Tuexenia 32: 7–29. Göttingen 2012.

Eisbruch im Buchenwald – Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen)

– Steffi Heinrichs, Uta Schulte, Wolfgang Schmidt –

Zusammenfassung

Am 1. Dezember 1988 führte ein Eisbruch zu erheblichen Auflichtungen in Buchenwäldern Ostwestfalens. Am Osthang eines Kalkbuchenwaldes am Ochsenberg (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen) wurden in einer Naturwaldzelle (NWZ) zwei Dauerprobeflächen (davon eine gezäunt) als sogenannte Kernflächen ausgepflockt, um Erkenntnisse über die natürliche Regeneration dieses Bestandes nach dem Eisbruch zu gewinnen. Neben dem Baumbestand (1989, 1999, 2009) wurden in beiden Kernflächen die Gehölzverjüngung (1989, 1993, 1997, 2011) und die Vegetation (1989, 1993, 1994, 2011) wiederholt aufgenommen. Ein Vergleich der vorliegenden Vegetations- und Verjüngungsaufnahmen zeigte nach dem Eisbruch zunächst die Etablierung einer *Urtica-Rubus*-Krautflur, die von den verbesserten Licht- und Nährstoffbedingungen profitierte. Arten des geschlossenen Waldes wurden von den Störungen kaum beeinträchtigt. Sie persistierten in vom Eisbruch unversehrten Bereichen, im Schutz von Totholzstrukturen und der aufkommenden Verjüngung. 20 Jahre nach dem Eisbruch hatte sich die Baumschicht regeneriert. Anfänglich deutliche erkennbare Unterschiede in der Artenzusammensetzung zwischen verschiedenen Kleinstandorten am Hang (Ober-, Mittel- und Unterhang) und Zäunungsvarianten (mit und ohne Zäunung) verringerten sich. Insbesondere die abnehmende Lichtverfügbarkeit führte zu einem erheblichen Rückgang der lichtliebenden Störzeiger und zu einer generellen Verringerung der Krautschichtdeckung. Konstante Deckungsgrade wiesen lediglich die Frühjahrsgeophyten *Allium ursinum* und *Cardamine bulbifera* auf, die vom dunkleren und feuchteren Mikroklima im sich regenerierenden Wald profitierten.

Pionierbaumarten konnten sich nach der Störung nur geringfügig etablieren, da die Verjüngung stets von der Buche dominiert wurde. Dazu trugen umgestürzte Buchen bei, die neu austrieben, besonders aber die Eckernsaat der verbliebenen Altbuchen, in deren Schutz sich die meisten Jungbuchen entwickelten. Aufgrund der geringen Lichtverfügbarkeit in den heutigen Beständen verjüngt sich aber selbst die schattentolerante Buche nicht mehr.

Die vorliegende Untersuchung dokumentiert die schnelle Regenerationsfähigkeit des Kalkbuchenwaldes auch nach großflächiger Störung. Die Wälder des Eggegebirges sind aufgrund der Luvlage und hoher Niederschläge anfällig für Schnee- und Eisbruch, so dass auch in der NWZ Ochsenberg mit weiteren Störungen zu rechnen ist. Eine regelmäßige wald- und vegetationskundliche Aufnahme der Kernflächen und eine Erweiterung der Dauerflächenuntersuchungen auf die gesamte NWZ Ochsenberg sind daher empfehlenswert, um zukünftige Störungen und unterschiedliche Sukzessionsstadien erfassen zu können. In Kombination mit Daten aus anderen Naturwaldreservaten können die Ergebnisse aus der NWZ Ochsenberg dabei helfen, natürliche Entwicklungsprozesse nach großflächigen Störungen zu analysieren und Rückschlüsse auf eine naturnahe Bewirtschaftung von Buchenwäldern zu ziehen.

Abstract: Ice break within a beech forest – Investigations on vegetation dynamics in the strict forest reserve “Ochsenberg” (Eggegebirge/North Rhine-Westphalia)

Abstract: On December 1st 1988 an ice break caused severe disturbances in beech forests of eastern Westphalia. Within the strict forest reserve Ochsenberg (Eggegebirge/North Rhine-Westphalia) two permanent plots (fenced and unfenced core areas) were established on an eastern slope covered with beech forest on limestone, to document the natural forest regeneration after the ice break. The tree population (1989, 1999, 2009), the tree regeneration (1989, 1993, 1997, 2011), and the understorey vegetation (1989, 1993, 1994, 2011) were repeatedly recorded. A comparison of earlier and current data showed an establishment of *Urtica dioica* and *Rubus idaeus* in the first years after the ice break. These species benefitted from improved light and nutrient conditions. Species typical for closed forests were nearly unaffected by the disturbance. They persisted under remaining old beech trees, within dead wood structures, and beneath establishing natural regeneration.

20 years after the ice break the tree layer has regenerated. The differences in vegetation composition depending on slope position (upper, middle and lower slope) and fencing variants (fenced and unfenced) that were detected in former investigations decreased. Especially the reduced light availability led to a decline in light-demanding disturbance indicators and in the coverage of the herb layer in general. Only the spring geophytes *Allium ursinum* and *Cardamine bulbifera* were recorded with constant cover values. They benefitted from a darker and moister microclimate within the regenerated forest. Pioneer tree species established rarely after disturbance, as beech dominated the natural regeneration at all times. This beech regeneration consisted of re-sprouting of overthrown beeches, but especially of seedlings from nuts produced by remaining old beech trees, which offered shelter for the developing seedlings as well. Due to the low light availability, a current regeneration of shade-tolerant beech was not observed.
The present analysis documents the great regeneration ability of beech forests on limestone after large-scale disturbance. Due to the windward position and the high precipitation in the Eggegebirge, the local forests are susceptible to ice and snow break. Further disturbance within the strict forest reserve Ochsenberg is likely. Thus, we recommend a regular record of forest and vegetation data within the core area and the additional establishment of permanent plots across the whole forest reserve to be able to document future disturbance and different successional communities. In combination with data from other strict forest reserves the results can be useful in analyzing natural regeneration processes after large-scale disturbance. Furthermore conclusions for a close-to-nature forestry can be drawn.

Keywords: forest succession, disturbance, Ellenberg indicator values, permanent plots, tree regeneration.

1. Einleitung

Großflächige Störungen sind von großer Bedeutung für die Verjüngungsdynamik in Waldökosystemen (Korpel 1995, Ulanova 2000). Feuer, Windwurf, Eisbruch oder Insektenkalamitäten sorgen auch ohne menschliches Wirken für ein Nebeneinander verschiedener Waldentwicklungsphasen und erhöhen damit die Artenvielfalt und die Stabilität in Waldlandschaften (Lässig & Motschalow 2000). In Buchenurwäldern, wie sie z. T. noch in den Karpaten zu finden sind, treten großflächige Störungen jedoch nur selten auf (Korpel 1995, Drößler & Lüpke 2005). Diese Urwälder sind eher durch das Entstehen kleiner Lücken nach dem Absterben einzelner Altbäume geprägt, die sich nur selten flächig aufweiten (Knapp & Jeschke 1991, Tabaku & Meyer 1999, Meyer et al. 2003). Dementsprechend orientiert sich auch der naturnahe Waldbau mit seinen Ernte- und Verjüngungsverfahren wie etwa der Zielstärkennutzung an diesem kleinflächigen Störungsregime (Röhrig et al. 2006).

Mit dem Klimawandel sind jedoch vermehrt Extremereignisse zu erwarten (Lindner et al. 2009), die auch in Buchenwäldern verstärkt zu großflächigen Störungen führen können. Bereits in der Vergangenheit haben Orkane zu großflächigem Windwurf geführt. Überregionale Stürme wie „Vivian“ (1990), „Wiebke“ (1990), „Lothar“ (1999), „Kyrill“ (2007) und „Emma“ (2008) verwüsteten in weiten Teilen Mitteleuropas zwar vorrangig standortsfremde Nadelwälder, verschonten aber auch naturnah bewirtschaftete Buchenwälder nicht (Winterhoff et al. 1995, Fischer 1998, Willig 2002). Nur lokal auftretende Stürme, wie z. B. bei einem Sommergewitter 1997 im südwestlichen Harzvorland, können ebenfalls zu großflächigen Lücken und Flächenwurf in Buchenwäldern führen (Kompa 2004).

Die Kenntnisse über die langfristige, ungestörte natürliche Regeneration der Buchenwälder sind begrenzt, da die forstlichen Schäden in der Regel durch Räumung und Anpflanzung schnell behoben werden (Schmidt 1998, Kompa 2004). Allein in den nutzungsfreien Kernzonen von Nationalparken und in Naturwaldreservaten können natürliche Prozesse ohne Einfluss des Menschen ablaufen.

Zu den längsten vegetationsökologischen Dauerflächenuntersuchungen auf Windwurfflächen zählt ein naturnaher Fichtenwald im Nationalpark Bayerischer Wald, von dem die Sukzession über ein Vierteljahrhundert auf geräumten und belassenen Flächen vergleichend untersucht wurde (Fischer & Fischer 2009, 2012). Aus Buchen-Naturwaldreservaten existieren langfristige Untersuchungen von Apffelstaedt & Bernhardt (1996) nach einem Windwurf in den 1970er Jahren in der Naturwaldzelle Ostenberg, dem östlichen Ausläufer der Stemwehder Berge (NRW) und von Sayer & Reif (1998) und Willig (2002) aus Baden-Württemberg und Hessen, wo nach den Stürmen „Vivian“ und „Wiebke“ die Entwicklung

im ersten Jahrzehnt nach dem Windwurf intensiver dokumentiert wurde. Die Zahl langfristiger Arbeiten über großflächige Störungen insbesondere von Buchenwäldern ist damit immer noch gering und überschaubar.

Ein Eisbruch im Dezember 1988 im Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen bot die Möglichkeit, einen Beitrag zum Schließen dieser Lücke zu liefern. Das Land Nordrhein-Westfalen richtete in einem vom Eisbruch stark betroffenen Buchenwald die Naturwaldzelle Ochsenberg mit zwei fest verpflockten Dauerflächen ein, die im Zeitraum 1989 bis 1994 vegetationskundlich erfasst wurden. Eine erneute Aufnahme von Vegetation und Verjüngung im Jahre 2011 bot die Möglichkeit, den bisherigen Sukzessionsverlauf und die Regenerationsfähigkeit dieses Buchenwaldes zu analysieren. Im Einzelnen sollten folgende Fragen geklärt werden: 1. Wie haben sich Deckungsgrade und Artenzahlen der Vegetationsschichten nach dem Eisbruch entwickelt? 2. Wie veränderte sich die Artenzusammensetzung nach der Störung unter Berücksichtigung veränderter Standortbedingungen und verschiedener Artengruppen (typischer Waldarten und Lebensformen)? 3. Führte die Störung zur Entwicklung einer arten- und individuenreichen Verjüngung mit einem Vorwaldstadium?

2. Untersuchungsgebiet und Lage der Untersuchungsflächen

Die 18,6 ha große Naturwaldzelle (NWZ) Ochsenberg befindet sich im Eggegebirge (nordöstliches Nordrhein-Westfalen) ca. 2 km nordwestlich von Altenbeken (Abb. 1; MTB 4219/2; Rechtswert: 3495047; Hochwert: 5738960; Landkreis Paderborn) in einer Höhenlage

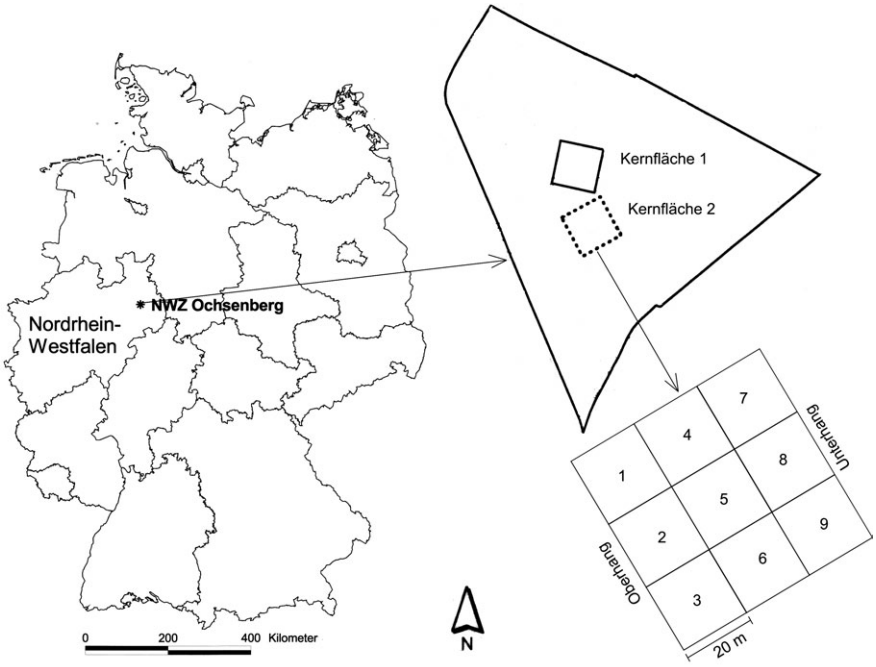

Abb. 1: Lage der NWZ Ochsenberg im nordöstlichen Nordrhein-Westfalen (linke Abbildung), die Umrisse der NWZ mit zwei Kernflächen im Zentrum (oben rechts) und die Darstellung einer Kernfläche, unterteilt in neun Teilflächen (unten rechts). Die Teilflächen 1 bis 3 befinden sich am Oberhang, die Teilflächen 7 bis 9 am Unterhang.

Fig. 1: Location of the strict forest reserve Ochsenberg in the northeastern North Rhine-Westphalia (left), the shape of the reserve with two core areas in the center (upper right) and a detail of one core area separated into nine subplots (bottom right). The subplots 1 to 3 represent the upper slope, the subplots 7 to 9 the lower slope.

von 270 bis 370 m (SCHULTE & SCHEIBLE 2005). Sie wurde 1989 nach einem Eisbruch eingerichtet. Der Eisbruch ereignete sich am 1. Dezember 1988 aufgrund einer extremen Wetterlage mit Eisregen und starkem Ostwind. Im Eggegebirge war eine Gesamtfläche von 300 km² betroffen, auf der es zu einzelstammweisen bis flächenhaften Ast-, Kronen- und Stammbrüchen, aber auch zum Wurf einzelner Bäume oder ganzer Bestände kam. Am stärksten betroffen waren stark geneigte Osthänge in Höhenlagen zwischen 270 und 360 m, wohingegen west-exponierte Hänge fast gänzlich unberührt blieben. Flächenhafte Würfe traten meist an Hängen auf, die mit Reinbeständen von mehr als 80 Jahre alten Buchen bestockt waren (KUHL & NORRA 1992).

An einem stark vom Eisbruch betroffenen Osthang der NWZ Ochsenberg mit ca. 150jährigen Altbuchen wurden zwei 1 ha große Probeflächen zur dauerhaften, intensiven Beobachtung eingerichtet. Diese Probeflächenanlage entspricht dem Kernflächenkonzept, welches im Naturwaldprogramm verschiedener Bundesländer (u. a. Nordrhein-Westfalen) Anwendung findet (MEYER et al. 2001). Die Kernfläche ist danach eine gutachterlich ausgewählte, ca. 1 ha große Fläche, die typische Standorte, Waldgesellschaften oder auch Entwicklungsstadien des unbewirtschafteten Naturwaldes repräsentieren soll. Gemäß diesem Konzept werden die beiden Probeflächen im Folgenden als Kernflächen bezeichnet. Kernfläche 1 ist nach Osten, Kernfläche 2 nach Nord-Osten exponiert (Abb. 1). Die Hangneigung beträgt zwischen 10 und 25°. Beide Kernflächen weisen verschiedene Kleinstandorte auf: Es gibt Bereiche mit intakten Altbuchen, die kaum vom Eisbruch betroffen waren (v. a. Oberhang der Kernfläche 2), sowie Bereiche, in denen sich umgestürzte Bäume und Totholz akkumulierten (v. a. die Mittel- und Unterhänge). Die Kernfläche 1 wurde darüber hinaus wilddicht gezäunt.

Naturräumlich liegt die NWZ im Wuchsgebiet Weserbergland mit dem Wuchsbezirk Egge. Dieser Wuchsbezirk wird durch den von Nord nach Süd verlaufenden Höhenzug des Eggegebirges geprägt, der nach Westen schwach geneigt ist und nach Osten steil abfällt. Es treten verschiedene geologische Ausgangssubstrate des Mesozoikums, stellenweise mit Lößüberlagerungen, auf (GAUER & ALDINGER 2005). Die NWZ wird von Fließerden über Kalkgesteinen der Oberkreide dominiert. Eine aktuelle Bodenkartierung (KOCH 2011) beschreibt für die Kernflächen an den oberen Hangkanten im Übergang zur Plateaulage sehr basenreiche Rendzinen. An Mittel- und Oberhang dominieren geringmächtige, basenreiche Braunerden. Die Unterhänge werden durch tonig-schluffige, mäßig basenhaltige kolluviale Ablagerungen mit Pseudogley-Parabraunerden geprägt. Der Hang weist eine schwache Staunässe in 30 bis 50 cm Bodentiefe auf.

Der Wuchsbezirk Egge zeichnet sich durch ein subatlantisch geprägtes, kühl-feuchtes Berglandklima aus, wobei die Luvlage stark erhöhte Niederschläge und eine erhöhte Eis- und Schneebruchgefahr bedingt. Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei 8,0 °C, die mittlere Temperatur der forstlichen Vegetationszeit (Mai bis September) bei 14,1 °C. Die mittlere jährliche Niederschlagssumme beträgt 988 mm, in der Vegetationszeit fallen im Durchschnitt 421 mm Niederschlag (GAUER & ALDINGER 2005).

Mit Ausnahme der Bachtäler und Auen herrschen im Wuchsbezirk Egge Buchenwälder verschiedener Ausprägungen (vom Hainsimsen-Buchenwald bis hin zum Seggen-Buchenwald) vor (GAUER & ALDINGER 2005). Für die Naturwaldzelle geben SCHULTE & SCHEIBLE (2005) den Waldmeister-Buchenwald (*Galio-Fagetum*) als natürliche Waldgesellschaft an, nach den aktuellen Vegetationsaufnahmen können die Kernflächen der Bärlauch-Ausprägung des submontanen Waldgersten-Buchenwaldes zugeordnet werden (*Hordelymo-Fagetum typicum, Allium*-Variante, DIERSCHKE 1989).

3. Methoden

3.1. Methoden der Erstaufnahme und aktuelle Vegetationsaufnahmen

Waldkundliche Untersuchungen mit Erfassungen des Baumbestandes (BHD ≥ 4 cm) fanden 1989, 1999 und 2009 statt. KAHLE et al. (1997) führten ertragskundliche Erfassungen und Kronenkartierungen 1989/90 durch und wiederholten diese 1997. Erste vegetationskundliche Erfassungen fanden 1989 und

1993 in beiden Kernflächen auf 100 m²-Unterflächen statt. Unter Berücksichtigung der Empfehlung von WOLF (1991), in Naturwaldzellen die Vegetation auf 400 m² großen Dauerflächen aufzunehmen, wurden die beiden Kernflächen im Frühjahr 1994 in je neun 400 m² (20 x 20 m) große Teilflächen unterteilt (Abb. 1). Diese bildeten ab 1994 die Grundlage für Vegetationsaufnahmen.
Aus dem Jahr 1994 standen Deckungsgrade der Baum-, Strauch-, Kraut- und Moosschicht zur Verfügung sowie Deckungsgrade einzelner Arten der Feldschicht ohne weitere Unterteilung in Strauch-, Kraut- oder Moosschicht. Die Aufnahme 2011 erfolgte im April (Aufnahme des Frühjahrsaspektes) und Juli (Aufnahme des Sommeraspektes). Es wurden ebenfalls die Deckungsgrade der verschiedenen Vegetationsschichten sowie die Deckungsgrade einzelner Arten innerhalb dieser Schichten erfasst. Die Baumschicht umfasste dabei alle Gehölze mit einer Wuchshöhe über 5 m, wobei 2011 zwischen der Baumschicht 1 (Bäume > 20 m) und der Baumschicht 2 (Bäume mit 5 bis 20 m Höhe) unterschieden wurde. Die Strauchschicht umfasste alle Gehölze von 0,5 bis 5 m, die Krautschicht alle nicht verholzenden Gefäßpflanzen sowie alle Gehölze unter 0,5 m. Von der Moosschicht wurden hier nur die bodenbewohnenden Moose (DIERSCHKE 1994) mit ihrem Gesamtdeckungsgrad berücksichtigt.

Die Deckungsgradschätzung der Arten erfolgte in Prozent (bis 5 %-Deckung auf 1 % genau, über 5 %-Deckung auf 5 % genau). Bei Arten mit Deckungsgraden < 1 % wurde zwischen + (mehrere Individuen) und r (ein, eher schwach ausgeprägtes Individuum) unterschieden. Für anschließende Auswertungen erfolgte eine Transformation dieser Kategorien in die Werte 0,5 % und 0,1 % (DIERSCHKE 1994).

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), die der Moose nach KOPERSKI et al. (2000).

3.2. Erfassung der Verjüngung

Die Verjüngung wurde in je einem 50 m²-Kreis innerhalb der 400 m²-Unterflächen aufgenommen. Die Kreise entsprechen mit ihrer Lage den Kreisen, in denen bereits 1997 die Verjüngung erfasst wurde. Innerhalb der Kreise wurde die Zahl der Verjüngungspflanzen nach Höhenklassen getrennt erfasst: 1 = < 50 cm; 2 = 50–100 cm; 3 = 100–300 cm; 4 = > 300 cm (BHD < 7 cm). Außerdem wurde für jede Pflanze notiert, ob der Seiten- und Terminaltrieb durch Schalenwild (insbesondere Rehwild) verbissen war.

3.3. Datenauswertungen

Zur Charakterisierung der floristischen Zusammensetzung der Kernflächen in der NWZ Ochsenberg in den Jahren 1994 und 2011 und zur Veranschaulichung der Veränderung über die Jahre wurde eine indirekte Ordination (DCA = Detrended Correspondence Analysis) durchgeführt. Datengrundlage waren die Deckungsgrade der Feldschicht (1994) bzw. summierte Deckungsgrade der Kraut- und Strauchschicht (2011). Die Deckungsgrade wurden zuvor einer arcsin-Wurzel-Transformation unterzogen.

Eine sog. MRPP = Multiple Response Permutation-Prozedur (basierend auf 999 Permutationen und Euklidischer Distanz) wurde angewendet, um einen Einfluss des Aufnahmejahres sowie der Zäunung und der Lage der Flächen am Hang (Oberhang, Mittelhang, Unterhang) auf die Anordnung im Ordinationsdiagramm zu ermitteln (MCCUNE & GRACE 2002). Ein Vergleich erfolgte zwischen den Aufnahmekollektiven 1994 und 2011 sowie innerhalb eines Jahres zwischen beiden Kernflächen (Kernfläche 1 gezäunt/Kernfläche 2 ungezäunt) und zwischen den Hangpositionen.

Ein Vergleich der Artenzahlen und Deckungsgrade der verschiedenen Vegetationsschichten zwischen den Aufnahmejahren sollte Diversitäts- und Strukturveränderungen verdeutlichen. Die standortsökologische Bedeutung einer Änderung im Arteninventar wurde mithilfe der Zeigerwerte nach Ellenberg (ELLENBERG et al. 2001) interpretiert. Mittlere Zeigerwerte, basierend auf reiner Artenpräsenz und gewichtet nach Artendeckung, wurden zwischen 1994 und 2011 verglichen und mit den Achsenwerten der DCA-Ordination korreliert. Es erfolgte außerdem eine Einteilung der Arten anhand ihrer Bindung an den Wald basierend auf den Waldartenlisten Deutschlands (SCHMIDT et al. 2011) und anhand der Lebensformen nach Raunkiaer (ELLENBERG et al. 2001). Absolute Artenzahlen sowie prozentuale Anteile der Artengruppen an der Gesamtartenzahl und der Gesamtdeckung wurden zwischen 1994 und 2011 verglichen. Gleiches erfolgte für die Deckungsgrade der häufigsten Arten (Arten mit einer relativen Stetigkeit > 25 % oder einer mittleren Deckung > 1 % in einer der beiden Kernflächen). Die Stetigkeit basiert dabei auf dem Vorkommen der Arten in den neun Teilflächen der Kernflächen. Die floristische Gemeinsamkeit der Vegetationsaufnahmen zwischen 1994 und 2011 wurde mit Hilfe des Soerensen-Index sowie des Index der prozentualen Ähnlichkeit bestimmt (Formeln zur Berechnung der Ähnlichkeitskoeffizienten siehe DIERSCHKE (1994)).

Signifikante Unterschiede zwischen den Jahren wurden für alle Parameter mit Hilfe des gepaarten T-Tests (bei normalverteilten Daten nach dem Shapiro-Wilk-Test) oder des Wilcoxon-Rangsummen-Tests (bei nicht normalverteilten Daten nach dem Shapiro-Wilk-Test) ermittelt. Alle Berechnungen mit Ausnahme der Ordination und der MRPP (R-software, package vegan) erfolgten mit dem Programm SigmaPlot 11.0 (Systat Software). Wenn nicht anderweitig erwähnt, gilt $p < 0{,}05$ als einheitliches Signifikanzniveau.

4. Ergebnisse

4.1. Floristische Ähnlichkeiten der Flächen zwischen 1994 und 2011

Eine indirekte Ordination der Vegetationsdaten (Kombination aus Strauch- und Krautschicht) aller aufgenommenen 400 m²-Unterflächen in den Jahren 1994 und 2011 ergab eine deutliche Auftrennung der Teilflächen nach Aufnahmejahr (1994/2011) entlang der 1. Ordinationsachse (Abb. 2). Auch die MRPP (Multi Response Permutation-Prozedur) zeigte einen signifikanten Unterschied der Achsenwerte der Flächen der beiden Aufnahmejahre ($A = 0{,}44$; $p = 0{,}001$).

Mit Hilfe der MRPP sollte außerdem ermittelt werden, ob kleinstandörtliche Unterschiede (Hangposition, Zäunung) einen Einfluss auf die Artenzusammensetzung haben, wobei die Jahre getrennt betrachtet wurden. Danach ergab sich für das Aufnahmejahr 1994 ein signifikanter Unterschied der Achsenwerte zwischen gezäunten und ungezäunten Flächen ($A = 0{,}12$; $p = 0{,}017$) sowie zwischen den Flächen unterschiedlicher Hanglage (Ober-, Mittel- und Unterhang; $A = 0{,}31$; $p = 0{,}001$). Im Ordinationsdiagramm liegen die gezäunten Flächen stärker im negativen Bereich der ersten Achse als die ungezäunten Flächen, die Flächen des Oberhangs ordneten sich im negativen Bereich der zweiten Achse an, während die Flächen des Unterhangs im positiven Bereich dieser Achse zu finden sind. Die Flächen des Mittelhangs liegen stets zwischen denen des Oberhangs und Unterhangs. Die Unterschiede zwischen Zäunungsvarianten ($A = 0{,}06$; $p = 0{,}059$) und Hangpositionen ($A = 0{,}14$; $p = 0{,}025$) waren 2011 schwächer und z. T. nicht mehr signifikant.

Der Soerensen-Ähnlichkeits-Index – basierend auf den vorkommenden Sippen zwischen 1994 und 2011 – ergab für die Kernfläche 1 eine floristische Gemeinsamkeit von 75 % und für die Kernfläche 2 von 68 %. Die prozentuale Ähnlichkeit – basierend auf dem Deckungsgrad der Sippen zwischen 1994 und 2011 – lag für beide Kernflächen bei 30 %.

4.2. Struktur und Diversität der Vegetationsschichten

Von 1994 bis 2011 nahm die Baumschichtdeckung (BS 1 und BS 2) deutlich zu, die Deckung der übrigen Vegetationsschichten aber ab (Abb. 3).

Strauch- und Krautschicht-Artenzahlen gingen von 1994 bis 2011 zurück. Besonders deutlich war dies in der Kernfläche 2, trotzdem war auch hier kein signifikanter Unterschied zwischen den Jahren festzustellen (Abb. 4).

4.3. Entwicklung der Zeigerwerte nach Ellenberg

Die Lichtzahl (ungewichtet und gewichtet) nahm in beiden Kernflächen deutlich ab (Tabelle 1), wohingegen die gewichtete Stickstoffzahl in der Kernfläche 2 deutlich zunahm. Weitere Veränderungen waren sehr gering und sind daher ökologisch nicht interpretierbar.

Eine Korrelation der mittleren Zeigerwerte mit den Achsenwerten der DCA- Ordination ergab den höchsten Korrelationskoeffizienten mit der 1. Achse für die Lichtzahl und mit der 2. Achse für die Feuchtezahl (Tabelle 2).

4.4. Entwicklung von Artengruppen und einzelner Arten

Ein Vergleich des Arteninventars 1994 und 2011 unter Berücksichtigung der Artenbindung an den Wald oder das Offenland ergab für beide Kernflächen eine Abnahme des Anteils von Generalisten (Arten mit Vorkommen in Wald und Offenland) an Artenzahl und Deckungsgrad (Abb. 5). In der Kernfläche 2 ging auch der relative Anteil von Verlichtungszeigern am Deckungsgrad signifikant zurück. Auch die absoluten Artenzahlen der Genera-

listen, Verlichtungszeiger und Offenland-Arten nahmen in beiden Kernfläche ab (Tabelle 3). Der Anteil von Arten, die hauptsächlich in geschlossenen Wäldern zu finden sind, nahm dagegen generell zu (Tabelle 3, Abb. 5).

Die Anteile der Lebensformen an der Gesamtartenzahl wie auch die absoluten Artenzahlen änderten sich nur wenig (Tabelle 3, Abb. 6). Lediglich die Nanophanerophyten gingen absolut und anteilsmäßig in beiden Kernflächen zwischen 1994 und 2011 signifikant zurück. Die Anteile am Deckungsgrad zeigten dagegen größere Verschiebungen: Geophyten, Phanerophyten und Therophyten (nur signifikant in Kernfläche 1) nahmen zu, Chamaephyten (signifikant nur in Kernfläche 2), Hemikryptophyten und Nanophanerophyten dagegen signifikant ab (Abb. 6).

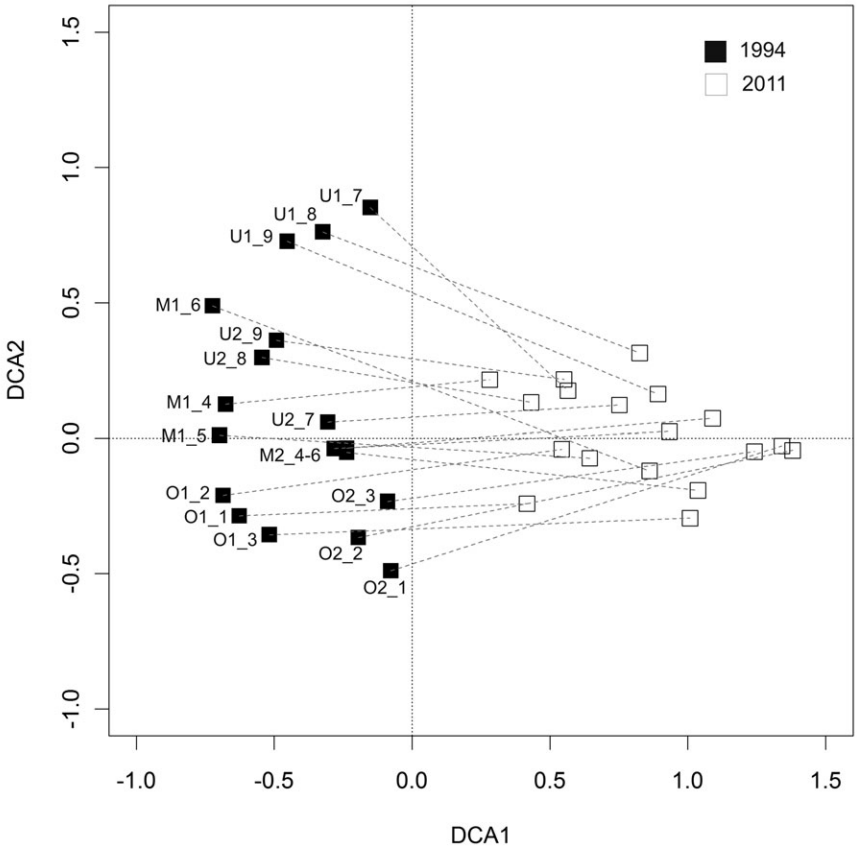

Abb. 2: Indirekte Ordination (DCA = Detrended Correspondence Analysis) der Vegetationsaufnahmen aus den Jahren 1994 und 2011 (Achse DCA 1: erklärte Varianz r^2 = 0,70, Gradientenlänge = 2,10; Achse DCA 2: erklärte Varianz r^2 = 0,02). Die gestrichelten Linien verbinden die Punkte der einzelnen 400 m²-Teilflächen von 1994 und 2011. Die Teilflächen wurden nach Kernflächenzugehörigkeit und Lage am Hang beschriftet: O1 = Oberhang (jeweils die Teilflächen 1 bis 3); M1 = Mittelhang (jeweils die Teilflächen 4 bis 6); U1 = Unterhang (jeweils die Teilflächen 7 bis 9) der Kernfläche 1; für die Kernfläche 2 entsprechend O2, M2, U2. Die Teilflächen M2_4 bis M2_6 lagen 1994 so nah zusammen, so dass auf eine getrennte Beschriftung verzichtet wurde.

Fig. 2: DCA ordination of the vegetation surveys from 1994 and 2011 (Axis DCA 1: explained variance r^2 = 0.70, length of gradient = 2.10; Axis DCA 2: explained variance r^2 = 0.02). The dashed line indicates the shift of individual 400 m²-subplots from 1994 to 2011. Individual subplots were labeled according to core area and slope position: O1 = upper slope (subplots 1 to 3); M1 = middle slope (subplots 4 to 6); U1 = lower slope (subplots 7 to 9) of the core area 1; for core area 2 accordingly O2, M2, and U2. The subplots M2_4 to M2_6 are situated closely together; therefore they were not named individually.

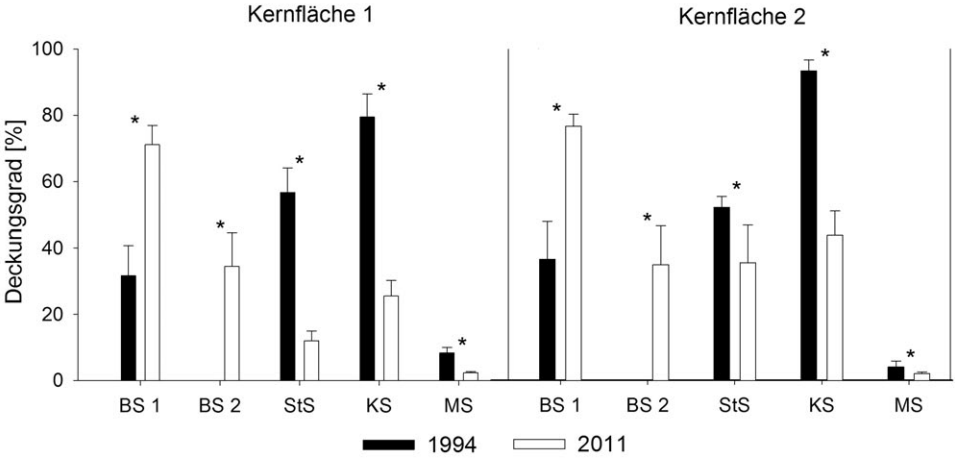

Abb. 3: Mittlere Deckungsgrade (± Standardfehler) der BS 1 = Baumschicht 1, der BS 2 = Baumschicht 2, der StS = Strauchschicht, der KS = Krautschicht und der MS = Moosschicht für die Teilflächen der Kernfläche 1 und 2, jeweils 1994/2011. * markiert signifikante Unterschiede zwischen 1994 und 2011, n = 9.

Fig. 3: Mean cover values (± standard error) of the different vegetations layers (BS1 = tree layer 1, BS2 = tree layer 2, StS = shrub layer, KS = herb layer, MS = moss layer) on 400m²-subplots in 1994 and 2011. * marks significant differences between 1994 und 2011, n = 9.

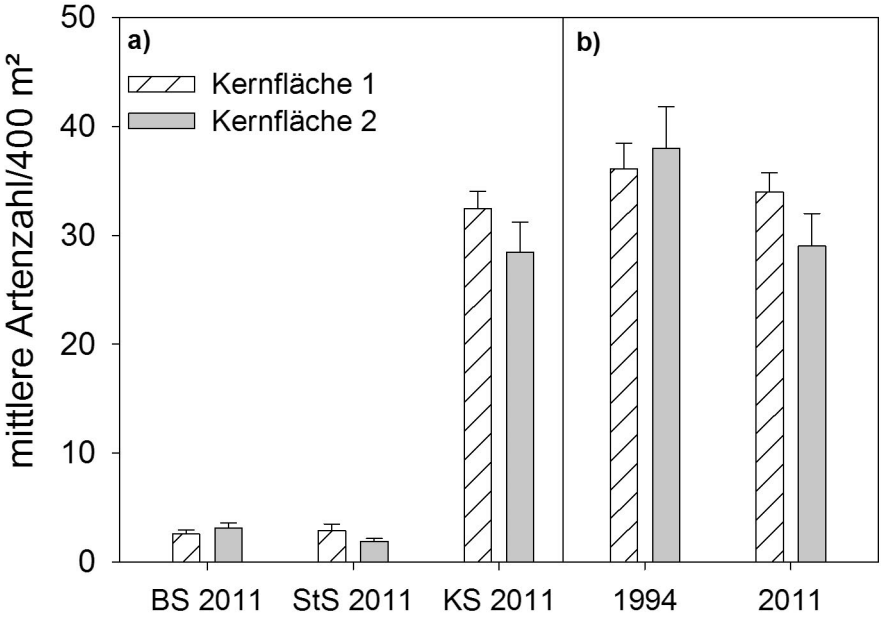

Abb. 4: a) Mittlere Artenzahlen (± Standardfehler) für die Baumschicht (BS), die Strauchschicht (StS) und die Krautschicht im Aufnahmejahr 2011 für die 400 m²-Teilflächen. b) Kombinierte mittlere Artenzahl der Strauch- und Krautschicht für die Jahre 1994 und 2011 für die gleichen Teilflächen; es gibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Jahren, n = 9.

Fig. 4: a) Mean species numbers (± standard error) for the tree layer (BS), the shrub layer (StS) and the herb layer (KS) on 400 m²-subplots in 2011. b) Combined mean species numbers of shrub and herb layer for 1994 and 2011 on the same subplots; there were no significant differences between years, n = 9.

Tabelle 1: Mittlere Zeigerwerte (ungewichtet und Deckungsgrad-gewichtet) mit Standardfehler (±) für die Kernflächen 1 und 2 der Jahre 1994 und 2011. Fett gedruckte Zahlen zeigen signifikant höhere Werte beim Vergleich der Jahre, n = 9.

Table 1: Mean indicator values (unweighted and cover-weighted) with standard error (±) for core areas 1 and 2 in 1994 and 2011. Significantly higher values between years are indicated in bold, n = 9.

	Kernfläche 1		**Kernfläche 2**	
	1994	**2011**	**1994**	**2011**
Ungewichtet				
Feuchte	5,8 (± 0,0)	5,8 (± 0,0)	5,7 (± 0,0)	5,7 (± 0,0)
Licht	**4,8** (± 0,1)	4,0 (± 0,1)	**4,6** (± 0,1)	3,8 (± 0,1)
Stickstoff	6,6 (± 0,0)	6,6 (± 0,0)	6,5 (± 0,1)	6,6 (± 0,1)
Reaktion	6,2 (± 0,1)	6,2 (± 0,0)	6,3 (± 0,0)	**6,5** (± 0,0)
Gewichtet				
Feuchte	5,7 (± 0,1)	5,6 (± 0,1)	**5,7** (± 0,1)	5,6 (± 0,1)
Licht	**5,2** (± 0,2)	3,2 (± 0,1)	**4,5** (± 0,2)	3,0 (± 0,2)
Stickstoff	6,7 (± 0,2)	6,7 (± 0,1)	6,6 (± 0,1)	**7,4** (± 0,1)
Reaktion	6,5 (± 0,1)	6,6 (± 0,1)	6,9 (± 0,0)	6,9 (± 0,0)

Tabelle 2: Korrelationskoeffizienten der Beziehung zwischen den Zeigerwerten nach Ellenberg (ungewichtet und Deckungsgrad-gewichtet) und den Achsenwerten der DCA-Ordination.

Table 2: Correlation coefficients of the relationship between Ellenberg indicator values (unweighted and cover-weighted) and the axes scores of the DCA-ordination.

	Ungewichtet		**Gewichtet**	
	DCA-Achse 1	DCA-Achse 2	DCA-Achse 1	DCA-Achse 2
Feuchte	-0,28	0,47	-0,36	0,56
Licht	-0,91	-0,01	-0,94	0,19
Stickstoff	0,24	0,28	0,48	0,42
Reaktion	0,46	-0,09	0,31	0,22

Vor allem Arten von Verlichtungen (1.2-Arten) und Arten aus Wald und Offenland (2.1-Arten) gingen deutlich in ihrem Deckungsgrad zurück. Nur wenige Arten zeigten 2011 geringfügige, aber signifikant höhere Werte als 1994 bzw. wurden nur 2011 notiert (*Cardamine impatiens*, *Dryopteris dilatata*, *Alliaria petiolata*, *Galeopsis tetrahit*, Tabelle 4).

Trotz konstanter Artenzahlen und einer Zunahme des Deckungsgradanteils gingen auch die Arten des geschlossenen Waldes in ihrem absoluten Deckungsgrad zurück, lediglich *Circaea lutetiana*, *Moehringia trinervia*, *Galium odoratum* und *Phegopteris connectilis* breiteten sich in einer der beiden Kernflächen geringfügig aus. Dennoch fanden sich in dieser Gruppe die Arten mit den höchsten Deckungsgraden im Jahr 2011 (*Cardamine bulbifera* und *Allium ursinum*). Ebenfalls im Jahr 2011 stark vertreten war *Fagus sylvatica*, die in beiden Kernflächen signifikant an Deckung zunahm. Die übrigen Arten der Verjüngung (mit Ausnahme von *Aesculus hippocastanum*) zeigten keine signifikanten Veränderungen über die Jahre, gingen aber meist in ihrer Stetigkeit zurück (Tabelle 4).

4.5. Verjüngung

Die Baumverjüngung wurde von *Fagus sylvatica* dominiert, die sich 1997 noch überwiegend in der Höhenklasse 1 befand, im Jahr 2011 aber vor allem in den Höhenklassen 2 und 3. Deutlich zurück ging *Acer pseudoplatanus*, besonders in der Kernfläche 2. Auch die Pioniergehölze *Betula pendula* und *Salix caprea* waren in den aktuellen Verjüngungsaufnahmen

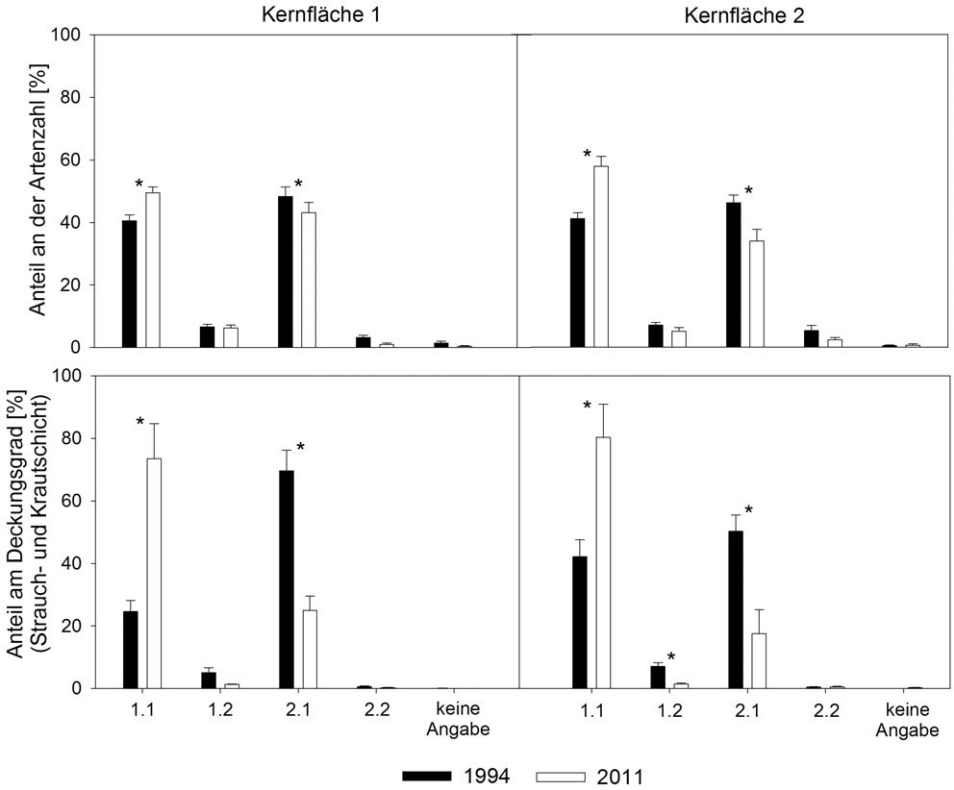

Abb. 5: Mittlerer prozentualer Anteil (± Standardfehler) der Arten, gegliedert nach ihrer Waldbindung, an der Artenzahl und an der Gesamtdeckung der Strauch- und Krautschicht (kumuliert) in der Kernfläche 1 und 2; 1.1 = Arten des geschlossenen Waldes, 1.2 = Arten der Waldränder und Waldverlichtungen; 2.1 = Arten des Waldes und des Offenlandes; 2.2 = Arten des Offenlandes; * markiert signifikante Unterschiede zwischen den Jahren; n = 9.

Fig. 5: Mean share (± standard error) of species according to their affinity to the forest habitat in species numbers and cover of shrub and herb layer (accumulated) in the core areas 1 and 2; 1.1 = species of closed forests, 1.2. = species of forest edges and clearings, 2.1 = species of both forests and open sites; 2.2 = species of open sites; * indicates significant differences between years; n = 9.

kaum noch vertreten. Sie waren z. T. aber noch in der Baumschicht zu finden. Verschwunden waren *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* und *Picea abies* in der Kernfläche 2. Zwei Eichen (je ein Exemplar von *Quercus robur* und *Q. petraea*) konnten sich in der Kernfläche 1 halten und in die Höhenklasse 3 einwachsen. Hinzu kam *Aesculus hippocastanum* (Tabelle 5).

Vor allem in der verjüngungsreichen Kernfläche 2 ist die Summe der jungen Bäume deutlich zurückgegangen. Dies betraf insbesondere die Flächen des Oberhangs, die stets die höchsten Individuenzahlen aufwiesen. In beiden Kernflächen wurde vorrangig Seitentriebverbiss an den jungen Bäumen festgestellt. Die meisten Bäume waren jedoch aus dem Äser des Rehwildes herausgewachsen. Weitere Schäden (z. B. durch Nager) wurden nur in geringem Maße gefunden.

Tabelle 3: Mittlere Artenzahlen (± Standardfehler) der Waldartengruppen nach SCHMIDT et al. (2011; 1.1 = Arten des geschlossenen Waldes; 1.2 = Arten der Waldränder und Verlichtungen; 2.1 = Arten des Waldes und des Offenlandes; 2.2 = Arten des Offenlandes) und der Lebensformen für die Kernflächen 1 und 2 und die Jahre 1994 und 2011. Fett gedruckte Zahlen zeigen signifikant höhere Werte im Vergleich der Aufnahmejahre; n = 9.

Table 3: Mean species numbers of forest affinity groups according to SCHMIDT et al. (2011; 1.1 = species of closed forests; 1.2 = species of forest edges and clearings; 2.1 = species of forests and open sites; 2.2 = species of open sites) and of life forms for the core areas 1 and 2 in the years 1994 and 2011. Significantly higher number between years are indicated in bold; n = 9.

	Kernfläche 1		**Kernfläche 2**	
	1994	2011	1994	2011
Waldbindung				
1.1-Arten	14,4 (± 0,7)	16,8 (± 0,9)	15,4 (± 1,4)	16,1 (± 1,0)
1.2-Arten	2,4 (± 0,4)	2,1 (± 0,3)	2,6 (± 0,3)	1,7 (± 0,4)
2.1-Arten	**17,4** (± 1,2)	14,7 (± 1,0)	**17,4** (± 1,7)	10,3 (± 1,6)
2.2-Arten	**1,2** (± 0,3)	0,3 (± 0,2)	**2,3** (± 0,7)	0,7 (± 0,2)
Lebensform				
Chamaephyten	1,1 (± 0,1)	1,1 (± 0,1)	1,6 (± 0,2)	1,0 (± 0,0)
Geophyten	11,0 (± 0,4)	10,3 (± 0,6)	9,8 (± 0,7)	9,3 (± 0,6)
Hemikryptophyten	15,7 (± 1,7)	14,6 (± 1,3)	20,0 (± 2,6)	13,1 (± 2,3)
Nanophanerophyten	**3,4** (± 0,4)	2,3 (± 0,4)	**2,0** (± 0,4)	0,8 (± 0,3)
Phanerophyten	2,2 (± 0,3)	2,6 (± 0,5)	3,2 (± 0,4)	3,0 (± 0,4)
Therophyten	2,7 (± 0,4)	3,1 (± 0,2)	1,4 (± 0,3)	1,8 (± 0,3)

5. Diskussion

5.1. Entwicklung der Bodenvegetation nach dem Eisbruch

Der Baumbestand der Naturwaldzelle Ochsenberg erfuhr durch einen Eisbruch am 1. Dezember 1988 eine erhebliche Auflichtung. Eine erste vegetationskundliche Untersuchung der Kernflächen 1989 auf 100 m²-Teilflächen zeigte die beginnende Etablierung charakteristischer Schlagflur-Arten wie *Rubus idaeus*, *R. fruticosus*, *Urtica dioica*, *Calamagrostis epigejos* und *Juncus effusus*, die auf den nur noch gering überschirmten Flächen die erhöhte Licht- und Nährstoffverfügbarkeit ausnutzen konnten. Die mittleren Deckungsgrade dieser Arten lagen jedoch unter 2 % (NOWACK & WEITEMEIER 1993). Die Vegetationsaufnahmen des Jahres 1994 auf 400 m²-Flächen belegen eine deutliche Ausbreitung von *Rubus idaeus* und *Urtica dioica* seit 1989. Damit bestätigen die Ergebnisse aus der NWZ Ochsenberg Untersuchungen von KNAPP & JESCHKE (1991) im Naturschutzgebiet „Heilige Hallen" (Mecklenburg-Vorpommern), die dort ebenfalls eine *Urtica-Rubus*-Krautflur als ersten Abschnitt der Verjüngungsphase nach natürlicher Auflichtung in Buchenwäldern mit guter Nährstoffversorgung vorfanden. Auch andere Autoren beschreiben ein *Urtica-Rubus*-Stadium nach anthropogener (DIERSCHKE 1988, RUNGE 1993) oder natürlicher Störung (APFELSTAEDT & BERNHARDT 1996, HETZEL & REIF 1998). Die Ergebnisse stehen im Gegensatz zu Ergebnissen aus dem Nationalpark Bayerischer Wald, wo auf basenarmen Gestein in einem belassenen Windwurf Störzeiger (u. a. *Rubus idaeus*) nur kleinflächig begrenzt auf aufgeklappten Wurzeltellern auftraten (FISCHER & FISCHER 2009). Berücksichtigt man allerdings ein weiteres Standortsspektrum, so fanden EWALD et al. (2011) auch im Nationalpark Bayerischer Wald nitrophytische Störungszeiger regelmäßig in den Mortal- und Jugendstadien der Naturwälder, wobei ihre Frequenz auf basenreichen Standorten deutlich höher war. Dies entspricht wiederum den Verhältnissen in der NWZ Ochsenberg, wo u. a. das reiche Vorkommen an *Fragaria vesca* v. a. in der Kernfläche 2 Ausdruck für eine Schlagflur-Gesellschaft ist, die sich deutlich von denen auf basenärmeren Standorten abgrenzt (SAYER & REIF 1998).

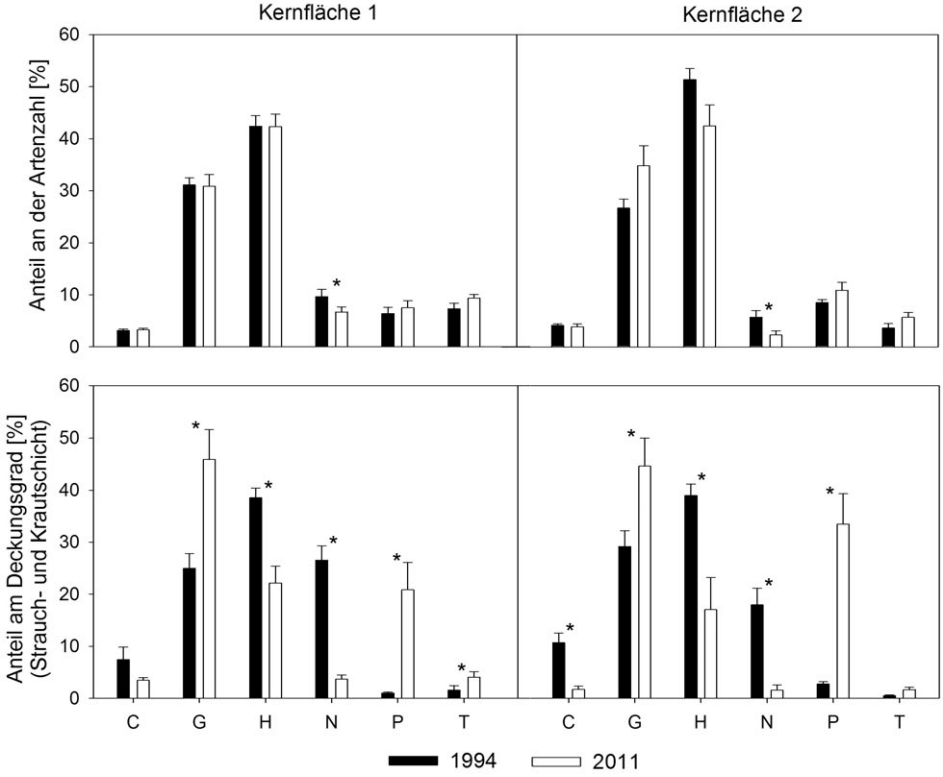

Abb. 6: Mittlerer prozentualer Anteil (± Standardfehler) der Lebensformen an der Artenzahl und der Gesamtdeckung der Strauch- und Krautschicht (kumuliert) der Kernflächen 1 und 2; C = krautige Chamaephyten, G = Geophyten, H = Hemikryptophyten, N = Nanophanerophyten, P = Phanerophyten, T = Therophyten; * markiert signifikante Unterschiede zwischen den Jahren; n = 9.

Fig. 6: Mean share of different life forms in species numbers and cover of the shrub and herb layer (accumulated) in the core areas 1 and 2; C = herbaceous chamaephytes, G = geophytes, H = hemicryptophytes; N = nanophanerophytes; P = phanerophytes; T = therophytes; * indicates significant differences between years; n = 9.

Viele Schlagflur- und Ruderalarten profitieren von ihrer Fähigkeit, eine mehrjährige Samenbank aufzubauen, die durch Bodenverwundung aktiviert wird (WILMANNS et al. 1998, BOSSUYT et al. 2002, MAYER et al. 2004, EBRECHT & SCHMIDT 2008). Andere Arten werden durch Wind oder Tiere aus benachbarten Flächen eingetragen (z. B. *Epilobium angustifolium*, *Senecio ovatus*, *Fragaria vesca*). Für die Entwicklung einer Fläche nach einer Störung ist aber auch das Vorhandensein einer Art in der Bodenvegetation des Vorbestandes von erheblicher Bedeutung (DIERSCHKE 1988, FISCHER et al. 1998, WOHLGEMUTH et al. 2002). Besonders *Rubus*-Arten und *Calamagrostis epigejos* sind häufig latent in Waldbeständen vorhanden und können aufgrund ihres guten vegetativen Ausbreitungsvermögens die veränderten Licht- und Nährstoffbedingungen schnell ausnutzen (ULANOVA 2000, MAYER et al. 2004, KOMPA 2004, EWALD et al. 2011). In der NWZ Ochsenberg wurden jedoch keine Vegetationsaufnahmen oder auch Samenbankuntersuchungen vor dem Eisbruch durchgeführt, so dass keine genauen Angaben zur Herkunft der Störzeiger gemacht werden können. Da das Gebiet aber bis zur Ausweisung als Naturwaldzelle kurz nach dem Eisbruch noch forstlich genutzt wurde, liegt die Vermutung nahe, dass besonders *Rubus*-Arten, *Urtica dioica* und auch *Calamagrostis epigejos* an kleineren Störstellen und in Durchforstungslücken vorhanden waren und sich von dort her ausbreiten konnten (OHEIMB 2003, PAILLET et al. 2010).

Trotz der erheblichen Auflichtung durch den Eisbruch waren Arten des geschlossenen Waldes (v. a. *Allium ursinum*, *Lamium galeodolon* und *Cardamine bulbifera*) wenig beeinträchtigt und 1994 deckungsstark vertreten. Zum einen waren einige Teilflächen kaum vom Eisbruch betroffen (z. B. der Oberhang der Kernfläche 2) und behielten so ihren waldähnlichen Charakter, zum anderen konnten diese Waldarten auch im Schatten der neu auftretenden Schlagflur, der sich entwickelnden Verjüngung und im Schutz entstandener Totholzstrukturen (besonders im Mittel- und Unterhang) persistieren (FISCHER et al. 1998, WILLIG 2002, KOMPA & SCHMIDT 2005).

Hangstandorte unterscheiden sich im Wasserhaushalt und der Nährstoffversorgung ihrer Böden sowie im Mikroklima (AK STANDORTSKARTIERTUNG 2003, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Die Ordination zeigte den höchsten Korrelationskoeffizienten der zweiten Achse, die die Hangpositionen widerspiegelt, mit der Feuchtezahl. Durch den Eisbruch hat sich die Reliefwirkung am Ochsenberg noch verstärkt, was sich in einem signifikanten Unterschied in der Artenzusammensetzung zwischen Flächen des Ober-, Mittel- und Unterhangs ausdrückt. Dies ermöglichte eine Koexistenz von Arten mit sehr unterschiedlichen Standortsansprüchen auf engem Raum. 2011, mehr als 20 Jahre nach dem Eisbruch, fallen die Unterschiede zwischen den Hangstandorten weniger ins Gewicht. Im Vergleich zu 1994 gibt es eine deutliche und gerichtete Veränderung. Diese betrifft weniger das Arteninventar als die Abundanz der Arten (Vergleich des Soerensen-Ähnlichkeits-Indexes mit der prozentualen Ähnlichkeit). Kraut- und Strauchschichtdeckung gingen erheblich zurück. Störzeiger waren nicht mehr flächig, sondern nur noch mit einzelnen, meist schwach wüchsigen Individuen vertreten (u. a. *Rubus idaeus*). Diese Dynamik in der Bodenvegetation wird durch die Regeneration der Baumschicht 1 und 2 und der daraus resultierenden geringeren Lichtverfügbarkeit für die Strauch- und Krautschicht verursacht. Auch in anderen Buchen-Naturwaldreservaten, aus denen langfristige Vegetationsdaten vorhanden sind, nahm die Krautschichtdeckung über die Jahre ab. Dies wurde meist auf eine dichter werdende Baumschicht und fehlende Störungen in der Optimalphase der Wälder ohne forstliche Nutzung zurückgeführt (SCHMIDT & SCHMIDT 2007, FISCHER et al. 2009, HEINRICHS et al. 2011a). Am Ochsenberg traten in den letzten 20 Jahren keine weiteren Störungen auf, so dass zum einen vorhandene Altbuchen Lücken schließen konnten (MEYER & SCHMIDT 2008), zum anderen umgestürzte Buchen mit neuen Ästen vertikal in die Baumschicht 2 einwuchsen. Kronenkartierungen von KAHLE et al. (1997) in den Kernflächen des Ochsenbergs unterstreichen das ausgeprägte Regenerationsvermögen der verbliebenen Buchen. Außerdem erreichten inzwischen viele Individuen der Strauchschicht Höhen von mehr als 5 m und trugen ebenfalls zur Regeneration der Baumschicht bei.

Die Bedeutung des Faktors Licht für die Bodenvegetation wurde durch die Auswertung der Zeigerwerte nach Ellenberg und durch die Bewertung der Arten hinsichtlich ihrer Waldbindung bestätigt, was mit Ergebnissen von FISCHER et al. (2009), die in Südniedersachsen drei Naturwaldreservate mit Wiederholungsinventuren miteinander verglichen, übereinstimmt. Auch in der NWZ Ochsenberg gingen Verlichtungszeiger und Generalisten absolut und in ihrem Anteil an der Artenzahl, besonders aber im Deckungsgradanteil deutlich zurück, während die Arten der geschlossenen Wälder konstante Artenzahlen aufwiesen und ihren relativen Anteil erhöhten. Unter den Arten des geschlossenen Waldes fallen besonders *Allium ursinum* und in der Kernfläche 2 auch *Cardamine bulbifera* auf, deren Deckungsgrad trotz Rückgang der Gesamtkrautschichtdeckung über die Jahre nahezu konstant blieb. Dadurch erhöhte sich auch die relative Bedeutung der Geophyten innerhalb der Lebensformtypen (Abb. 7a & b). Eine hohe Konstanz bzw. sogar Ausbreitungstendenz von *Allium ursinum* wurde auch aus anderen Wäldern in Deutschland beschrieben (BÜCKING 1989, AHRNS & HOFMANN 1998, BÖHLING 2008, DIERSCHKE 2009, HEINRICHS et al. 2011b). Durch die Regeneration der Baumschicht änderte sich das Mikroklima in der NWZ Ochsenberg hin zu dunklen, feuchten und kühlen Bedingungen, die diese hygromorphe Art begünstigen. Darüber hinaus können auch makroklimatische Veränderungen eine Zunahme von *Allium ursinum* und *Cardamine bulbifera* auslösen, da es sich in beiden Fällen um früh entwickelnde Arten handelt. Für Nordrhein-Westfalen gilt auch der deutschlandweite Trend

Tabelle 4: Stetigkeiten (S) und mittlere Deckungsgrade (mD°) in % (< 0,1 % = +) der häufigsten Arten (mindestens in einer Kernfläche Stetigkeit > 25 % oder mittlerer Deckungsgrad > 1 %) in der Strauch- und Krautschicht (kumuliert) der Kernfläche 1 und 2 für die Jahre 1994 und 2011; n = 9. Bis auf die Baumarten (Waldartenzuordnung in Klammern hinter der Art) sind die Arten nach ihrer Waldbindung geordnet (nach SCHMIDT et al. 2011; 1.1 = Arten des geschlossenen Waldes, 1.2 = Arten der Waldränder und Verlichtungen, 2.1 = Arten des Waldes und des Offenlandes, 2.2 = Arten des Offenlandes). Fett gedruckte Zahlen zeigen signifikant höhere Werte beim Vergleich der Jahre.

Table 4: Frequency (S) and mean cover values (mD°) in % (< 0.1 % = +) of the most abundant species (at least with a frequency of 25 % or a mean cover of 1 % in one core area) in the shrub and herb layer (accumulated) of the core areas 1 and 2 for 1994 and 2011; n = 9. Except for tree species (forest affinity is given in parentheses) all species are grouped according to their forest affinity following SCHMIDT et al. (2011); 1.1 = species of closed forests; 1.2 = species of forest edges and clearings; 2.1 = species of forests and open sites; 2.2 = species of open sites). Significantly higher numbers between years are indicated in bold.

	Kernfläche 1				Kernfläche 2			
	S [%]		mD° [%]		S [%]		mD° [%]	
	1994	**2011**	**1994**	**2011**	**1994**	**2011**	**1994**	**2011**
Baumverjüngung								
Fagus sylvatica (1.1)	89	89	1,2	**10,6**	100	100	6,2	**35,1**
Salix caprea (2.1)	67	22	1,4	0,8	22	11	0,3	0,1
Quercus robur (2.1)	44	11	+	0,1	22	.	+	.
Acer pseudoplatanus (2.1)	44	44	0,2	1,3	100	78	1,6	1,3
Betula pendula (2.1)	33	22	0,3	0,2	.	.	.	.
Aesculus hippocastanum (2.2)	.	33	.	0,2	11	67	+	**0,3**
Picea abies (2.1)	.	.	.	.	44	.	+	.
1.1-Arten								
Oxalis acetosella	100	100	2,6	1,2	100	67	1,8	0,5
Cardamine bulbifera	100	100	7,1	8,9	100	100	**33,3**	4,9
Lamium galeobdolon agg.	100	100	**13,7**	2,1	100	100	**32,8**	0,9
Stachys sylvatica	100	44	**0,7**	0,1	44	22	0,2	0,1
Carex sylvatica	89	100	**2,5**	0,6	56	67	2,2	0,3
Allium ursinum	89	78	8,8	8,6	100	100	28,9	31,3
Arum maculatum agg.	89	100	1,7	0,8	78	100	**1,6**	0,6
Anemone ranunculoides	89	78	0,6	0,9	100	89	**7,1**	0,6
Circaea lutetiana	78	100	1,1	**4,4**	89	100	2,3	1,0
Carex remota	78	44	0,3	0,2	11	22	0,1	0,1
Dryopteris filix-mas	78	67	1,6	0,8	67	100	1,3	0,5
Moehringia trinervia	67	78	0,7	0,4	.	67	.	**0,4**
Brachypodium sylvaticum	56	78	2,7	0,4	56	44	1,0	0,3
Gymnocarpium dryopteris	44	67	0,4	0,3	33	.	0,2	.
Mercurialis perennis	44	33	1,0	0,7	33	78	1,1	1,7
Viola reichenbachiana	33	33	0,2	0,2	67	33	1,2	0,2
Galium odoratum	22	78	0,4	**1,7**	44	89	0,9	0,4
Impatiens noli-tangere	22	67	0,7	1,3	11	.	0,1	.
Corydalis cava	22	44	0,1	0,5	33	78	0,4	0,5
Festuca gigantea	22	11	0,3	0,1	100	33	**2,6**	0,3
Phegopteris connectilis	11	78	0,1	**0,4**	.	22	.	0,1
Epipactis helleborine	11	11	+	0,1	11	33	+	0,1
Rumex sanguineus	.	.	.	.	67	22	**0,4**	0,1
Polystichum aculeatum	.	44	.	0,2	.	33	.	0,1
Chrysosplenium alternifolium	.	11	.	+	56	67	1,9	0,7

	Kernfläche 1				Kernfläche 2			
	S [%]		mD° [%]		S [%]		mD° [%]	
	1994	**2011**	**1994**	**2011**	**1994**	**2011**	**1994**	**2011**
1.2-Arten								
Senecio ovatus	89	33	**6,5**	0,1	100	67	**17,4**	0,3
Epilobium angustifolium	89	.	**3,6**	.	56	.	1,3	.
Atropa bella-donna	56	11	2,1	0,1	67	.	**1,8**	.
Arctium nemorosum	11	33	0,1	0,1	.	44	.	0,2
Cardamine impatiens	.	89	.	**0,4**	.	56	.	0,2
Cardamine flexuosa	.	44	.	0,2	.	.	.	.
Chaerophyllum temulum	.	.	.	.	33	.	+	.
2.1-Arten								
Athyrium filix-femina	100	100	**11,0**	5,2	100	89	**30,0**	0,8
Rubus idaeus	100	67	**50,6**	0,5	100	22	**44,4**	0,1
Urtica dioica	100	100	**35,6**	1,8	100	67	**24,7**	2,6
Calamagrostis epigejos	100	56	**20,3**	0,2	100	11	**8,9**	0,1
Juncus effusus	100	33	**2,2**	0,2	33	.	0,7	.
Ranunculus ficaria	100	89	**7,6**	0,6	78	67	0,7	0,4
Sambucus racemosa	89	.	**1,7**	.	44	.	0,6	.
Epilobium montanum	78	89	0,6	0,4	100	44	**1,2**	0,1
Galeopsis tetrahit	78	89	0,4	0,4	33	78	0,1	**0,4**
Scrophularia nodosa	78	56	**0,8**	0,2	89	67	**1,2**	0,3
Anemone nemorosa	78	.	**0,2**	.	.	11	.	0,1
Rubus fruticosus agg.	67	67	**1,8**	0,4	33	.	0,3	.
Fragaria vesca	67	44	**3,0**	0,3	100	11	**14,1**	0,1
Geranium robertianum	67	78	0,1	0,3	44	.	0,8	.
Glechoma hederacea	56	67	2,1	0,6	78	44	1,3	0,9
Deschampsia cespitosa	56	11	0,4	0,1	78	11	**1,3**	0,1
Agrostis capillaris	56	.	5,8	.	22	.	0,1	.
Cardamine amara	44	.	0,1	.	.	.	.	.
Dryopteris carthusiana	33	89	0,4	0,4	67	78	0,5	0,4
Galium aparine	22	.	0,2	.	22	33	0,4	0,2
Sambucus nigra	22	67	0,1	0,9	.	44	.	0,8
Taraxacum sect. *Ruderalia*	22	.	+	.	44	11	0,2	+
Luzula luzuloides	11	.	0,2	.	33	.	0,1	.
Carex muricata agg.	.	11	.	0,1	44	.	0,7	.
Dryopteris dilatata	.	89	.	**0,6**	.	78	.	**0,4**
Alliaria petiolata	.	78	.	**0,4**	.	56	.	0,3
Geum urbanum	.	22	.	+	56	11	0,6	+
Lapsana communis	.	.	.	.	44	.	0,2	.
Mycelis muralis	.	.	.	.	44	11	0,4	0,1
Poa nemoralis	.	.	.	.	22	22	0,1	+
2.2-Arten								
Cirsium arvense	56	.	**1,0**	.	44	.	0,3	.
Cirsium vulgare	44	.	0,3	.	67	.	**0,5**	.
Agrostis stolonifera	.	.	.	.	33	.	0,1	.
Poa pratensis	.	.	.	.	44	.	0,3	.
Sonstige								
Rorippa sylvestris	33	.	0,1	.	.	.	.	.

Tabelle 5: Anzahl junger Buchen- und Bergahorn-Pflanzen in den neun 50 m²-Kreisen und pro ha in den Kernfläche 1 und 2 für die Jahre 1997 und 2011. Angegeben sind die Zahlen pro Höhenklasse (H0 < 50 cm, H1 50–100 cm, H2 100–300 cm, H3 > 300 cm < 7 cm BHD) und insgesamt. Unter weitere Arten sind alle übrigen gefundenen Individuen mit entsprechender Höhenklasse in Klammern aufgeführt. Ebenfalls aufgeführt ist die Gesamtzahl aller Jungbäume sowie der mittlere prozentuale Verbiss (± Standardfehler) je Probekreis.

Table 5: Number of young beech and sycamore trees sampled in the nine 50 m²-circular plots and per ha in the core areas 1 and 2 for the years 1997 and 2011. Given are the numbers per height class (H0 < 50 cm, H1 50–100 cm, H2 100–300 cm, H3 > 300 cm < 7 cm BHD) and in sum. All other recorded tree species are also listed with number and height class in parentheses. Also given is the total number of all young trees and the browsing intensity (mean percentage of browsed plants, ± standard error) per circular plot.

		Kernfläche 1		**Kernfläche 2**	
		Anzahl/ 9 Probekreise	Anzahl/ ha	Anzahl/ 9 Probekreise	Anzahl/ ha
Fagus sylvatica					
1997	H0	17	378	603	13400
	H1	6	133	194	4311
	H2	29	644	88	1956
	H3	.	.	.	.
	Gesamt	52	1156	885	19667
2011	H0	7	156	3	67
	H1	6	133	19	422
	H2	27	600	192	4267
	H3	25	556	33	733
	Gesamt	65	1444	247	5489
Acer pseudoplatanus					
1997	H0	1	22	61	1356
	H1	1	22	8	178
	H2	1	22	12	267
	H3	2	44	3	67
	Gesamt	5	111	84	1867
2011	H0	.	.	.	.
	H1	.	.	.	.
	H2	1	22	2	44
	H3	.	.	3	67
	Gesamt	1	22	5	111
Weitere Arten					
1997		*Betula pendula* 7 (H2) *Salix caprea* 2 (H2);1 (H3) *Quercus robur* 2 (H0);1 (H1)		*Salix caprea* 3 (H2) *Quercus robur* 3 (H0) *Picea abies* 3 (H0) *Fraxinus excelsior* 2 (H0)	
2011		*Betula pendula* 1 (H3) *Quercus petraea* 1 (H3) *Quercus robur* (1 (H2)		*Aesculus hippocastanum* 1 (H1)	
Gesamtzahl					
1997		70	1556	980	21778
2011		69	1533	253	5622
Mittlerer Verbiss/Probekreis in %					
2011		29,5 (± 8,0)		45,8 (± 7,2)	

wärmerer Frühjahre, was zu einem früheren Start der Vegetation führt. Vor allem für die Frühjahrsgeophyten verlängert sich so die Zeit, in der die Arten produktiv sind. Höhere Niederschläge im Februar, also unmittelbar vor Beginn der Vegetationsperiode, optimieren die Wachstumsbedingungen für die Frühjahrsarten zusätzlich (BÖHLING 2008, HEINRICHS et al. 2011a, HEINRICHS et al. 2011b). Der hohe Deckungsgradanteil des Bärlauchs im Jahr 2011 erklärt außerdem den signifikanten Anstieg der mittleren gewichteten Stickstoffzahl trotz der deutlichen Abnahme nitrophiler Störzeiger wie *Urtica dioica* gegenüber 1994.

Abb. 7: a) *Allium ursinum* in der Kernfläche 2; b) *Allium ursinum* und *Cardamine bulbifera* in der Kernfläche 1.

Fig. 7: a) *Allium ursinum* in the core area 2; b) *Allium ursinum* and *Cardamine bulbifera* in the core area 1.

5.2. Entwicklung der Verjüngung nach dem Eisbruch

Nach relativ großflächigen anthropogenen Störungen von Buchenwäldern (Kahlschlag mit Räumung des Altbestandes) beschreiben verschiedene Autoren die Entwicklung von Vorwäldern aus Pionier-Baumarten unter geringer Beteiligung der Buche (*Hordelymo-Fagetum*: DIERSCHKE 1988, *Galio-Fagetum*: RUNGE 1993, *Luzulo-Fagetum*: GREGOR & SEIDLING 1997). Auch im Nationalpark Bayerischer Wald entwickelte sich ein Birkenvorwald nach Räumung windgeworfener Fichten. Ohne Räumung setzte jedoch sofort eine Regeneration mit der Schlussbaumart (*Picea abies*) ein (FISCHER & FISCHER 2009, 2012). In Laubwäldern auf basenreichen Standorten prägt häufig die Esche (*Fraxinus excelsior*) die erste Phase einer sehr schnell ablaufenden Sukzession, es fehlt aber auch ein nennenswertes Vorwaldstadium mit kurzlebigen Pionierbaum-Arten (*Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*) (SAYER & REIF 1998, HETZEL & REIF 1998, WILLIG 2002, KOMPA & SCHMIDT 2005). Untersuchungen von ŁYSIK (2008) in einem nichtbewirtschafteten Buchenwald in Südpolen zeigen dagegen eine schnelle Ausbreitung der Buchenverjüngung in Windwurf-Lücken. Auch aus dem NSG „Heilige Hallen“ beschreiben KNAPP & JESCHKE (1991) nach einer länger andauernden Zerfallsphase ausgelöst durch Pilzbefall die Entwicklung von großflächigem Buchenjungwuchs im Anschluss an ein *Urtica-Rubus*-Stadium. Die Sukzession in der NWZ Ochsenberg verlief ebenso: Ein typisches Vorwaldstadium fehlte, auch *Fraxinus excelsior* spielte keine wichtige Rolle im bisherigen Sukzessionsverlauf. Stets wies die Buche die höchsten Verjüngungszahlen auf (NOWACK & WEITEMEIER 1993, BLAU 1997). Dazu trugen umgestürzte Buchen bei, die in ersten waldkundlichen Untersuchungen als abgestorben eingestuft worden waren und dann aber wieder austrieben (KAHLE et al. 1997). Diese Buchen fanden sich vor allem in den Flächen des Mittel- und Unterhangs, waren bei der Aufnahme 2011 in der Regel größer als 5 m und wurden daher bereits der Baumschicht 2 zugeordnet (Abb. 8). Waldkundliche Erfassungen in den Jahren 1989, 1999 und 2009 belegen eine deutliche Zunahme der Bäume mit einem BHD zwischen 4 und 9 cm in den Kernflächen.

Abb. 8: Wieder ausschlagende umgestürzte Buchen in der Kernfläche 2 der NWZ Ochsenberg. Der Wiederaustrieb ist besonders unten rechts deutlich zu erkennen.

Fig. 8: Resprouting overthrown beech trees in the core area 2 of the strict forest reserve Ochsenberg. The resprouting is particularly obvious in the bottom right corner.

Abb. 9: Buchennaturverjüngung am Oberhang der Kernfläche 2 der NWZ Ochsenberg.

Fig. 9: Natural beech regeneration at the upper slope of core area 2 in the strict forest reserve Ochsenberg.

Der überwiegende Teil der Buchenverjüngung stammt jedoch aus Eckernsaat der verbliebenen Altbuchen. Dies erklärt auch die durchgehend deutlich höhere Zahl an Buchensämlingen in der Kernfläche 2 insbesondere auf den Teilflächen des Oberhangs. Hier blieben nach dem Eisbruch Altbuchen in der Baumschicht erhalten. Keimlinge der schattentoleranten Buche gedeihen in der Regel gut im Schutz der Mutterbäume und konnten – ähnlich wie im Trauf von Femellücken (SCHMIDT 1996, LAMBERTZ & SCHMIDT 1999, WAGNER 1999, RÖHRIG et al. 2006) – durch das vorhandene Seitenlicht aus den stärker durch Eisbruch aufgelichteten Flächen langsam, aber stetig und ohne große Ausfälle emporwachsen, so dass sie 2011 in der Regel Höhen bis 1 m, z. T. aber auch über 3 m erreichten (Abb. 9). Sowohl der Wiederaustrieb umgebrochener Buchen als auch die erfolgreiche Etablierung von Jungpflanzen aus der Mast der verbliebenen Altbäume kennzeichnen das hohe Regenerationsvermögen dieses Bestandes nach dem Eisbruch vor mehr als 20 Jahren. Diese rasche Rückentwicklung zu einem buchendominierten Wald entspricht auch den Beobachtungen von KORPEL (1995) in einem Buchenurwald in den Karpaten, wo 40 Jahre nach einem flächigen Windwurf der kurzzeitig vorhandene Pionierwald (u. a. mit *Salix caprea*) bereits wieder durch einen buchendominierten Bestand ersetzt war. Voraussetzung sind dabei fruktifizierende Buchen – entweder als Restbestand auf der Störungsfläche oder in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft.

Schnell wachsende und/oder lichtbedürftige Baumarten (*Betula pendula*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*, aber auch *Acer pseudoplatanus* und *Quercus* spec.) haben sich trotz der Buchendominanz in den Flächen des Ochsenbergs nach 1989 etabliert und sind bis zur aktuellen Aufnahme z. T. auch in die Baumschicht eingewachsen. Ihre Individuenzahlen waren aber im Vergleich zur Buche stets gering. Vermutlich konnten die eingetragenen Samen dieser Baumarten sich nur im Bereich von Wurzeltellern etablieren, wo der Mineralboden freigelegt war, während sonst die Flächen mit dichter Buchenstreu und umgestürzten Bäumen bedeckt waren. Entsprechende Beobachtungen machten auch KNAPP & JESCHKE (1991) und KOMPA & SCHMIDT (2006) in ungeräumten Buchen-Windwurfgebieten mit unterschiedlicher Basen- und Wasserversorgung in Ostdeutschland und Südniedersachsen.

Pionierbaumarten traten danach vor allem bei großflächiger Störung auf basenarmen, frischen Standorten auf. Generell kann aber auch hier von einer Kontinuität Buchen-dominierter Waldbestände ausgegangen werden. Je kleinflächiger die Störungsflächen waren und je besser die Basenversorgung, desto eher dominierten in der Verjüngung die Buche und die sie begleitenden Schlusswaldbaumarten.

Aktuell gibt es keine Verjüngung von Licht- bzw. Pionierbaumarten. Auch die Buche verjüngt sich nicht mehr. Inzwischen ist das Lichtangebot aufgrund der wieder dichtschließenden Baumschicht und der bereits etablierten Buchen-Naturverjüngung in der Strauchschicht so stark reduziert, dass selbst die Etablierung einer stark schattentoleranten Baumart wie *Fagus sylvatica* nur noch selten erfolgt (LEUSCHNER 1998).

5.3. Ausblick

Die aktuelle Wiederholungsaufnahme der Vegetation und Verjüngung in der NWZ Ochsenberg 23 Jahre nach einem Eisbruch dokumentiert eine schnelle Regeneration dieses Kalkbuchenwaldes nach erheblicher Auflichtung ohne die Ausbildung von Vorwaldstadien oder einer artenreichen Verjüngung und bestätigt damit Ergebnisse aus anderen Gebieten, die nach Störungen ungenutzt blieben (KNAPP & JESCHKE 1991, KOMPA & SCHMIDT 2005). Eine Bestätigung des von REMMERT (1985, 1987, 1991a, b) beschriebenen Mosaikzyklus für die mitteleuropäischen Buchenwälder mit einer längeren Gräser-Kräuter-Phase, einem Baumartenwechsel mit einer längeren Dominanz von Pionierarten und eine Zunahme der Diversität in der Verjüngungsphase konnte nicht beobachtet werden (SCHMIDT 1998). Die Regeneration wird in der NWZ Ochsenberg überwiegend von der Buche geprägt. Im Vergleich mit anderen Untersuchungen fällt der Anteil von Edellaubhölzern in der Verjüngung, die auf basen- und nährstoffreichen, frischen Böden eine gewisse Pionierfunktion übernehmen können, sehr gering aus (SCHMIDT 1996, 1997, 1998, WAGNER 1999, KOMPA & SCHMIDT 2005).

Im Gegensatz zu ungeräumten Windwurfflächen im Nationalpark Bayerischer Wald (FISCHER & FISCHER 2009) breiteten sich Schlagflurarten in den ersten Jahren nach dem Eisbruch in den Kernflächen zwar aus, in der aktuellen Aufnahme waren aber auch sie aufgrund der Regeneration der Baumschicht nur noch sehr kleinflächig mit wenigen Individuen zu finden. Aufgrund fehlender Vegetationsaufnahmen vor dem Eisbruch kann über die Herkunft der Störzeiger jedoch keine Auskunft gegeben werden.

Das Eggegebirge ist aufgrund der Luvlage und hoher Niederschläge anfällig für Eis- und Schneebruch (GAUER & ALDINGER 2005), so dass auch in der NWZ Ochsenberg weitere Störungen zu erwarten sind, auch außerhalb der Kernflächen. Eine Ausweitung der Dauerbeobachtungsflächen auf die gesamte Naturwaldzelle durch die Anlage eines Gitternetzes (100 x 100 m bzw. 50 x 50 m-Raster) und eine regelmäßige Aufnahme dieser Flächen mindestens alle 10 Jahre würde eine Erfassung neu auftretender Störungen und verschiedener Sukzessionsstadien ermöglichen. Dieses kombinierte Verfahren aus einem systematisch angelegten Gitternetz über das ganze Reservat und aus räumlich begrenzten Kernflächen wird für ein bundesweites Biomonitoring in Naturwaldreservaten (THOMAS et al. 1995, MEYER et al. 2001) und auch europaweit empfohlen (HOCHBICHLER et al. 2000) und in vielen Bundesländern bereits angewendet (u. a. Niedersachsen, Hessen). Ein derartiges Untersuchungsdesign in der NWZ Ochsenberg würde zum einen eine vergleichende Betrachtung mit anderen Reservaten, die von unterschiedlichen natürlichen Störungen betroffen sind, erlauben und zum anderen in Verbindung mit anderen Naturwaldreservaten eine gute Datengrundlage liefern, um natürliche Entwicklungsprozesse in Buchenwäldern nach großflächigen Störungen zu dokumentieren und Rückschlüsse auf eine naturnahe Bewirtschaftung zu ziehen. Aufgrund des Klimawandels ist dieses Ziel der Naturwaldforschung besonders aktuell, da Wälder in Zukunft durch Witterungsextreme eine große Störanfälligkeit besitzen werden.

Dank

Wir danken Michaela Dölle für die Unterstützung bei der Datenerhebung und Hartmut Dierschke, Jörg Ewald und einem anonymen Gutachter für wertvolle Hinweise zur Verbesserung des Manuskriptes.

Literatur

AHRNS, C. & HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963–1995. – Hercynia N.F. 31: 33–64. Halle.

AK STANDORTSKARTIERUNG (2003): Forstliche Standortsaufnahme: Begriffe, Definition, Einteilungen, Kennzeichnungen, Erläuterungen. 6. Auflage. – IHW-Verlag, Eching: 352 S.

APFFELSTAEDT, F. & BERNHARDT, K.-G. (1996): Vegetations- und populationsbiologische Untersuchungen zur Dynamik von Naturwaldzellen und Windwurfflächen in Nordrhein-Westfalen. – Tuexenia 16: 43–64. Göttingen.

BLAU (Büro für Landschaftsökologie und Umweltstudien) (1997): Vegetation und Gehölzverjüngung in der NWZ 61 „Ochsenberg“ – Zustand des Jahres 1997 und Vergleich der Jahre 1994 und 1997. – Unveröffentlichtes Gutachten.

BÖHLING, N. (2008): Zur Entwicklung der *Allium ursinum*-Bestände im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“ 1978/2007. – Tuexenia 28: 41–49. Göttingen.

BOSSUYT, B., HEYN, M. & HERMY, M. (2002): Seed bank vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. – Plant Ecol. 162: 33–48. Heidelberg.

BÜCKING, W. (1989): Bannwald Bechtaler Wald. Dauerbeobachtungen 1970–1988. – Natur und Landsch. 64: 574–577. Bonn.

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

– (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 1: 107–148. Hannover.

– (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer, Stuttgart: 683 S.

– (2009): Vegetationsdynamik eines gezäunten naturnahen Kalkbuchenwaldes – Vergleich von Vegetationsaufnahmen 1980 und 2001. – Forstarchiv 80: 143–150. München.

DRÖßLER, L. & LÜPKE, B.V. (2005): Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia. – Journ. Forest Sci. 51: 446–457. Prag.

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

ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 6. Auflage. – Ulmer, Stuttgart: 1357 S.

– , WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scr. Geobot. 18: 9–166. Göttingen.

EWALD, J., JEHL, H., BRAUN, L. & LOHBERGER, E. (2011): Die Vegetation des Nationalparks Bayerischer Wald als Ausdruck von Standort und Walddynamik. – Tuexenia 31: 9–38, Göttingen.

FISCHER, A. (Hrsg.) (1998): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. – Ecomed, Landsberg: 427 S.

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

– & FISCHER, H. (2012): Individual-based analysis of tree establishment and forest stand development within 25 years after wind throw. – Eur. J. Forest Res. 131: 493–501. Heidelberg.

–, HONOLD, A., REIF, A., FUNKE, W. & BÜCKING, W. (1998): Die Sturmwurf-Biozönosen in der Startphase der Bestandesentwicklung. – In: FISCHER, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf: 357–369. Ecomed, Landsberg.

FISCHER, C., PARTH, A. & SCHMIDT, W. (2009): Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. – Hercynia N.F. 42: 45–68. Halle.

GAUER, J. & ALDINGER, E. (Hrsg.) (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:1.000.000. – Mitt. Ver. Forst. Standortskd. Forstpfl. züchtg. 43: 1–324. Freiburg.

GREGOR, T. & SEIDLING, W. (1997): 50 Jahre Vegetationsentwicklung auf einer Schlagfläche im osthessischen Bergland. – Forstwiss. Centralbl. 116: 218–231.

HEINRICHS, S., SCHULTE, U. & SCHMIDT, W. (2011a): Veränderung der Buchenwaldvegetation durch Klimawandel? Ergebnisse aus Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. – Forstarchiv 82: 48–61. München.

–, WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2011b): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? – Biodiv. & Ecol. 4: in press.

HETZEL, G. & REIF, A. (1998): Vegetationsdifferenzierung und Baumartenverjüngung von Sturmwurfflächen auf Kalkverwitterungslehmen der Schwäbischen Alb. – In: FISCHER, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf: 169–187. Ecomed, Landsberg.

HOCHBICHLER, E., O'SULLIVAN, A., VAN HEES, A. & VANDEKERKHOVE, K. (2000): Working Group 2 „Recommendations for data collection in forest reserves, with an emphasis on regeneration and stand structure". – In: European Commission (Hrsg): COST Action E4 Forest Reserves Research Network: 135–181. Brüssel.

KAHLE, M, SCHULTE, U. & AKÇA, A. (1997): Ergebnisse der Wiederholungsaufnahme der Kernflächen der Naturwaldzelle „Ochsenberg". – In: LÖBF/LAFAO (Hrsg.): Ökologischer Waldbau. Tagungsband: Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten – Sektion Waldbau: 87–97.

KNAPP, H. D. & JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. – Schriftenr. Vegetationskd. 21: 21–54. Bonn.

KOCH, U. (2011): Bodenkarte zur Standorterkundung: Verfahren Ochsenberg, NWZ (Forst). Erläuterungen. Krefeld (Geol. Dienst Nordrh.-Westf.). – Auszug aus dem digitalen Fachinformationssystem Bodenkunde.

KOMPA, T. (2004): Die Initialphase der Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchen-Wäldern auf Zechstein- und Buntsandstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Uni Göttingen, Elektronische Dissertation: URL: http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2005/kompa/index.html.

– & SCHMIDT, W. (2005): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Zechstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – Hercynia N.F. 38: 233–261. Halle.

– & – (2006): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. – Forstarchiv 77: 3–19. München.

Koperski, M., Sauer, M., Braun, W. & Gradstein, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. 34: 1–519. Bonn.

Korpel, S. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. – Fischer-Verlag, Stuttgart: 300 S.

Kuhl, W.-E. & Norra, U.N. (1992). Luftbildgestützte Dokumentation und Auswertung von Eisbruchflächen in Ostwestfalen. – Forstarchiv 63: 149–154. München.

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.

Lässig, R. & Motschalow, S.A. (2000) Vielfältige Strukturen nach Windwurf in Naturwäldern. – Wald und Holz 12/2000: 39–43.

Leuschner, C. (1998): Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 10: 5–18. Hannover.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J. & Marchetti, M. (2009): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. – For. Ecol. Manage. 259: 698–709.

Łysik, M. (2008): Ten years of change in ground layer vegetation of European beech forest in the protected area (Ojców National Park, South Poland). – Pol. J. Ecol. 56: 17–31. Łomianki.

Mayer, P., Abs, C. & Fischer, A. (2004): Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian forest – key factors and relevance for forest dynamics. – For. Ecol. Manage. 188: 279–289.

McCune, B. & Grace, J.B. (2002): Analysis of ecological communities. – Oregon, USA: MjM Software Design.

Meyer, P. & Schmidt, M. (2008): Aspekte der Biodiversität von Buchenwäldern – Konsequenzen für eine naturnahe Bewirtschaftung. – Beitr. Nordwestdtsch. Forstl. Versuchsanst. 3: 159–192. Göttingen.

–, Ackermann, J., Balcar, P., Boddenberg, J., Detsch, R., Förster, B., Fuchs, H., Hoffmann, B., Keitel, W., Kölbel, M., Köthke, C., Koss, H., Unkrig, W., Weber, J. & Willig, J. (2001) Untersuchung der Waldstruktur und ihrer Dynamik in Naturwaldreservaten – Methodische Empfehlungen. – IHW-Verlag, Eching: 107 S.

–, Tabaku, V. & Lüpke, B.v. (2003): Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder. Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. – Forstwiss. Centralbl. 122: 47–58.

Nowack, K.-H. & Weitemeier, M. (1993): Wiederholungskartierung der Naturwaldzelle Nr. 61 Ochsenberg – Vegetationsperiode 1993. – Unveröffentlichtes Gutachten.

Oheimb, G.v. (2003): Einfluss forstlicher Nutzung auf die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Gefäßpflanzen in norddeutschen Laubwäldern. – Schriftenr. Naturwiss. Forsch.ergeb. 70: 1–276. Hamburg.

Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Srandovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K. & Virtanen, R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. – Conserv. Biol. 24: 101–112.

Remmert, H. (1985): Was geschieht im Klimax-Stadium? Ökologisches Gleichgewicht aus desynchronen Zyklen. – Naturwissenschaften 72: 505–512.

– (1987): Sukzession im Klimax-System. – Verh. Ges. Ökol. 16: 27–34.

– (1991a): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht. – Laufener Seminarbeitr. (Ber. ANL) 5/91: 5–15.

– (1991b): The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview. – Ecol. Stud. 85: 1–21. Heidelberg.

Röhrig, E., Bartsch, N. & Lüpke, B.v. (2006) Waldbau auf ökologischer Grundlage. – Ulmer, Stuttgart: 479 S.

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

Sayer, U. & Reif, A. (1998): Entwicklung der Vegetation im überregionalen Vergleich. – In: Fischer, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf: 146–168. Ecomed, Landsberg.

Schmidt, M. & Schmidt, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – Forstarchiv 78: 205–214. München.

–, Kriebitzsch, W.-U. & Ewald, J. (2011): Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. – BfN-Skripten 299: 1–111. Bonn.

SCHMIDT, W. (1996): Zur Entwicklung der Verjüngung in zwei Femellücken eines Kalkbuchenwaldes. – Forst u. Holz 51: 201–205.
– (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. – Forstwiss. Centralbl. 116: 207–217.
– (1998): Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder – Kritische Anmerkungen zum Mosaik-Zyklus-Konzept. – Natursch. Landschaftspl. 30: 242–249. Bonn.
SCHULTE, U. & SCHEIBLE, A. (2005): Atlas der Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. – Landesanst. f. Ökol., Bodenord. Forst. NRW: 1–171.Recklinghausen.
TABAKU, V. & MEYER, P. (1999): Lückenmuster albanischer und mitteleuropäischer Buchenwälder unterschiedlicher Nutzungsintensität. – Forstarchiv 70: 87–97. München.
THOMAS, A., MROTZEK, R. & SCHMIDT, W. (1995): Biomonitoring in Buchenwäldern. Aufgaben, Methoden und Organisation eines koordinierten Biomonitoringsystems in naturnahen Waldökosystemen der Bundesrepublik Deutschland. – Ang. Landschaftsökol. 6: 1–150. Bonn.
ULANOVA, N.G. (2000): The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. – For. Ecol. Manage. 135: 155–167.
WAGNER, S. (1999): Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchen-Mischbeständen. – Schr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. Nieders. Forstl. Versuchsanst. 129: 1–262. Frankfurt/M.
WILLIG, J. (2002): Sturmwurf im Naturwaldreservat Weiherskopf – Forschungskonzept, Vegetations- und Verjüngungsentwicklung. – Mitt. Hess. Landesforstverwalt. 38: 35–48. Bad Orb.
WILMANNS, O., BAUER, E.-M., GOETZE, D. & HERMANN-NITTRITZ, B. (1998): Populationsbiologische Studien auf Sturmwurf- und Kahlschlagflächen. – In: FISCHER, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf: 130–145. Ecomed, Landsberg.
WINTERHOFF, B., SCHÖNFELDER, E. & HEILIGMANN-BRAUER, G. (1995): Sturmschäden des Frühjahrs 1990 in Hessen: Analyse nach Standorts-, Bestandes- und Behandlungsmerkmalen. – Hess. Landesanst. f. Forsteinricht., Waldforsch. u. Waldökol., Forschungsber. Band 20: 1–176.
WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 S.
WOHLGEMUTH, T., KULL, P. & WÜTHRICH, H. (2002): Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. – For. Snow Landsc. Res. 77: 17–47. Birmensdorf.
WOLF, G. (1991): Vegetationskundliche Dauerbeobachtung auf Probestreifen am Beispiel der Naturwaldzelle „Oberm Jägerkreuz“. – Schriftenr. Vegetationskd. 21: 185–208. Bonn.

Steffi Heinrichs, Wolfgang Schmidt
Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen
Burckhardt-Institut, Georg-August-Universität Göttingen
Büsgenweg 1
37077 Göttingen
E-Mail: sheinri@gwdg.de; wschmid1@gwdg.de

Uta Schulte
Landesbetrieb Wald und Holz NRW
Brößweg 40
45897 Gelsenkirchen
E-Mail: Uta.Schulte@wald-und-holz.nrw.de

Manuskript eingereicht am 09.12.2011, endgültig angenommen am 14.02.2012.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: NS_32

Autor(en)/Author(s): Heinrichs Steffi, Schulte Uta, Schmidt Wolfgang

Artikel/Article: Eisbruch im Buchenwald - Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle "Ochsenberg" (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen) 7-29