danach wieder auf 69 zurück. Nur in diesem Stadium gefunden wurden16 Arten: über 4 Jahre hielten sich *Cerastium holosteoides*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Mycelis muralis* und *Plantago major*, über 2 Jahre *Anthoxanthum odoratum*, *Poa annua*, *Trifolium dubium* und *T. repens*. Die übrigen fanden sich nur einmal mit Einzelexemplaren: *Crepis biennis*, *Erigeron canadensis*, *Leontodon hispidus*, *Matricaria recutita*, *Polygonum aviculare* agg., *Rumex acetosa*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media*. Nur wenige Arten erreichten gegen Ende höhere bis mittlere Deckung: *Cirsium arvense* (zuletzt bis 25 %) sowie *Carex sylvatica*, *Deschampsia cespitosa* und *Poa nemoralis*, die bald eine dichtere Grasdecke mit starker Streubildung entwickelten. Als typische Kahlschlagpflanzen, aber nur mit geringer Deckung, sind zu nennen: *Arctium nemorosum*, *Atropa bella-donna*, *Carex pairae*, *Digitalis purpurea*, *Epilobium angustifolium* und *Hypericum hirsutum*. Die meisten Arten waren ausdauernd, 12 % waren Therophyten, vor allem im zweiten Jahr (vergl. DIERSCHKE 1988).

Schon zu Beginn gab es auch erste Jungpflanzen von 13 Gehölzarten; damit war das Artenspektrum einer möglichen Wiederbewaldung schon annähernd komplett vorhanden. Bereits im zweiten Jahr gab es erste Anfänge einer locker-niedrigen Strauchschicht (2 %, bis 1 m), 1974/75 bereits 10–20 % deckend und bis zu 2 m hoch. Hauptarten raschen Gehölzwuchses waren *Betula pendula*, *Rubus idaeus*, *R. rudis* und *Sambucus racemosa.*

Abb. 2. Links krautiges Pionier-Stadium im zweiten Jahr (F1: 14. 9. 1972). Fleckige Struktur ausdauernder Kräuter (*Arctium nemorosum*, *Cirsium* spp., *Hypericum hirsutum* etc.) und Gräser (*Deschampsia cespitosa*, *Juncus effusus* etc.) sowie *Rubus idaeus*. Rechts dichte *Rubus*-Phase sechs Jahre nach Kahlschlag mit durchwachsenden jungen *Betula pendula* und *Fraxinus excelsior* (F1: 16. 8. 1977).

Fig. 2. Left herbaceous pioneer stage in the second year (F1: 14. 9. 1972). Patchy structure of perennial herbs (*Arctium nemorosum*, *Cirsium* spp., *Hypericum hirsutum* etc.) and grasses (*Deschampsia cespitosa*, *Juncus effusus* etc.) as well as *Rubus idaeus*. Right dense *Rubus* phase six years after clear-cutting with currently growing young *Betula pendula* and *Fraxinus excelsior* (F1: 18. 6.1977).

4.1.2 Gebüsch- Stadium (1976–1980)

Als Gebüsch werden hier Gehölzbestände bis zu etwa 5 m Wuchshöhe zusammengefasst. Dies ist etwas schematisch, da die zweite Phase dieses Stadiums schon fast einem niedrigen Wald ähnelte (s. u.). Zunächst strukturell, später auch floristisch war das Gebüschstadium bei gleitenden Übergängen deutlich vom Pionierstadium unterschieden. Rasch nahmen die Gehölze die führende Stellung ein und beeinflussten durch zunehmende Beschattung die Weiterentwicklung der Krautschicht.

Zunächst entwickelte sich schon ab 1975 allmählich, später rasch ein niedrig-lockeres, schwer durchdringbares *Rubus*-Gestrüpp mit einzelnen anderen herausragenden, schnellwüchsigen Junggehölzen, vor allem gruppenweise *Betula pendula* und einzelne *Fraxinus excelsior*, die am Ende bereits 4–5 m und über 75 % Deckung erreichten (Abb. 2 rechts). Das recht inhomogen strukturierte, unübersichtliche Gestrüpp ließ aber zunächst noch genügend Licht und Raum für viele Arten der Krautschicht, auch für solche des Offenlandes, besonders für hohe Disteln (*Cirsium arvense*, *C. vulgare*). Gräser bildeten eine dichte Unterschicht (*Deschampsia cespitosa* z. T. über 25 %). Die Gesamtdeckung der Krautschicht blieb zunächst noch bei 80–90 %, ging am Ende auf 40 % zurück. Auch die Artenzahl nahm von 66 bis auf 45 ab. Neu hinzu kamen drei schattenverträgliche Pflanzen: *Circaea lutetiana*, *Ficaria verna* und *Primula elatior* (s. Tab. 1 als Beilage). Bei detaillierter Betrachtung von Jahr zu Jahr lässt sich das Gebüschstadium in zwei relativ kurzlebige und nicht deutlich geschiedene Phasen gliedern (s. auch DIERSCHKE 1988):

***a) Rubus*-Gestrüpp-Phase** (1976–1978): 2–3 m hohes Kleingebüsch aus *Rubus idaeus* und fast undurchdringlichem Geranke von *Rubus rudis*. Dazwischen noch viele Krautige der Pionierphase. Artenzahl 57–66 (MAZ 61).

b) *Betula-Rubus*-Vorwald-Phase (1979–1980): Rasch durchwachsender, fast waldartiger Birkenbestand, darunter bei stärkerer Beschattung zurückgehende *Rubi* und Arten der Krautschicht, aber mit dichter Grasschicht. Artenzahl 45–55 (MAZ 50). Anfänge einer Moosschicht.

4.1.3 Jungwald-Stadium (ab 1981)

Mit Übergang zu waldartigen Strukturen mit einer emporwachsenden Baumschicht wurden Veränderungen sowohl strukturell als auch floristisch geringer. So erscheint es sinnvoll, alle Bestände der weiteren 33 Jahre zu einem Sukzessionsstadium zusammenzufassen.

a) *Betula pendula*-Pionierwald-Phase (1981–1995)

Über 15 Jahre ergab sich ein vorwiegend von raschwüchsigen, dünnstämmigen und kleinkronigen Birken als Baumpionier bestimmter, von wenigen Eschen durchsetzter neuer Wald, zuletzt bis 18 m Höhe erreichend. Nach und nach fielen vereinzelt Bäume um oder brachen ab. Eine gewisse Auflichtung ergab sich auch durch Absterben der tieferen Äste. Zwischen den aufgelockerten Stämmen entwickelte sich allmählich fleckenweise wieder eine Strauchschicht (10–20 %) von 3–5 m Höhe. Vorherrschend war ab 1984 ein großer *Corylus avellana* mit weit ausladenden Ästen. Hinzu kamen kleine Exemplare von *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* u. a. (s. Tab. 1 als Beilage). Auch die *Rubi* waren weiter konstant vertreten, in ihrer Entwicklung stärker schwankend. Ein für die weitere Dynamik wichtiger Faktor war die beginnende Ausbreitung von *Fagus sylvatica*, zunächst als Bestandteil der Strauchschicht (ab 1987 über 10 %), gegen Ende vereinzelt bereits darüber hinausgehend, aber noch keine eigentliche B_2 bildend.

Die Gesamtartenzahl war im lichten Pionierwald wieder höher, schwankte zwischen 54 und 66 (MAZ 61). Erhalten blieb zunächst die dichte Grasschicht. Später (ab 1990) begann *Deschampsia cespitosa* zu kümmern; auch *Carex sylvatica* und *Poa nemoralis* nahmen ab. Dagegen zeigte vor allem *Fragaria vesca* Ausbreitungstendenz (von unter 5 bis über 25 %), weniger deutlich auch die Waldpflanzen *Anemone nemorosa*, *Arum maculatum*, *Galium odoratum*, *Phyteuma spicatum* und *Viola reichenbachiana*. Am Boden begann außerdem ab 1983 *Hedera helix* einen lockeren Teppich auszubilden. Der weitere Rückgang und das Verschwinden lichtliebender Arten wurde durch Waldpflanzen mehr als ausgeglichen: neu hinzu kamen *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine bulbifera*, *Hordelymus europaeus*, *Luzula luzuloides*, *Ranunculus auricomus*. Auffällige Blühaspekte waren außer kleinen Flecken von *Anemone nemorosa* und *Galium odoratum* im Frühjahr aber nicht zu beobachten. Die Gesamtbilanz ergab bei den Krautigen mit 25 Wald- und 23 Wald/Offenland-Arten gegenüber nur 10/5 Arten von Offenland/Lichtungen ein starkes Übergewicht schattenverträglicher Pflanzen, zudem eine Zunahme aller Krautigen gegenüber dem Gebüschstadium von 42 auf 63. Die Zahl junger Gehölze verdoppelte sich auf 22 Arten (s. Tab. 1 als Beilage). Seit 1986 entwickelte sich auch fleckenweise eine etwas dichtere, insgesamt aber kümmerliche Moosschicht.

b) *Fagus sylvatica-Betula pendula*- Zwischenwald-Phase (ab 1996)

Diese bisher letzte Phase dauert nun bereits 18 Jahre und dürfte noch länger anhalten. Die obere Baumschicht bestand weiter aus locker-kleinkronigen, dünn-weißstämmigen Birken, die 2009 mit etwa 25 m wohl ihre maximale Höhe erreicht hatten. Durch Absterben und Umbruch weiterer Exemplare ging ihre Deckung bis auf 35 % zurück. Dagegen wuchs allmählich eine zweite Baumschicht aus mehreren jungen, noch bis unten beasteten Buchen heran, inzwischen mit Höhen bis 12 m und weiteren Jungbäumen in der St etwa 80 % deckend (Abb. 3). Die Strauchschicht hat deutlich abgenommen; selbst der vorher stark deckende Haselstrauch hat absterbende Äste, manche Arten sind ganz verschwunden. Die lange Zeit mitbestimmenden *Rubi* sind heute ohne Bedeutung; *Rubus idaeus* fehlt seit 2004

ganz. Die Anzahl der noch existierenden Bäume hat sich in den letzten Jahren (Zählungen 2004 und 2013) kaum noch verändert. 11 hohe, schlanke Birken der B_1 (BHD 13 bis 24 cm) sind weiter bestimmend. Die B_2 besteht aus 4 noch dünnen Buchen (BHD 8–13 cm). Nach der Klassifikation bei RÖHRIG et al. (2006) handelt es sich noch um ein Stangenholz, für die B_2 eher um einen Jungbestand.

In der Krautschicht bestimmt *Hedera helix* seit langem das Bild. Mit Optimum bis 2005 (bis 50 %), ging der Efeu aber inzwischen wieder auf unter 25 % zurück. Lichtbedürftige Arten sind heute kaum noch zu finden. Die ehemals dominierenden Gräser gibt es bestenfalls noch in Kümmerformen. Auch etliche Waldpflanzen nahmen ab (s. Tab. 1 als Beilage). Die floristische Bilanz ist damit eindeutig negativ: es gibt bei den Krautigen insgesamt nur noch 17 Wald- und 11 Wald/Offenland-Arten, nur zu Beginn noch 4 bzw. 2 von Offenland/Lichtungen (s. Tab. 3). Zu den 34 Krautigen kommen 18 Gehölzarten. Die Gesamtartenzahl nahm allmählich von 49 auf 29 ab (MAZ 38). Mit zunehmender *Fagus sylvatica* entwickelte sich auch wieder eine dauerhafte Laubstreu (F-Mull). Dadurch verschwand die Moosschicht fast ganz.

Ein Vergleich des aktuellen Bestandes mit dem benachbarten Buchenwald (Tab. 1 als Beilage, Spalte 10 und 11) ergibt heute mit 29 bzw. 30 fast die gleiche Gesamtartenzahl. Der etwa 93jährige Hochwald mit hohen, dicken Stämmen und fehlender Strauchschicht wirkt dabei deutlich heller, im Unterwuchs kräftiger. Die Zahl der Waldpflanzen von Dauerfläche und Wald verhält sich mit 9 : 12 ähnlich, Arten von Wald/Offenland ergeben 3 : 7. Während der Unterwuchs beider Bestände also eine gewisse Annäherung zeigt, sind die Baumschichten noch deutlich unterschieden.

Abb. 3. Zwischenwald mit *Betula pendula* und nachwachsender *Fagus sylvatica* (F1: 6. 5. 2013).

Fig. 3. Intermediate forest of *Betula pendula* with post-growing *Fagus sylvatica* (F1: 6. 5. 2013).

Dauerfläche 2 (F2) (Tab. 2 als Beilage, Tab. 3, Abb. 1 rechts, 4, 5)

Der schwach muldige, leicht geneigte Osthang der Rötkuppe bildete 1971 das Ende der kahlgeschlagenen Trasse zu einer östlich angrenzenden weiten Wiesenfläche (Abb. 1 rechts). Auch hier waren die Stämme und größeren Äste herausgezogen, der Unterwuchs war aber weniger geschädigt, der Boden von einer recht dichten, niedrigen Krautschicht bedeckt. Bei der Erstaufnahme Mitte August deckte sie 75 %, war bis 20 cm hoch und enthielt 50 Arten.

4.2.1 Krautiges Pionierstadium (1971–1974)

Nach Abräumung blieben vereinzelt Gehölzjungpflanzen übrig oder keimten neu. Die 9 Arten enthielten bereits den Grundstock der späteren Wiederbewaldung (s. Tab. 2 als Beilage). Unter den Krautigen gab es 18 Waldpflanzen i. w. S., wohl alles Reste des vorhergehenden Buchenwaldes, davon *Ficaria verna* und *Galeobdolon luteum* mit über 25 % Deckung. Über das ganze Pionierstadium blieben diese mitbestimmend, ergänzt durch zahlreiche lichtliebende Arten. Im dritten Jahr erreichte die Gesamtartenzahl mit 70 den Höchstwert überhaupt. Im Frühjahr gab es einen deutlichen Blühaspekt von *Anemone nemorosa*, *Primula elatior* und *Ficaria verna*, später auch von *Galium odoratum*, *Circaea lutetiana* u. a. Über der dichten, 20–40 cm hohen Grundschicht ragten Pflanzen bis über 2 m in die Höhe. Zu nennen sind besonders *Arctium nemorosum*, *Atropa bella-donna*, *Cirsium arvense*, *C. vulgare*, *Epilobium angustifolium*, *Hypericum hirsutum*, *Rumex obtusifolius* und *R. sanguineus*, also vorwiegend für Kahlschläge basenreicher Böden typische Pflanzen. Gräser spielten keine auffällige Rolle. 14 Arten kamen nur im Pionierstadium vor: über alle vier Jahre gab es *Plantago major*, über zwei Jahre *Carex pallescens*, *Cerastium holosteoides*, *Sonchus asper*. Nur einmal, meist im ersten oder zweiten Jahr gefunden wurden *Hypericum humifusum*, *Leontodon autumnalis*, *L. hispidus*, *Lolium perenne*, *Lysimachia nummularia*, *Matricaria discoidea*, *Poa annua*, *Populus tremula*, *Senecio vulgaris*, *Veronica officinalis*. Strukturell ähnelte das Pionierstadium demjenigen von F1 (s. Abb. 2 links).

Insgesamt umfasste die Flora des Pionierstadiums 83 Arten, davon 70 Krautige, letztere zur Hälfte lichtbedürftige Pflanzen (O, WL). Die mehr schattenverträglichen Arten (W, WO) waren aber von Beginn an vorherrschend. Die Mittlere Artenzahl war mit 63 ebenfalls hoch.

4.2.2 Gebüsch-Stadium (1975–1982)

Ab dem fünften Jahr gab es einen raschen Strukturwechsel hin zu einem von Gehölzen dominierten, am Ende bis 5 m hohen Bestand. Deutlicher als bei F1 lassen sich zwei Phasen von je vier Jahren unterscheiden.

a) *Rubus*-Gestrüpp-Phase (1975–1978)

Schon im Pionierstadium angelegt, gab es rasch ein dichtes Gestrüpp aus *Rubus idaeus* mit sehr reichem Fruchtansatz. Wildes Geranke von *Rubus rudis* machte den Bestand schwer zugänglich. Das Dickicht bedeckte bis 90 % und wurde zunehmend locker von anderen Junggehölzen bis 3 m Höhe überragt (s. ähnlich Abb. 2 rechts für F1). Gegen Ende begannen darunter die *Rubi* bereits abzusterben, und es gab kaum noch Erneuerungstriebe. Die Krautschicht ging auf 60 % zurück, bei weiter sehr hoher Gesamtartenzahl von 65–70 (MAZ 68). Während lichtbedürftige Pflanzen (O, WL) von 36 auf 22 abnahmen, gab es bis zu 38 mehr waldgebundene Arten (W, WO). Insgesamt waren noch 60 Krautige und 13 Gehölze beteiligt.

b) *Corylus avellana*-Vorwald-Phase (1979–1982)

Die zweite Hälfte des Gebüschstadiums wurde von dichter stehenden Junggehölzen bis 5 m Höhe bestimmt, schon etwas waldähnlich, deshalb hier als Vorwald bezeichnet. In ihrem Schatten verschwanden die *Rubi* bis auf kümmernde Reste. Als Strauch trat jetzt besonders *Corylus avellana* hervor, daneben auch Jungbäume von *Fraxinus excelsior*, begleitet von *Betula pendula* und *Prunus avium*. Die Krautschicht nahm wieder auf 90–95 % zu und zeigte bereits waldartiges Gepräge. So breitete sich die in der Vorphase zurückgegangene *Ficaria verna* erneut aus und kam bis auf über 75 %; auch *Galeobdolon luteum* erreichte sehr hohe Deckung (s. Tab. 2 als Beilage). Im Frühjahr gab es bis heute wieder auffällige Blühaspekte. Neu hinzu kamen *Campanula trachelium*, *Hordelymus europaeus* und *Orchis mascula*. Lichtbedürftige Offenland- und Lichtungs-Arten (O, WL) gingen weiter auf 13 zurück, Wald- und Wald/Offenland-Arten (W, WO) hatten zusammen 39 Arten; dazu kamen weiter 13 Gehölze. Am Boden gab es Anfänge einer Moosschicht (5 %). Die MAZ blieb im Gegensatz zu F1 mit 58 recht hoch (s. auch Tab. 3, Abb. 5).

4.2.3 Jungwald-Stadium (ab 1983)

Das dritte erkennbare Sukzessionsstadium ist schon seit 30 Jahren ein aufwachsender Jungwald aus *Fraxinus excelsior*. Die eigentlich zu erwartende *Fagus sylvatica* spielt trotz des angrenzenden Buchenwaldes bis heute keine Rolle. Erst seit 2001 ist sie ständig, aber spärlich in der niedrigen Strauchschicht vorhanden, obwohl bereits im Pionierstadium vereinzelt als kleine Jungpflanze präsent.

a) *Betula pendula-Fraxinus excelsior*-Pionierwald-Phase (1983–2002)

Ab 1983 entwickelte sich allmählich ein junger Wald, bestimmt vor allem von zunächst dicht stehenden, schlanken und kleinkronigen *Fraxinus excelsior*, stark durchsetzt von *Prunus avium*. Einzelne *Betula pendula* unterstrichen den Pionierwaldcharakter. Die Baumschicht wuchs bis gut 20 m Höhe auf, erreichte zuerst bis 95 % Deckung, seit 1994 allmählich durch natürliche Ausdünnung ähnlich wie bei F1 auf etwa 75 % abnehmend (vgl. 4.1.3a). Der Stammraum wurde so allmählich offener, mit etwas dickeren, schlankhochwüchsigen Bäumen, nur im oberen Kronenraum beblättert. 1997 ergab eine Baumzählung noch 11 Stämme von *Fraxinus*, vier von *Prunus* und eine *Betula*.

Die recht artenreiche Strauchschicht (s. Tab. 2 als Beilage) war lange Zeit nur sehr locker entwickelt (5–20 %, meist nur bis 1,5 m hoch), überragt von lockerwüchsigem *Corylus avellana* (3–4 m). Ab 1995 trat neu *Sambucus nigra* hinzu. Die *Rubi* waren bestenfalls noch mit Kümmerwuchs eingestreut. 1989 und 1994 wurden im nördlich anschließenden Buchenwald neben der Dauerfläche einige große Buchen geschlagen. Die entstandenen Kronenlücken sorgten für Lichtzufuhr von NW und in F2 für einen Helligkeitsgradienten Nord-Süd, der vor allem den Strauchwuchs förderte.

Die dichte bis leicht lückige Krautschicht (70–90 %) war über lange Zeit recht gleichmäßig und waldartig zusammengesetzt. Ab 1975 breitete sich *Hedera helix* teppichartig aus, fleckig auch *Asarum europaeum*, dazu großblättrige Horste von *Dryopteris filix-mas*. Weitere Artenverschiebungen zeigt Tabelle 2 als Beilage. Interessant war die beginnende Einwanderung von *Allium ursinum* seit 1995 von einem kleinen Fleck im angrenzenden Buchenwald. Die Moosschicht war vor allem in den ersten Jahren besser entwickelt (bis 40 %), ging später wieder auf etwa 10 % zurück.

Die floristische Bilanz ergab nur noch zu Beginn 10 lichtbedürftige Arten (O, WL), dagegen über die ganze Zeit 24 W- und 21 WO-Arten, also deutlich waldartige Verhältnisse. Die Gesamtartenzahl blieb weiter recht hoch mit kleinen Schwankungen (50–62), zeigte erst gegen Ende leicht abnehmende Tendenz bis auf 46.

b) *Prunus avium-Fraxinus excelsior*-Zwischenwald-Phase (ab 2003)

Diese zweite Waldphase besteht jetzt auch schon seit über 10 Jahren. Mit 25 m scheint eine relativ konstante Höhe der Baumschicht erreicht. Die natürliche Auslichtung setzte sich zunächst noch fort. So nahm die Gesamtdeckung der Baumschicht deutlich ab, von anfangs 75 auf nur noch gut 50 %. Die letzte Birke war 2005 tot, stand noch einige Jahre, bevor sie auch zusammenbrach. Von den Kirschen verblieben nur zwei etwas dickere Bäume am Rand der Fläche, die heute von zehn schlanken, klein- und lockerkronigen Eschen bestanden ist. Der mittlere BHD war 2013 für *Prunus avium* 25 cm, für *Fraxinus excelsior* 18 cm. Auch bei der Esche entspricht aber bereits die Hälfte einem schwachen Baumholz (>20 cm nach RÖHRIG et al. 2006).

Die geschilderten Auflichtungen des Buchenwaldes im Norden und die Kronenauflockerung in der Fläche selbst waren wohl die Ursachen für erneute Ausbildung einer dichteren Strauchschicht, von Nord nach Süd fortschreitend. Ihre Gesamtdeckung nahm von 25 auf bis zu 75 % zu, vor allem durch die Entwicklung einiger hoher Sträucher von *Corylus avellana* mit weit ausladenden Ästen. Darunter gab es eine zweite St bis gut 1,5 m. Erst in den beiden letzten Jahren wurde *Fagus sylvatica* in der unteren St mit vier kleinen Exemplaren notiert.

In der Krautschicht machten sich die zunehmenden Sträucher im Nordteil negativ bemerkbar. Die Deckung war dort deutlich geringer (40–50 %), bei einer pendelnden Gesamtdeckung der Fläche von 50 bis 80 %. Die Gesamtartenzahl nahm bis auf zuletzt 43 ab. So

Abb. 4. Zwischenwald aus *Fraxinus excelsior* und *Prunus avium* mit dichtem Unterwuchs von Waldpflanzen (F2: 25. 5. 2010).

Fig. 4. Intermediate forest of *Fraxinus excelsior* and *Prunus avium* with dense undergrowth of forest plants (F2: 25. 5. 2010).

verschwanden im Laufe der Jahre vor allem Arten ohne engere Waldbindung. Vom ehemals herrschenden *Galeobdolon luteum* blieben nur kümmerliche Reste. Weiter zugenommen haben dagegen andere typische Waldpflanzen (s. Tab. 2 als Beilage). Die Moosschicht ist inzwischen ganz verschwunden.

Insgesamt entwickelte sich also ein lockerkroniger, stärker strukturierter Eschenwald mit einer zweiteiligen Strauch- und einer vor allem im Frühjahr gut entwickelten Krautschicht, zur Zeit ohne erkennbaren weiteren Sukzessionstrend (Abb. 4). Mit 24 Waldarten ist der Charakter einer typischen Laubwaldflora erreicht. Nur noch 13 Arten haben eine weitere Verbreitung (WO). Dies zeigt sich auch im Vergleich mit dem benachbarten, 93jährigen Buchenwald (Tab. 2 als Beilage, Spalte 10–11). Die Gesamtartenzahl ist in beiden Beständen mit 43 gleich, annähernd auch die Zahl der Waldarten (22 : 20), bei WO mit 5 : 9 ist der Buchenwald sogar stärker vertreten. Dabei ist die Baumschicht völlig verschieden. In der Strauchschicht macht sich bei 12 : 8 Arten der lichtere Eschenwald positiv bemerkbar. Auch der Gehölzjungwuchs in der Krautschicht ist mit 13 : 9 in F2 artenreicher als im Buchenwald. Die floristischen Grundlagen für ein *Hordelymo-Fagetum* sind damit im Unterwuchs voll gegeben.

Vergleich der Dauerflächen

Die verschiedenen bodenökologischen Grundbedingungen lassen in der Artenzusammensetzung für F1 und F2 Unterschiede erwarten. Die angrenzenden Buchenwälder, die ähnlich auch auf den Dauerflächen die Ausgangssituation dargestellt haben dürften, gehören nach DIERSCHKE (1989) zum *Galio odorati-Fagetum typicum* bzw. zum *Hordelymo-Fagetum circaeetosum*. Die qualitative floristische Ähnlichkeit der Krautigen liegt für die beiden aktuellen Buchenwald-Aufnahmen (Tab. 1 und 2 als Beilage; Spalte 11) bei 40 %, für junge Gehölze bei 46 %. Die beiden Dauerflächen zeigen aktuell noch geringere Verwandtschaft. F1 hat bei den Krautigen nur 4 eigene Arten, F2 dagegen 21; die Ähnlichkeit der Aufnahmen von 2013 beträgt dort nur 27 % (Gehölze 64 %). Auch die Artenzahl unterscheidet sich deutlich mit 29 zu 43.

Dennoch war der bisherige Sukzessionsverlauf strukturell-physiognomisch recht ähnlich (s. auch Tab. 3, Abb. 5). Das Krautige Pionierstadium (1) über 5 bzw. 4 Jahre (Abb. 2 links) war zahlenmäßig bei einer mittleren Artenzahl (MAZ) von 62 : 63 sowie insgesamt 72 : 70 Krautigen fast gleich, bei letzteren floristisch aber doch deutlich verschieden (22 : 30 eigene Arten, Ähnlichkeit 48 %). In beiden Fällen folgte ein Gebüschstadium (2), zunächst mit einem dichten *Rubus*-Gestrüpp, abgelöst vom beginnenden Aufwuchs der später bestimmenden Baumarten *Betula pendula* bzw. *Fraxinus excelsior*. Der weiter sehr artenreichen *Rubus*-Phase (2a) (3–4 Jahre, MAZ 61 : 68; Krautige 56 : 60; Abb. 2 rechts) folgte eine kurze, 2–4 jährige Vorwald-Phase (2b) mit zurückgehenden Artenzahlen (MAZ 50 : 58; Krautige 42 : 52). Besonders auf F1 war eine deutliche Artenabnahme (bes. O und WL) sichtbar (s. Abb. 5). Das gesamte Gebüsch-Stadium war in beiden Flächen insgesamt floristisch aber recht ähnlich: bei den Krautigen gab es 56 %, bei den Junggehölzen sogar 72 % gemeinsame Arten.

Im folgenden Jungwald-Stadium (3), das bis heute anhält, gab es zunächst über 15 bzw. 20 Jahre ein dichteres Stangenholz als Pionierwald-Phase (3a), das bei allmählicher natürlicher Ausdünnung bis etwa 20 m Höhe erreichte. Darunter blieb eine 3–5 m hohe Strauchschicht erhalten, bei F1 durch nachwachsende *Fagus sylvatica* etwas dichter als bei F2. Die Krautschicht in F1 wurde allmählich lückiger, blieb insgesamt blütenarm, im Gegensatz zum

Tabelle 3. Artenzahlen verschiedener Artengruppen und mittlere Gesamtartenzahl (MAZ) für die Sukzessionsstadien und -phasen.
1 Krautiges Pionierstadium, 2a *Rubus*-Gestrüpp-Phase, 2b Vorwald-Phase, 3a Pionierwald-Phase, 3b Zwischenwald-Phase. H Holzpflanzen, O Krautige Arten des Offenlandes, WL Krautige Arten von Lichtungen, WO Krautige Arten von Wald und Offenland, W Krautige Waldarten.

Table 3. Species numbers of different species groups and average total species number (MAZ) for the succesional stages and phases.
1 herbaceous pioneer stage, 2a *Rubus*-scrub phase, 2b preforest phase, 3a pioneer-forest phase, 3b intermediate-forest phase. H woody plants, O herbaceous species of open areas, WL herbaceous species of clearings, WO herbaceous species of forests and open areas, W herbaceous forest species.

Sukzessionseinheit		1		2a		2b		3a		3b	
Fläche		F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2
Zahl der Jahre		5	4	3	4	2	4	15	20	18	11
MAZ		62	63	61	68	50	58	61	54	38	45
	H	17	13	17	13	11	13	22	17	18	16
	O	30	28	15	15	8	6	10	6	4	1
	WL	10	8	9	7	4	7	5	5	2	.
	WO	17	17	17	19	15	18	23	20	11	13
	W	15	17	15	19	15	21	25	24	17	24
Summe O-W		72	70	56	60	42	52	63	55	34	38

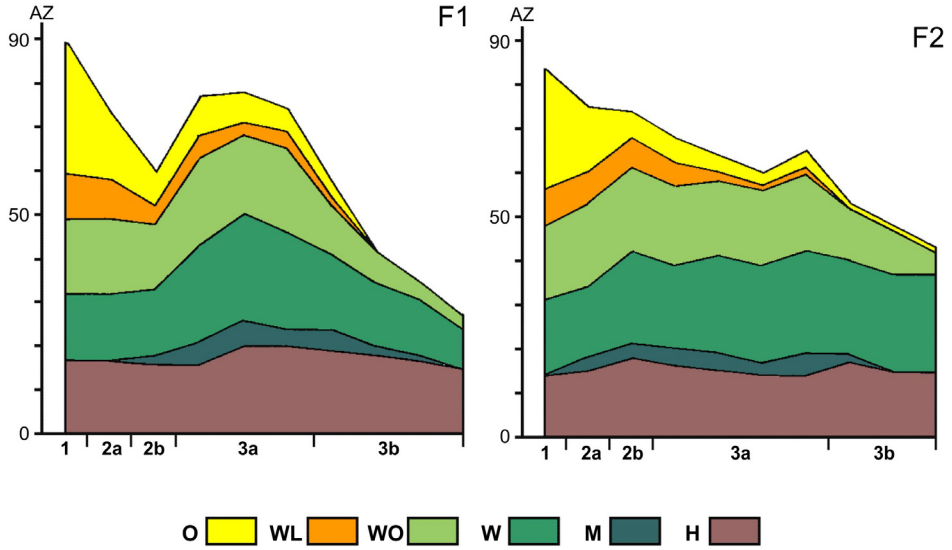

Abb. 5. Entwicklung der Artenzahlen gemäß Tabellen 1 und 2 von krautigen Artengruppen unterschiedlicher Waldbindung (Erläuterung in Tab. 3), Gehölzen (H) und Moosen (M) in den Sukzessionsstadien 1–3 der Dauerflächen F1 und F2.

Fig. 5. Development of species numbers related to Tables 1 and 2 of herbaceous species groups with different forest connection (explanation see Table 3) as well as woody plants (H) and mosses (M) in the succession stages 1–3 of the permanent plots F1 and F2.

dichten Unterwuchs in F2, wo von Beginn an Kräuter dominierten, mit deutlichen Blühaspekten im Frühjahr. Insgesamt war die MAZ in beiden Flächen in dieser Phase mit 61–54 wieder höher, bedingt durch Zunahme der an Schatten angepassten Krautigen (W und WO) sowie die Gehölze (Abb. 5). Die floristische Ähnlichkeit der Krautigen erreichte mit 58 % sogar ihren Höchstwert (Junggehölze 67 %). In den restlichen 18 bzw. 11 Jahren entwickelte sich der heutige Zwischenwald (3b) bis zu 25 m Höhe (Abb. 3, 4). Jetzt begann eine stärkere floristische Differenzierung der beiden Bestände bei deutlicher bzw. leichter Artenabnahme (MAZ in F1 von 61 auf 29, in F2 von 54 auf 43). In F1 verschwand die vorher auffällige Grasschicht bis auf kümmerliche Reste ganz, wohl bedingt durch die nachwachsende, stärker beschattende B_2 aus *Fagus sylvatica*, während in dem lichteren Eschenwald von F2 die Krautschicht weitgehend erhalten blieb. Zwar lag die floristische Gemeinsamkeit in der ganzen Phase für die Krautigen noch bei 41 % (Junggehölze 78 %), ging aber am Ende (2013) bis auf 27 % zurück. – Insgesamt waren in der Gesamtzeit seit 1971 recht viele Arten an der Entwicklung beteiligt. In F1 gab es insgesamt 118 Arten, davon 22 Gehölze und 96 Krautige (32 O, 11 WL, 28 WO und 25 W). In F2 gab es insgesamt nur 106 Arten, davon 19 Gehölze und 87 Krautige (31 O, 8 WL, 21 WO und 27 W).

5. Diskussion

Großflächige Kahlschläge mit Abräumen des Holzes sind die wohl massivsten, bei uns heute seltenen Störungen in einem Waldökosystem, mit starken Einwirkungen auch auf Boden und Mikroklima. Sie können allerdings zeitweise die Biodiversität erhöhen, wie es auch bei Sturmwürfen der Fall ist (FISCHER et al. 2013). Die Einrichtung der Dauerflächen, zunächst nur zur Beobachtung der Anfangsentwicklung gedacht, erwies sich als Glücksfall und hat in der Länge alljährlicher kontinuierlicher Erfassung vermutlich kaum Vergleichbares. Die Planung einer langzeitigeren Beobachtungsreihe hätte allerdings die Anlage der Dauerflächen und der Datenerhebung wohl etwas anders gestaltet. So sind die 8 x 8 m²-Flächen F1 und F2 für einen Wald recht klein; auch im näheren Umfeld gab es aber im Laufe der Untersuchungen wenig weitere Arten. In der Literatur werden sehr unterschiedlich große Flächen präsentiert, von wenigen bis zu mehreren 100 m², was den floristischen Vergleich erschwert.

Auch die Untersuchungszeit ist sehr verschieden, von nur wenigen Anfangsjahren der Sekundärsukzession bis zu mehreren Jahrzehnten. Länger als 43 Jahren dauerten wohl nur die diskontinuierlichen Untersuchungen von GREGOR & SEIDLING (1997, 1998) über 50 Jahre. Über 35 Jahre reichten Kahlschlaguntersuchungen in Polen (HALASTRA & NOWAK 1983). Daneben gibt es für Buchenwälder vergleichbare Dauerflächenuntersuchungen von geräumten Sturmwurfflächen, z. B. KOMPA & SCHMIDT (2001 ff.), KOMPA (2004), SCHMIDT & HEINRICHS (2012) (s. auch Übersicht bei FISCHER et al. 2013). Weniger eng sind die Beziehungen zu Langzeituntersuchungen in sturmgeworfenen Fichtenbeständen (z. B. FISCHER & FISCHER 2009: 25 Jahre). Gewisse Ähnlichkeit der Sukzession gibt es auch bei der Besiedlung offener Böden außerhalb von Wäldern (z. B. im Göttinger Sukzessionsversuch: SCHMIDT 1993, DÖLLE et al. 2008; s. auch REBELE 2013).

Trotz der 43 Jahre vermitteln die bisherigen Ergebnisse erst einen Teil der sekundären progressiven Sukzession (Wiederbewaldung). Nach einer raschen Anfangsentwicklung ging es später nur noch langsam voran. Erst die jetzt hier vorliegenden zusammenfassenden Auswertungen zeigen etwas deutlichere Entwicklungsschritte, die sich mit Literaturdaten ver-

gleichen lassen und Antworten auf die anfangs gestellten Fragen ermöglichen. Allerdings sind die Ergebnisse von lediglich zwei Flächen nur ein lokaler Ansatz, wenn auch gut mit anderen Untersuchungen übereinstimmend.

Stadien und Phasen der Sekundärsukzession

Die Ergebnisse vieler Arbeiten zeigen einmal gewisse gemeinsame Züge der Wiederbewaldung nach Kahlschlag, aber auch viele Eigenheiten, abhängig von der jeweiligen Situation (Boden, Klima, Relief, Artenpool, Vegetation u. a.). Letztlich hat jede Entwicklung nach größeren Störungen individuelle Züge (FISCHER et al. 2013). SCHERZINGER (1996) beschreibt nach Zusammenbruch ganzer Waldbestände grob eine Regenerationsabfolge von einer Pionier-Staudenflur über Buschwerk zu einem Anfangs- oder Pionierwald (Dickung, Stangenholz) aus Lichtbaumarten, danach einen Übergangs- oder Zwischenwald mit Zunahme der Schatthölzer bis zum Schlusswald mit Dominanz der Klimaxbaumarten. Auch in unseren Flächen sind die ersten vier Sukzessionsschritte erkennbar.

Besonders das **Anfangsstadium der Neubesiedlung** von Kahlschlägern ist zunächst teilweise zufallsbedingt, abhängig von Standort, Art und Ausmaß der Störungen, früherer Waldnutzung, der Gebietsflora, der Samenbank im Boden, eventuell auch von benachbarten Diasporenquellen. So können nach Kahlschlag auf den offenen Böden rasch viele Arten neu Fuß fassen oder sich aus Resten regenerieren. Durch Bodenstörung und direkte Einstrahlung (Belichtung, Erwärmung) wird die langlebige Diasporenbank aktiviert, bei einem oft recht engen Zeitfenster für die Etablierung neuer Arten (FISCHER 1987, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Die Diasporenbank besteht in Laubwäldern vorwiegend aus lichtliebenden, z. T. auch nitrophilen Arten des Offenlandes, auch speziellen Schlag-, Verlichtungs- und anderen Störungspflanzen sowie Vorwaldarten (s. FISCHER 1987, APFFELSTAEDT & BERNHARD 1996, WILMANNS et al. 1998, WERNER et al. 1989, EBRECHT & SCHMIDT 2008, DÖLLE & SCHMIDT 2009a, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Nach THOMPSON et al. (1997) haben viele Arten des Pionierstadiums mittel- bis langlebige Samen (O-, WL- und WO-Arten), von den Gehölzen nur Pionierarten wie *Betula pendula*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa* und die *Rubi*. Wie auf F1 und F2 sind auch anderswo im Pionierstadium von Beginn an viele Pflanzen des vorhergehenden Waldes wieder zugegen, meist aus verbliebenen Resten stammend (MARKOWSKI 1982, RUNGE 1993, SCHERZINGER 1996, GREGOR & SEIDLING 1997, 1998, WILMANNS et al. 1998, KOMPA 2004, KOMPA & SCHMIDT 2005, HEINRICHS et al. 2012). So kann die Pioniervegetation sehr divers sein; unsere Flächen (je 64 m²) mit über 60 Arten gehören wohl zu den besonders artenreichen. Bei HALASTRA & NOWAK (1983) fanden sich auf 500 m² sogar bis über 135 Arten.

In der Anfangsphase nach Kahlschlag entsteht also eine bunte, heterogene Mischung eigentlicher Pionierpflanzen, Arten der Schlagfluren, ruderaler Elemente sowie anderer Arten des Offenlandes, durchsetzt von krautigen Waldpflanzen und jungen Gehölzen. Viele Pflanzen profitieren von voller Beleuchtung und höherer Bodenwärme (bei insgesamt extremerem Mikroklima), den rasch und kurzzeitig vermehrt aus Humus und Pflanzenresten freigesetzten Nährstoffen, teilweise auch von verbesserter Wasserversorgung nach Ausfall der viel Wasser verbrauchenden Bäume und voller Niederschlagswirkung (SLAVÍK et al. 1957, GLAVAC & KOENIES 1978, MARKOWSKI 1982, RUNGE 1993, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010 u. a.). Für die Verbesserung des Nährstoffhaushaltes spielt auch das leicht zersetzliche feine Totholz aus Ästen und Reisig eine wichtige Rolle (SCHMIDT & HEINRICHS 2012), das in unseren Flächen ebenfalls reichlich vorhanden war. Selbst Waldpflanzen können von der Lichtstel-

lung profitieren und sich ausbreiten, in unserer F2 vor allem *Galeobdolon luteum* (s. auch KOMPA 2004; für andere Arten z. B. WERNER et al. 1989, SOKOŁOWSKI 1991, SCHMIDT & HEINRICHS 2012).

Nicht selten gibt es frühzeitig Vergrasungen, sowohl niedrige Grasdecken als auch Hochgrasphasen mit *Calamagrostis epigeios* (z. B. BECHER 1963, KIMMEL 1965, PASSARGE 1970, 1984, HALASTRA & NOWAK 1983, WILMANNS et al. 1998). Diese können als artenarme Dominanzbestände teilweise das Aufkommen anderer Arten durch dichten Wuchs und Streubildung behindern, wie auch in unserer Fläche F1 durch *Deschampsia cespitosa*, zusammen mit *Poa nemoralis* und *Carex sylvatica*.

Die sehr auffälligen Schlagfluren des Krautigen Pionierstadiums dauern oft 3–5 (eigene Flächen 4–5) Jahre, gelegentlich sogar über 10 Jahre (BECHER 1963, PASSARGE 1970, MARKOWSKI 1982, SOKOŁOWSKI 1991, RUNGE 1993, GREGOR & SEIDLING 1997, MÄRKL & EGLSEER 2001, SCHMIDT & HEINRICHS 2012), werden danach rasch von aufkommenden Sträuchern und anderen Junggehölzen zurückgedrängt. Teilweise wird eine beschleunigte Sukzession auf besseren Böden beschrieben (z. B. MARKOWSKI 1982). Anderswo wird hingegen darauf hingewiesen, dass die üppigeren Staudenfluren die Weiterentwicklung eher verzögern (z. B. DÖLLE et al. 2008, REBELE 2013).

Auch das folgende **Gebüschstadium** kann noch Reste des Pionierstadiums enthalten. Es fallen aber allmählich immer mehr lichtbedürftige Arten aus, ohne dass viele neue hinzukommen. In unseren Flächen ergaben sich zwei physiognomisch unterscheidbare Phasen. Die ***Rubus*-Gestrüpp-Phase** ist ein sehr weit verbreitetes Phänomen, vor allem auf größeren Wurf- und Schlagflächen von Wäldern. Die *Rubi* sind in der Samenbank langzeitig vertreten (THOMPSON et al. 1997) und erscheinen bereits kurz nach der Störung. In wenigen Jahren können sie sich effektiv ausbreiten, *Rubus idaeus* mit Polycormonen, *Rubus fruticosus* agg. mit raschwüchsig-langen, teilweise einwurzelnden Erneuerungstrieben (WEBER 1981 u. a.). Selbst in den eher niedrigwüchsigen Gestrüppdickichten bleibt aber noch genügend Platz und Licht für krautige Arten und den Jungwuchs anderer Gehölze. Wenn letztere stärker durchwachsen, gehen durch Beschattung die *Rubi* bald zugrunde oder bleiben nur in kümmerlichen sterilen Resten erhalten. Diese Vorgänge ließen sich auch in unseren Flächen gut beobachten.

Bei weiträumiger Betrachtung sind die *Rubi* teilweise das einzige gemeinsame Element. *Rubus idaeus* hat eine sehr weite Standortamplitude und kann auf Kahlschlägen und anderen Störungsflächen eine wichtige Rolle bei der Wiederbesiedlung spielen. Die Brombeeren wechseln hingegen gebiets- und standortspezifisch (s. WEBER 1999); oft ist nur *Rubus fruticosus* agg. angegeben. *Rubus rudis* wird auch bei WILMANNS et al. (1998) zusammen mit *R. bifrons*, bei GREGOR & SEIDLING (1997) mit *R. sulcatus* als Schlagpflanze von Buchenwäldern genannt; bei RUNGE (1993) ist es *Rubus vestitus*. Nur auf Schlagflächen von Kalkbuchenwäldern scheinen *Rubi* keine Rolle zu spielen (KOMPA 2004, KOMPA & SCHMIDT 2006). – *Rubus*-Gestrüppe können sich sehr unterschiedlich lange (8–10 Jahre) halten; in F1 und F2 waren es nur 3–4 Jahre.

Die folgenden, bis etwa 5 m hohen Jungbestände werden für F1 und F2 **Vorwald-Phase** genannt (s. auch DIERSCHKE 1988). Anderswo werden auch bereits waldartige Bestände als Vorwald bezeichnet, sofern sie vorwiegend aus relativ kurzlebigen Pioniergehölzen bestehen (z. B. OBERDORFER 1973, SCHMIDT 1993, GREGOR & SEIDLING 1997, 1998). In unseren Flächen kamen zwar anfangs *Salix caprea* und *Sambucus racemosa* vereinzelt vor, spielten aber keine Rolle. Das Fehlen relativ kurzlebiger Pioniergehölze ist sonst vor allem für basenreiche Standorte charakteristisch (KOMPA & SCHMIDT 2001 ff., KOMPA 2004).

Der Vorwald ist oft der Wegbereiter für die Klimaxbaumarten des folgenden Waldes. Unter seinem Schirm können sich die freiflächenempfindlichen Baumarten, vor allem *Fagus sylvatica* entwickeln (RÖHRIG et al. 2006). In unseren Flächen bestanden schon die höheren Gebüsche vorwiegen aus Arten des späteren Waldes und entwickelten sich direkt zu Stangenhölzern aus *Betula pendula* (F1) bzw. *Fraxinus excelsior* mit *Prunus avium* (F2). Während die Birke ein echter Pionierbaum ist, gilt die Esche eher als Art des Schlusswaldes, kann aber auf basenreichen Standorten auch Pioniercharakter haben (KOMPA 2004, KOMPA & SCHMIDT 2006). *Betula pendula*, mit zahlreichen kleinen, flugfähigen Samen gut ausbreitungsfähig bzw. in der recht langlebigen Samenbank bereits vorhanden (s. DÖLLE & SCHMIDT 2009a), fand offensichtlich vor allem auf der völlig entblößten F1 zu Beginn gute Keimungs- und Etablierungsbedingungen. Nur in einem engen Zeitfenster ist sie hier gut keimfähig (DÖLLE & SCHMIDT 2007). Auf F2 mit schon kurz nach Kahlschlag wieder recht dichter Krautschicht spielte dagegen *Fraxinus excelsior*, daneben *Prunus avium* die Hauptrolle, beides Arten mit effektiver Ausbreitung durch Wind bzw. Vögel. Hier gibt es interessante Parallelen zum Göttinger Sukzessionsversuch (SCHMIDT 1993, DÖLLE & SCHMIDT 2007, 2009b u. a.), wo sich nur bei anfangs sehr lockerem krautigen Pionierbewuchs die lichtbedürftige Birke etablierte, während sich bei dichterer Anfangskrautschicht vor allem der schattenverträglichere Jungwuchs der Esche entwickelte.

Auf F1 und F2 ist auch nach 43 Jahren eine Weiterentwicklung zum ausgewachsenen Schlusswald noch lange nicht abzusehen. Die jetzigen hohen, aber relativ lichten Bestände werden als **Jungwald-Stadium** zusammengefasst. Auf F1 bildet auch nach 43 Jahren *Betula pendula* alleine die obere Baumschicht. Einen ähnlichen Birken-Pionierwald als Ersatz des *Galio odorati-Fagetum* beschreibt auch RUNGE (1993). Auf F2 war *Betula pendula* nur vereinzelt eingestreut. Bis heute herrscht *Fraxinus excelsior* (zusammen mit *Prunus avium*). Auch KOMPA & SCHMIDT (2006) fanden bei der beginnenden Sukzession nach flächigen, ungeräumten Windwürfen eines *Hordelymo-Fagetum* auf Zechstein eine rasche Waldregeneration durch Edellaubhölzer, besonders *Fraxinus excelsior*. Auf Muschelkalk gilt Ähnliches (s. SCHMIDT 1997, LAMBERTZ & SCHMIDT 1999, DIERSCHKE 2013). KOMPA (2004), KOMPA & SCHMIDT (2006) sprechen bei dieser Waldregeneration von „Baumarteninversion“ von Buche und Esche als einem überregionalen Sukzessionsmuster. Allerdings gilt für F2 nicht wie auf Kalk/Zechstein die Beobachtung fehlender Vorstadien. Pionier- und Gebüschstadium sind, wie sonst auf basenärmeren Standorten, auf beiden Flächen ähnlich, auf F2 sogar etwas längerzeitig vorhanden. Da F2 mit kolluvialem, kalkbeeinflusstem Rötboden eine Mittelstellung zwischen basenärmerem Röt (F1) und Kalkstandorten hat, ist sie zu den von KOMPA & SCHMIDT (2006) aufgestellten Sukzessionstypen auch in der Vegetation intermediär.

Auf F1 und F2 begann 10–12 Jahre nach Schlag mit der **Pionierwald-Phase** die Entwicklung eines jungen Waldes, zunächst eines dichteren Stangenholzes. Bei GREGOR & SEIDLING (1997) dauerte es bis dahin 14–17 Jahre; im Göttinger Sukzessionsversuch (DÖLLE & SCHMIDT 2007, DÖLLE et al. 2008) begann der Pionierwald erst nach 20 Jahren. Nach OTTO (1994) wird im Jungwald vor allem das Höhenwachstum der Bäume zum Licht gefördert, während das Dickenwachstum eher eingeschränkt ist. Dabei bleiben benachteiligte Bäume zurück und sterben ab. Dies war auch in unseren Flächen gut zu beobachten, wo sich die Bestände durch natürliche Ausdünnung (Selbstregulation) allmählich, d.h. im Verlauf vieler Jahre auflichteten.

Nach weiteren 15 bzw. 20 Jahren folgte bis heute die **Zwischenwald-Phase**. Mit dem Aufkommen einer zweiten Baumschicht bis 12 m Höhe zeichnet sich in F1 die Weiterentwicklung zum Buchenwald ab, die sich aber noch länger hinziehen dürfte. Unser Bestand wird vorerst als *Fagus sylvatica-Betula pendula*-Zwischenwald bezeichnet. Ähnlichen Übergangscharakter hat auf F2 der *Prunus avium-Fraxinus excelsior*-Zwischenwald. Hier hat bis heute die Buche keinen nennenswerten Einfluss auf die Weiterentwicklung. Ursachen für ihr stark verzögertes Auftreten sind unklar. Auf ihre Etablierungsschwierigkeiten auf Freiflächen mit hoher Ein- und Ausstrahlung wurde bereits hingewiesen (s. auch SCHMIDT & HEINRICHS 2012). Diese waren aber auf F1 noch stärker gegeben. Unmittelbar neben F2 wächst zwar ein etwa 90jähriger Buchenwald; die Ausbreitung von *Fagus sylvatica* ist aber offenbar gering (s. auch DÖLLE et al. 2008). GREGOR & SEIDLING (1997) weisen ebenfalls auf die noch nach 50 Jahren geringe Beteiligung der Buche an der Sekundärsukzession hin. – Für beide Flächen gilt, dass im Unterwuchs die lichtliebenden Arten inzwischen ganz fehlen und die etwas artenärmere Krautschicht schon weitgehend einem Schlusswald entspricht, wie er in Nachbarschaft vorkommt.

Auf die Ausbildung und Entwicklung solcher Zwischenwälder wird selten genauer eingegangen und wenn, eher von forstlicher Seite unter Vernachlässigung des Unterwuchses. Da entsprechend langzeitig untersuchte Dauerflächen fehlen (s. HEINRICHS & SCHMIDT 2013), muss aus dem Nebeneinander verschiedener Entwicklungsphasen auf ein Nacheinander geschlossen werden. So vergleicht ZÜGE (1986) verschieden alte Kalkbuchenwälder von 12–120 Jahren im Göttinger Wald. In der jugendlichen Dickungsphase dominieren oft die Edellaubhölzer, aber ab 30–35 Jahren erlangt die Buche allmählich wieder die Vorherrschaft. OTTO (1994) beschreibt für das Gebiet ein Frühstadium mit Dominanz von *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior*. Nach 60 Jahren gibt es wieder einen reinen Buchenwald. Bei den zitierten Kahlschlaguntersuchungen gehen allerdings die Entwicklungsreihen nicht weit genug, um genauere Schlüsse auf Zwischen- und Schlusswälder ziehen zu können. Dies gilt auch noch für die eigene Untersuchungsreihe über 43 Jahre. Ein breit angelegter Vergleich von Primär- und Sekundärsukzessionen in Mitteleuropa bei PRACH et al. (2014) ergab, dass nach etwa 25 Jahren ein Gehölzstadium mit etwa gleich bleibender Artenkombination erreicht wird. Unsere Zwischenwälder erreichten diese Phase nach 25 bzw. 32 Jahren.

Theorien und Modelle der Sukzessionsforschung

Jeder Pflanzenbestand ist in ständiger Dynamik, was schon sehr früh bei Vegetationskundlern Aufmerksamkeit erregte und zu mancherlei Theorien und Modellen geführt hat (s. Übersicht in DIERSCHKE 1994). Auch für die eigenen Ergebnisse lassen sich verschiedene allgemeiner gültige Vorgänge und Ausprägungen erkennen. So zeigen die nahe beieinander liegenden Flächen F1 und F2, dass es kaum zwei Sukzessionsreihen gibt, die in struktureller und floristischer Hinsicht annähernd gleich sind (FISCHER et al. 2013). Eher gibt es Merkmale und Eigenschaften, die in bestimmten Entwicklungsschritten Gemeinsamkeiten aufweisen.

Die sekundär progressive Sukzession auf Kahlschlägen ist Teil einer bei Waldregenerationen ablaufenden **zyklischen Sukzession**, allerdings eher ein Sonderfall auf besonders großen und sehr stark gestörten Flächen, während bei kleineren Störungen vor allem in Naturwäldern eine Lückendynamik mit meist kurzgeschlossenen Regenerationszyklen auftritt. Andersherum gesehen lässt die Kahlschlagsukzession gewissermaßen entzerrt Vorgänge und Vegetationsausprägungen erkennen, die sonst eher sehr rasch oder nur kleinflächig eingestreut zu finden sind. Bewährt hat sich seit langem die Gliederung einer Sukzessionsserie in

Entwicklungsstadien und -phasen. Allerdings ist die meist gleitende Entwicklung schwer typisierbar und eher ein Kompromiss zur anschaulichen Darstellung. In unserem Fall war z. B. die Grenze zwischen Pionier- und Gebüschstadium bei zunehmender Dominanz der *Rubi* etwas willkürlich, auch die Festlegung des Gebüschstadiums bis zur Wuchshöhe der Jungbäume von 5 m. Die allgemeinere Abfolge Krautiges Pionierstadium – Gebüschstadium – Waldstadium entspricht aber vielen in der Literatur auffindbaren Fällen (s. auch Kap. 5.1).

Auch das **Modell floristischer Abfolgen** von EGLER (1954; s. auch DIERSCHKE 1994) der anfänglichen Artenkombination bzw. des gemeinsamen Starts (initial floristic composition) ist für unsere Flächen diskutierbar. Sehr viele Arten der späteren Phasen, auch echte Waldpflanzen, waren bereits im Pionierstadium vorhanden. Aber auch das Prinzip der floristischen Ablösung (relay floristics), wo die Pionierarten erst den Standort für Folgearten schaffen, ist in gewisser Weise bei der Kahlschlagsukzession gegeben, indem z. B. die Beschattung der Gehölze im Unterwuchs die Konkurrenz lichtliebender Arten ausschaltet oder das Aufwachsen von *Fagus sylvatica* erleichtert.

Typisch für Sekundärsukzessionen ist auch eine bestimmte Abfolge vorherrschender **Lebensformen**. Kurzlebige Therophyten spielten allerdings in unseren Flächen nur eine untergeordnete Rolle. Es dominierten von Beginn an ausdauernde Hemikryptophyten, zusammen mit Geophyten und Chamaephyten, die später von Phanerophyten überwachsen wurden (s. Spektren in DIERSCHKE 1988), gewissermaßen eine Abfolge der soziologischen Progression von einfach zu komplex strukturierten Beständen (s. auch SCHMIDT 1993, WILMANNS et al. 1998, DÖLLE & SCHMIDT 2007, DÖLLE et al. 2008).

Auch die **Strategietypen** nach GRIME (1979) werden verschiedentlich verglichen (z. B. DÖLLE et al. 2008). Die im Pionierstadium herrschenden konkurrenzstarken Ruderalstrategen (CR-Typ) nehmen später rasch ab. Stresstolerante, gutwüchsige Arten (CS) sind vor allem im schattigen Unterwuchs der Gehölzstadien zu finden (s. R → CS-Sukzession bei GRIME 1979). Nach Vorstellungen der r- und K-Strategie herrschen zu Beginn typische r-Strategen wie z. B. *Cirsium arvense* oder *Epilobium angustifolium*, mit zahlreichen kleinen, gut flugfähigen, oft auch langlebigen Diasporen, abgelöst von K-Strategen mit wenigen schweren, kurzlebigen Samen, wie sie viele Waldpflanzen repräsentieren. Typische Gegenspieler bei den Gehölzen sind z. B. *Betula pendula* und *Fagus sylvatica*.

Neuerdings werden auch **Artengruppen unterschiedlicher Waldbindung** nach SCHMIDT et al. (2011) zum Vergleich herangezogen (z. B. DÖLLE & SCHMIDT 2007), die in unserer Auswertung eine bevorzugte Rolle spielen. Für die Krautschicht ist der Wandel im Sukzessionsverlauf vor allem durch den abnehmenden Lichtgenuss bedingt, wie vor allem die Abnahme der Offenland- und Lichtungs-Arten (O, WL) gut erkennen lässt. Etwas später verschwanden auch die Wald/Offenland-Arten (WO), und die reinen Waldpflanzen (W) blieben übrig (s. Tab. 3, Abb.5). Damit einher ging eine Abnahme der Artenzahl von anfangs über 75 auf bis unter 30.

Syntaxonomische Einordnung der Stadien und Phasen

Die Einordnung unsere Stadien und Phasen in bestimmte Syntaxa ist schwierig. Denn insgesamt setzt sich die Schlagvegetation aus Elementen verschiedener Vegetationsklassen zusammen. So nennen WILMANNS et al. (1998) für untersuchte Buchenwaldschläge Vertreter aus 17 Vegetationsklassen. Auch die Spektren der soziologischen Artengruppen unserer Flächen (DIERSCHKE 1988) zeigen ein Gemisch verschiedener Vegetationsklassen, in denen sich aber nach etwa 5 Jahren, also in der *Rubus*-Phase, wieder die Arten der *Querco-Fagetea* nach Zahl und Menge durchzusetzen begannen.

Für die eigenen Ergebnisse eignet sich zum syntaxonomischen Vergleich vor allem OBERDORFER (1973), wo verschiedene Sukzessionswege der Kahlschläge vom Pionierstadium bis zum Vorwald als Gesellschaften der *Epilobietea angustifolii* zusammengestellt sind. Dieser weist darauf hin, dass vor allem das schnelllebige Anfangsstadium von Ort zu Ort sehr variabel ist, was eine Klassifikation erschwert (s. auch PIOTROWSKA 1978, RATÝNSKA & SZWED 1991). Unser Krautiges Pionierstadium zeigt dies bereits auf kurze Entfernung von F1 und F2. In beiden Flächen waren aber mit *Arctium nemorosum*, *Atropa bella-donna*, *Carex pairae*, *Epilobium angustifolium*, *Fragaria vesca*, *Hypericum hirsutum*, in F1 auch *Digitalis purpurea* und *Gnaphalium sylvaticum*, Arten der *Epilobietea angustifolii* vorhanden. Auch die hohen Distelherden sind bezeichnend. *Cirsium vulgare* wird sogar gelegentlich als f. s*ylvaticum* dieser Klasse zugerechnet (OBERDORFER 1994). Damit ist die Einordnung zum *Epilobio-Atropetum bellae-donnae* (nach RENNWALD 2000) möglich.

Möglich ist auch die Einordnung unserer *Rubus*-Phase des Gebüschstadiums. Bei Dominanz von *Rubus idaeus*, begleitet von *Rubus rudis* und den meisten oben genannten *Epilobietea*-Arten, könnten die Bestände dem weit verbreiteten und variablen *Rubetum idaei* von OBERDORFER (1973) zugeordnet werden. Nachdem Gehölze heute stärker von krautigen Gesellschaften abgetrennt werden, gibt es Möglichkeiten verschiedener Brombeer-Assoziationen. So entsprechen unsere Bestände dem *Sambuco racemosae-Rubetum rudis* bei WEBER (1999), wenn auch *Sambucus racemosa* bei uns nur vereinzelt vorkommt. Junge Waldstadien und -phasen werden dagegen syntaxonomisch eher vernachlässigt, nur als noch unausgeglichene Durchgangsbestände gesehen. Auch bei uns lassen sie sich nicht klar einordnen. F1 gehört heute noch nicht zum zu erwartenden *Galio odorati-Fagetum*, und der Eschenjungwald auf F2 ist noch weniger irgendwo zuordenbar. – Insgesamt sei aber gesagt, dass syntaxonomische Betrachtungen bei Sukzessionsanalysen bestenfalls eine randliche Frage darstellen.

6. Ausblick

Der natürliche Regenerationszyklus unserer Buchenwälder ist in groben Zügen schon länger bekannt. Vor allem die seit einigen Jahrzehnten verstärkte Naturwaldforschung auf Dauerflächen hat vertiefte Einblicke in die komplexe Dynamik gebracht, insbesondere in die beginnende Regeneration nach katastrophalen Störungen und Zerstörungen durch Stürme. Kahlschläge können vor allem für Pioniersituationen zeitlich entzerrte Sukzessionsvorgänge dokumentieren und so zur Kenntnis der Waldregeneration beitragen. Für den gesamten, über Jahrhunderte ablaufenden Zyklus gibt es hingegen bisher keine direkt festgestellten Sukzessionsdaten. Hier wird man noch lange auf den Vergleich nebeneinander vorkommender Entwicklungsphasen angewiesen sein. Vielleicht kann auch hier die Naturwaldforschung bei langem Atem nach mehreren Generationen von Bearbeitern neue Gesichtspunkte ergeben.

Danksagung

Für fruchtbare Diskussionen, wertvolle Ratschläge und Literaturbeschaffung danke ich Wolfgang Schmidt, für die Bestimmung einer Brombeer-Probe Heinrich E. Weber. Auch der Editorin und den Gutachtern bin ich für Vorschläge zur Verbesserung des Manuskriptes dankbar. Bernd Raufeisen danke ich für die Anfertigung einer Abbildung.

Beilagen und Anhänge

Beilage 1. Tabelle 1. Dauerfläche F1 (1971 - 2013). Absolute Stetigkeit/Deckungsgrad-Median.

Supplement 1. Table 1. Permanent plot F1 (1971 - 2013). Absolute constancy/median of coverage degree

Beilage 2. Tabelle 2. Dauerfläche F2 (1971 - 2013). Absolute Stetigkeit/Deckungsgrad-Median.

Supplement 2. Table 2. Permanent plot F2 (1971 - 2013). Absolute constancy/median of coverage degree.

Literatur

APFFELSTAEDT, F. & BERNHARDT, K.-G. (1996): Vegetations- und populationsbiologische Untersuchungen zur Dynamik von Naturwaldzellen und Windwurfflächen in Nordrhein-Westfalen. – Tuexenia 16: 43–63.

BECHER, R. (1963): Entwicklungs-Möglichkeiten der Wald-Vegetation nach Einwirkung bestimmter experimenteller Beeinflussungen und wirtschaftlicher Maßnahmen am Beispiel von Beständen im Bergischen Land (Rheinisches Schiefergebirge). – Geobot. Mitt. 19: 1– 241.

BUTTLER, K.P. & HAND, R. (2008): Liste der Gefäßpflanzen Deutschlands. – Kochia Beih. 1: 1–107.

DIERSCHKE, H. (1978): Vegetationsentwicklung auf Kahlschlägen verschiedener Laubwälder bei Göttingen. I. Dauerflächen-Untersuchungen 1971–1977. – Phytocoenosis 7: 29–42.

DIERSCHKE, H. (1988): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. – Tuexenia 8: 307–326.

DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 1: 107–147.

DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart: 683 pp.

DIERSCHKE, H. (2013): Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald. Veränderungen in einem Großtransekt 1981–2011. – Tuexenia 33: 49–92.

DÖLLE, M., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., PARTH, A. & SCHMIDT, W. (2008): Changes in life history trait composition during undisturbed old-field succession. – Flora 203: 508–522.

DÖLLE, M. & SCHMIDT, W. (2007): Changes in plant species diversity during thirty-six years of undisturbed old-field succession. – Allg. Forst Jagd Z. 178: 225–232.

DÖLLE, M. & SCHMIDT, W. (2009a): The relationship between soil seed bank, above-ground vegetation and disturbance intensity on old-field successional permanent plots. – Appl. Veg. Sci. 12: 415–428.

DÖLLE, M. & SCHMIDT, W. (2009b): Impact of tree species on nutrient and light availability: evidence from a permanent plot study of old-field succession. – Plant Ecol. 203: 273–287.

EBRECHT, L. & SCHMIDT, W. (2008): Bedeutung der Bodensamenbank und des Diasporentransports durch Forstmaschinen für die Entwicklung der Vegetation auf Rückegassen. – Forstarchiv 79: 91–105.

EGLER, F.E. (1954): Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. – Vegetatio 4: 412–417.

ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1333 pp.

FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Die Bedeutung von Samenbank und Samenniederschlag für die Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen in Wald- und Grünlandgesellschaften. – Diss. Bot. 110: 1–234.

FISCHER, A. & FISCHER, H.S. (2009): 25 Jahre Vegetationsentwicklung nach Sturmwurf. Eine Dauerbeobachtungsstudie im Bayerischen Wald. – Forstarchiv 80: 163–172.

FISCHER, A., MARSHALL, P. & CAMP, A. (2013): Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future development. – Biodivers. Conserv. 22: 863–898.

GLAVAC, V. & KOENIES, H. (1978): Mineralstickstoff-Gehalte und N-Nettomineralisation im Boden eines Fichtenforstes und seines Kahlschlages während der Vegetationsperiode 1977. – Oecol. Plant. 13: 207–218.

GREGOR, T. & SEIDLING, W. (1997): 50 Jahre Vegetationsentwicklung auf einer Schlagfläche im osthessischen Bergland. – Forstwiss. Centralblatt 116: 216–231.
GREGOR, T. & SEIDLING, W. (1998): 50jährige Sukzession auf einer Schlagfläche im osthessischen Bergland – Folgerungen für den Naturschutz. – Schriftenr. Landschaftspfl. Natursch. 58: 291–301.
GRIME, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. – Wiley, London: 222 pp.
HALASTRA, G. & NOWAK, M. (1983): Etapy sukcesji roślinności zrębach leśnych na siedliskach grądu w północnej części Puszczy Niepołomickiej koło Krakowa (Successional stages of vegetation on clearings in *Tilio-Carpinetum* habitats in the northern part of Niepołomice Forest near Cracow) [in Polnisch]. – Prace Bot. 11: 143–162.
HEINRICHS, S. & SCHMIDT, W. (2013): Windwurf und Eisbruch im Buchenwald: Eine Chance für Eiche und andere Baumarten? Ergebnisse aus vier Naturwaldreservaten. – Forstarchiv 84: 181–197.
HEINRICHS, S., SCHULTE, U. & SCHMIDT, W. (2012): Eisbruch im Buchenwald – Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen). – Tuexenia 32: 7–29.
KIMMEL, U. (1965): Das Verhalten von einigen mehrjährigen höheren Pflanzen bei der Keimung und bei Sukzession. – Diss. Univ. Gießen: 76 pp.
KNAPP, H.D. & JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. – Schriftenr. Vegetationskd. 21: 21–54.
KOMPA, T. (2004): Die Initialphase der Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchen-Wäldern auf Zechstein- und Buntsandstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Diss. Univ. Göttingen: 190 pp.
KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2001): Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchenwäldern des südwestlichen Harzvorlandes. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 13: 251–255.
KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2005): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Zechstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Hercynia N.F. 38: 233–261.
KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2006): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan. – Forstarchiv 77: 3–19.
KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. Dokumentation unterschiedlicher taxonomischer Auffassungen. – Schriftenr. Vegetationskd. 34: 1–519.
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.
MÄRKL, G. & EGLSEER, C. (2001): Verjüngungs- und Vegetationsentwicklung in Sturmwurf-Bannwäldern 1993 bis 1998/99. – Ber. Freiburger Forstl. Forsch. 32: 61–205.
MARKOWSKI, R. (1982): Sukcesja wtórna roślinności na porębach lasów liściastych (Secondary succession of vegetation on clear cuttings in deciduous forests) [in Polnisch]. – Poznań. Towar. Przyj. Nauk, Wydz. Mat.-Przyr., Prace Kom. Biol. 61: 1–77.
OBERDORFER, E. (1973): Die Gliederung der *Epilobietea angustifolii*-Gesellschaften am Beispiel süddeutscher Vegetationsaufnahmen. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 19: 235–253.
OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1050 pp.
OTTO, H.-J. (1994): Waldökologie. – Ulmer, Stuttgart: 391 pp.
PASSARGE, H. (1970): Zur Kenntnis der Vegetationsfolge nach Kahlschlag, eine Voraussetzung für die rationelle Unkrautbekämpfung. – Archiv Forstwes. 19: 269–276.
PASSARGE, H. (1984): Mitteleuropäische Waldschlagrasen. – Folia Geobot. Phytotax. 19: 337–380.
PIOTROWSKA, H. (1978): Zu methodischen Problemen der Sukzessionsuntersuchung auf Dauerflächen (Erfahrungsbericht). – Phytocoenosis 7: 177–189.
PRACH, K., ŘEHOUNKOVÁ, K., LENCOVÁ, K., JÍROVÁ, A., KONVALINKOVÁ, P., MUDRÁK, O., ŠTUDENT, V., VANĚČEK, Z., TICHÝ, L., PETŘIK, P., ŠMILAUER, P. & PYŠEK, P. (2014): Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europa: the direction of succession and species richness across 19 seres. – Appl. Veg. Sci. 17: 193–200.
RATÝNSKA, H. & SZWED, W. (1991): Clearing communities in the Wielkopolska region (mid-western Poland) and a study of forest regeneration. – Vegetatio 96: 1–13.
REBELE, F. (2013): Differential succession towards woodland along a nutrient gradient. – Appl. Veg. Sci. 16: 365–378.

RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands mit Synonymen und Formationseinteilung. – Schriftenr. Vegetationskd. 35: 89 – 799.

RÖHRIG, E., BARTSCH, N. & LÜPKE, B. VON (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. 7. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 479 pp.

RUNGE, F. (1993): Änderungen der Flora eines Buchenwald-Kahlschlags im Laufe von sieben Jahren. – Tuexenia 13: 71–73.

SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. – Ulmer, Stuttgart: 447 pp.

SCHMIDT, M., EWALD, J., KRIEBITZSCH, W.-U., HEINKEN, T., SCHMIDT, W., ABS, C., BERGMEIER, E., BRAND, J., CULMSEE, H., DENNER, M., DIEKMANN, M., DIERSCHKE, H., EBRECHT, L., ELLENBERG, H., FISCHER, A., FRIEDEL, A., GOLISCH. A., HÄRDTLE, W., KOLB, A., LIPPERT, W., PEPPLER-LISBACH, C., MAST, R., MAYER, A., MICHIELS, H.-G., OHEIM, G. VON, POPPENDIECK, H.-H., REIF, A., RIEDEL, W., SCHEUERER, M., SCHMIDT, P.A., SCHUBERT, R., SEIDLING, W., SPANGENBERG, A., STORCH, M., STÖCKER, G., STOHR, G., THIEL, H., URBAN, R., WAGNER, A., WAGNER, I., WECKESSER, M., WESTPHAL, C.D., WULF, M., ZACHARIAS, D. & ZERBE, S. (2011): Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – BfN-Skripten 299: 53–74.

SCHMIDT, W. (1993): Sukzession und Sukzessionslenkung auf Brachäckern. Neue Ergebnisse aus einem Dauerflächenversuch. –Scripta Geobot. 20: 65–104.

SCHMIDT, W. (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. – Forstwiss. Cbl . 116: 207– 217.

SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2012): 13 Jahre nach dem Sturm. Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen). – Hercynia N.F. 45: 81–110.

SLAVÍK, B., SLAVÍKOVÁ, J. & JENÍK, J. (1957): Ekologie kotlikové obnovy smíšeného lesa (Ökologie der gruppenweisen Verjüngung eines Mischbestandes) [in Tschechisch]. – Rozpr. Česk. Akad. Věd, Řada Mat. Přírodn. Věd 67: 1–155.

SOKOŁOWSKI, A.W. (1991): Wpływ wżytkowania rębnego na skład gatunkowy zbiorowisk lésnych w puszczy Bialowieskiej (Influence of final cutting on species in Bialowieza primeval forest) [in Polnisch]. – Prace Inst. Badawcz. Lesnictwa 712: 42 pp.

THOMPSON, K., BAKKER, J.P. & BEKKER, R.M. (1997): The soil seed banks of North West Europe. Methodology, density and longevity. – Cambridge University Press, New York: 276 pp.

WEBER, H.E. (1981): Kritische Gattungen als Problem für die Syntaxonomie der *Rhamno-Prunetea* in Mitteleuropa. – In: DIERSCHKE, H. (Red.): Syntaxonomie. Ber. Int. Sympos. Int. Ver. Vegetationskd. Rinteln 1980: 477–496.

WEBER, H.E. (1999): *Rhamno-Prunetea*. Schlehen- und Traubenholunder-Gebüsche. – Synopsis Pflanzenges. Deutschl. 5: 1–108.

WERNER, D.J., DRAHTS, M., WALLOSSEK, C. & WÜRZ, A. (1989): Dauerquadratuntersuchungen über vier Vegetationsperioden auf einer Kalkbuchenwaldschlagfläche im Strundetal (Bergisch Gladbach). – Verh. Ges. Ökol. 17: 341–346.

WILMANNS, O., BAUER, E.-M., GOETZE, D., HERMANN-NITTRITZ, B., KOLLMANN, J., STAUB, F. & WOTKE, S.A. (1998): Populationsbiologische Studien auf Sturmwurf- und Kahlschlagflächen. – In: FISCHER, A. (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf: 130–145. ecomed, Landsberg.

ZÜGE, J. (1986): Wachstumsdynamik eines Buchenwaldes auf Kalkgestein – mit besonderer Berücksichtigung der interspezifischen Konkurrenzverhältnisse. – Diss. Univ. Göttingen: 312 pp.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: NS_34

Autor(en)/Author(s): Dierschke Hartmut

Artikel/Article: Sekundärsukzession auf Kahlschlagflächen eines Buchenwaldes. Dauerflächenuntersuchungen 1971-2013 107-130