

Sommergrüne Laubwälder der boreo-nemoralen Zone Nordeuropas

– Martin Diekmann –

Zusammenfassung

Laubwälder haben in Nordeuropa von Natur aus eine geringe Ausdehnung und sind zudem durch den Menschen stark in ihrer Ausbreitung zurückgedrängt worden. In der boreo-nemoralen Zone Schwedens und S-Norwegens, in die die Buche klimatisch bedingt kaum noch vordringt, können sich Laubwälder überall dort gegen die Konkurrenz von *Picea abies* erwehren, wo das Klima besonders mild und warm und/oder die Bodenbedingungen besonders günstig sind. Vier Waldtypen können unterschieden werden: Der auch im west- und mitteleuropäischen Raum verbreitete Birken-Eichenwald mit *Quercus robur* und *Q. petraea* hat seinen Schwerpunkt in den küstennahen Gebieten und wird auf seinen durch niedrigen pH und Nährstoffarmut geprägten Standorten nach Norden hin zunehmend von Fichten-dominierten Wäldern abgelöst. Der für die boreo-nemorale Zone besonders typische, an nährstoffreichere Böden gebundene Edellaubmischwald mit Linde ist auf der Ostseeinsel Öland und in den kontinentalen Regionen O-Schwedens relativ häufig, hat aber auch im übrigen Gebiet eine weite, allerdings meist auf lokalklimatisch warme Hang- und Seestandorte beschränkte Verbreitung. Die Baumschicht dieser Wälder ist gekennzeichnet durch das Vorkommen aller im Gebiet vertretenen Edellaubhölzer, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus* spp., *Tilia cordata* und *Ulmus glabra*, und auch die anderen Vegetationsschichten weisen einen hohen Artenreichtum auf. Auf den fruchtbarsten Böden finden sich Ulmen-Eschenwälder mit *Fraxinus excelsior* und *Ulmus glabra*, lokal auch *U. minor*, die generell weniger artenreich sind, aber einen ausgeprägteren Frühjahrsaspekt zeigen. Erlen-Eschenwälder mit *Alnus glutinosa*, im Norden zunehmend mit *A. incana*, kommen ähnlich denen in Mitteleuropa an Bach- und Flussläufen sowie an nassen Hangfüßen vor und zeichnen sich durch eine reiche Hochstauden- und Farnflora aus. Vor allem Edellaubmischwälder mit Linde und Ulmen-Eschenwälder sind durch den Menschen stark dezimiert und durch Jahrhunderte lange Laubwiesen- und Weidenutzung strukturell und floristisch verändert worden. Viele dynamische Veränderungen in den boreo-nemoralen Laubwäldern lassen sich auch auf die in den letzten Jahrzehnten umfangreichen Depositionen von Säuren und Stickstoff zurückführen.

Abstract: Deciduous forests of the boreo-nemoral zone in Northern Europe

In northern Europe, deciduous hardwood forests are naturally scarce. In the boreo-nemoral zone of southern Sweden and southern Norway, *Fagus sylvatica* is largely lacking due to climatic reasons. Here, broad-leaved trees are able to compete with *Picea abies* where either the climate is particularly mild and warm or the soil conditions are particularly favourable. Four forest types can be distinguished: The birch-oak forest with *Quercus robur* and *Q. petraea* is mainly confined to acid and nutrient-poor sites in coastal areas; towards the north, oak is replaced by spruce on these sites. As the most typical forest type of the boreo-nemoral zone, the mixed deciduous forest with lime is fairly common on the Baltic islands and in the continental areas of eastern Sweden, while in other areas of the region it exhibits a more restricted distribution and preference for slopes and lake sites with a warm local climate. The tree layer is characterised by a mixture of the total set of deciduous hardwood species occurring so far in the north, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus* spp., *Tilia cordata* and *Ulmus glabra*. The shrub and field layers are similarly species-rich. On the most fertile sites, elm-ash forests with *Fraxinus excelsior* and *Ulmus glabra*, locally also *U. minor*, are found. These are generally less species-rich, but show an especially rich spring aspect. Alder-ash forests with *Alnus glutinosa*, in the north increasingly with *A. incana*, are confined to brooks, river valleys and slope bottoms and characterised by tall herbs and ferns. The area of mixed deciduous forests with lime and of elm-ash forests has been drastically diminished by the activity of humans. The remaining stands have been used as wooded meadows or pastures for centuries, resulting in considerable changes in the structure and species composition of the woodlands. In the south-west, the dynamics of deciduous hardwood forests were also strongly affected in recent decades by the deposition of acidifying substances and nitrogen.

Keywords: alder-ash forest, birch-oak forest, deciduous hardwood forest, elm-ash forest, limes norrlandicus, mixed deciduous forest with lime, *Tilio-Acerion*, wooded meadow.

1. Einleitung

„We travelled towards Resmo along the bottom of the slope, which was very steep with bare cliffs on our left, and the sea on our right. The road passed through the most beautiful groves one could ever see, which for beauty surpassed all other places of Sweden and competed with all in Europe; they consisted of lindens, hazel and oak, with the ground smooth and green, without rocks or moss; here and there were the most delightful meadows and cornfields.“

Diese Zeilen aus dem Bericht über Linnés Reise nach Öland und Gotland (LINNÆUS 1745) machen deutlich, dass Nordeuropa nicht nur von immergrünen, borealen Nadelwäldern, Seen und Tundra geprägt ist, sondern in Teilen auch von sommergrünen Laubwäldern der *Quercus-Fagetea*. Kennzeichnend für Skandinavien ist ein ausgeprägter thermischer Gradient mit nach Norden zu stark abnehmenden Mittel- und Extremtemperaturen, der mit einer deutlichen Zonierung der Vegetation einhergeht (AHTI et al. 1968). Die nemorale Zone umfasst den äußersten Süden von Schweden und Norwegen und ist durch Laubbäume, v.a. *Fagus sylvatica* und *Carpinus betulus*, charakterisiert, während Nadelhölzer natürlich selten oder auf Anpflanzungen zurückzuführen sind. In der boreo-nemorale (hemi-borealen) Zone, die nach Norden mit dem sogenannten limes norrlandicus (gleichbedeutend mit der Nordgrenze von *Quercus robur*) abschließt, finden sich sowohl Laub- und Nadelwälder. Das Mosaik beider Waldtypen beruht auf klimatischen, edaphischen und historischen Faktoren, die weiter unten ausführlicher erläutert werden. Die boreale Zone nimmt die größte Fläche Nordeuropas ein und wird durch Fichten- und Kiefern- bzw. deren Mischwälder geprägt; Laubwälder sind hier nur noch als Pionierstadien (mit *Betula* spp. und *Populus tremula*) oder an azonalen Sonderstandorten (*Alnus incana*-Bruchwälder) zu finden. In der nördlichen borealen (oder subalpinen) Zone treten auch die Nadelhölzer zurück und weichen einem reinen Birkenwald mit *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*. Nördlich (oder oberhalb) der borealen Zone schließt sich die waldfreie arktische (alpine) Zone an. Die durch einen Baumartenwechsel geprägte Zonierung geht einher mit einer Veränderung der Vegetation anderer Schichten. Im Folgenden soll auf die von sommergrünen Arten dominierten Laubmischwälder der boreo-nemorale Zone eingegangen werden, während im Hinblick auf die anderen Waldtypen auf die Literatur verwiesen wird. (Bruchwälder: VALLIN 1925, OLSSON 1974, BRUNET 1990; Buchen- und Hainbuchenwälder: LINDQUIST 1931, LINDGREN 1970, ØKLAND 1988, HUNTLEY et al. 1989, BJÖRKMAN 1997, BRUNET et al. 1997a, DIEKMANN et al. 1999, s. auch DIERSCHKE & BOHN 2004 in diesem Band; Birkenwälder: SJÖRS 1967, OKSANEN & VIRTANEN 1995, CARLSSON et al. 1999). Überblicke nordischer Laubwaldgesellschaften geben SJÖRS (1967), BERGEN-DORFF et al. (1979), DIEKMANN (1994, 1999), PÅHLSSON (1994) und DIERSSEN (1996).

2. Sommergrüne Laubwälder

In der boreo-nemorale Zone kommen Laub- und Nadelwälder Seite an Seite vor. Während Nadelwälder großflächig auf sauren und nährstoffarmen Böden dominieren, kommen von Laubbäumen beherrschte Wälder nur lokal häufiger vor, insbesondere an Standorten mit kalk- oder zumindest basenreichen, nicht zu nährstoffarmen Böden und in Gebieten mit milden Temperaturen und einer relativ langen Vegetationsperiode (s. DIEKMANN 1994, 1999). Der Großteil der potentiellen Laubwald-Standorte wird indes heute von landwirtschaftlich intensiv genutzten Äckern, Wiesen und Weiden eingenommen. Gebiete mit einem hohen Anteil an Laubwäldern in Schweden sind die Inseln Öland und Gotland, die küstennahen Festlands-Regionen, die Provinz Västergötland und die Umgebung des Mälaren-Sees. In Norwegen häufen sich die Vorkommen in den südöstlichen Provinzen und an den wintermilden Küstenbereichen des Südwestens. Finnland dagegen beherbergt kaum

noch geschlossene, reine Laubwälder (s. aber HINNERI 1972), jedoch noch viele der für diese typischen Arten sowie Mischwälder mit u.a. *Picea abies* und *Tilia cordata* (MÄKIRINTA 1968).

2.1. Übersicht

Die wichtigsten, in der gesamten Zone vorkommenden waldbildenden **Baumarten** sind *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* und *Ulmus glabra*. Vor allem die beiden letztgenannten Arten treten an lokalklimatisch und edaphisch günstigen Standorten auch in der borealen Zone auf, schließen sich aber nicht mehr zu laubdominierten Wäldern zusammen. *Quercus petraea* ist auf relativ ozeanische Bereiche beschränkt, und *Ulmus minor* kommt ausschließlich auf den Ostseeinseln Öland und Gotland vor. An dauerhaft feuchten Ufern von Bächen und Flüssen erlangen *Alnus glutinosa* und weiter nördlich auch *A. incana* größere Häufigkeit. Andere Laubhölzer spielen nur als Waldpioniere oder Teil der unteren Baumschicht eine nennenswerte Rolle.

Ein auffälliges Charakteristikum vieler skandinavischer Laubwälder ist der hohe Deckungsgrad an **Sträuchern**, der zum einen auf die recht hohe Lichtdurchlässigkeit der Baumschicht (*Fagus* fehlt!) zurückzuführen, zum anderen aber auch nutzungshistorisch bedingt ist. Neben den hochwüchsigen *Corylus avellana* und *Crataegus* spp. sind vor allem *Lonicera xylosteum* und *Ribes alpinum* weit verbreitet.

Auch die **Krautschicht** ist in der Regel gut entwickelt. Besonders die Frühjahrsblüher, die sich aufgrund der spät steigenden Temperaturen erst im Mai voll entwickeln, decken den Waldboden häufig zu fast 100% ab. Häufige Arten sind z.B. *Anemone nemorosa* (im Süden auch *A. ranunculoides*), *Gagea lutea*, *Ranunculus auricomus* und *R. ficaria*. Der Sommeraspekt ist optisch weniger auffällig, doch insgesamt durch eine erstaunliche Artenvielfalt gekennzeichnet.

Eine dichte **Mooschicht** tritt nur dann auf, wenn Laub- und Streuschicht dünn sind und sich schnell abbauen, und wenn das Wachstum der Moose durch hohe Boden- und/oder Luftfeuchtigkeit begünstigt wird. In den Laubwäldern der relativ kontinentalen Gebiete auf nährstoffreichen, frischen, aber nicht feuchten Böden spielen Kryptogamen generell eine nur geringe Rolle.

2.2. Artenreichtum und Lebensformen

Wie andere Vegetationstypen mit schwerpunktmäßig südlicher Verbreitung gehören die Laubwälder in Nordeuropa zu den artenreichsten Gemeinschaften, sowohl in Bezug auf Pflanzen als auch auf Tiere. Von den knapp 300 regelmäßig in Laubwäldern auftretenden Gefäßpflanzen können mehr als 100 als typische Laubwaldpflanzen gelten, kommen also nur selten außerhalb geschlossener Bestände vor. Artenreich sind jedoch nicht alle Laubwaldtypen: während die durchschnittlichen **Artenzahlen** auf den sauersten und nährstoffärmsten bzw. basenreichsten und fertilsten Böden oft relativ gering sind, weisen mittlere Standorte eine hohe Phytodiversität auf. Abb. 1 zeigt stellvertretend auch für andere Regionen den unimodalen Zusammenhang zwischen Artenzahl und pH für Edellaubwälder auf Öland, der in ähnlicher Weise auch auf die Beziehung zwischen Artenzahl und Stickstoffversorgung zutrifft (DIEKMANN 1999).

Im Vergleich zu mitteleuropäischen Laubwäldern ist der Gesamtartenreichtum erwartungsgemäß geringer. Viele noch in Norddeutschland vorkommende Arten dringen nicht mehr nach Nordeuropa vor, und etliche Taxa erreichen in der nemoralen Zone im südlichen Schweden ihre nördliche Verbreitungsgrenze, z.B. *Lunaria rediviva* und *Thalictrum aquilegifolium* (Tab. 1). Dennoch ist die Artenzahl boreo-nemoraler Laubwälder sehr hoch, nicht zuletzt deshalb, weil manche Arten wie *Actaea spicata*, *Geranium sylvaticum*, *Melica nutans* und *Rubus saxatilis* viel höhere Stetigkeiten aufweisen als in Mitteleuropa. Innerhalb der boreo-nemoralen Zone Skandinaviens lässt sich eine **geographische Differenzierung** beobachten: die Laubwälder der südlichen Provinzen, allen voran die der „Kalkinsel“ Öland, sind

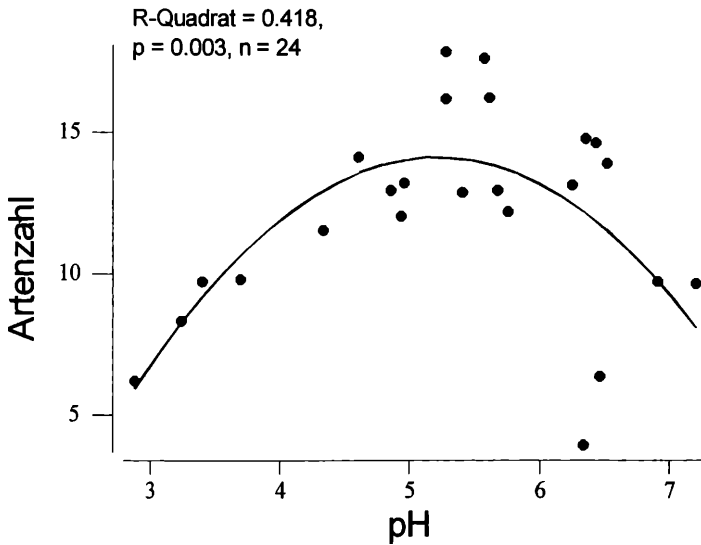


Abb. 1: Beziehung zwischen Artenreichtum und pH (KCl) in 1 m²-Flächen in Laub-Mischwäldern auf Öland. Jeder Punkt repräsentiert einen Durchschnittswert von 20, in einem Transekt angeordneten Flächen. Nach DUPRÉ et al. (2002) verändert.

deutlich artenreicher als die der nördlicheren Regionen (DUPRÉ et al. 2002), und östliche und kontinentalere Bereiche weisen mehr Arten auf als die westlicheren Bereiche (Tab. 1). Laubwaldbestände nahe des *limes norrlandicus* sind erwartungsgemäß floristisch stark verarmt.

Wie in vielen anderen Gebieten Europas werden die skandinavischen Laubwälder dominiert von Hemikryptophyten und Geophyten, während Chamaephyten nur in bodensauren Wäldern höhere Deckungsgrade erreichen. Im Unterschied zu süd-, südwest- und westeuropäischen Regionen fehlen immergrüne Arten aufgrund der niedrigen Wintertemperaturen fast völlig. Zu den wenigen Ausnahmen zählen *Hedera helix* und *Lonicera periclymenum*, die jedoch auf den äußersten Süden und Westen Skandinaviens beschränkt bleiben. Geradezu relikitär verhält sich *Viscum album*, das nur in zwei Gebieten im östlichen Småland und im Bereich des Mälaren-Sees vorkommt.

Tabelle 1: Geographische Differentialarten südskanadinischer Laubmischwälder

Südlich	Westlich	Östlich	Nördlich
<i>Corydalis cava</i>	<i>Ajuga pyramidalis</i>	<i>Campanula persicifolia</i>	<i>Actaea spicata</i>
<i>Lunaria rediviva</i>	<i>Blechnum spicant</i>	<i>Daphne mezereum</i>	<i>Convallaria majalis</i>
<i>Petasites albus</i>	<i>Galium saxatile</i>	<i>Laserpitium latifolium</i>	<i>Equisetum pratense</i>
<i>Primula elatior</i>	<i>Hedera helix</i>	<i>Lonicera xylosteum</i>	<i>Fragaria vesca</i>
<i>Pulmonaria officinalis</i>	<i>Lonicera periclymenum</i>	<i>Melampyrum nemorosum</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>
<i>Stellaria nemorum</i>	<i>Polygonatum verticillatum</i>	<i>Pulmonaria obscura</i>	<i>Maianthemum bifolium</i>
ssp. <i>montana</i>		<i>Ranunculus cassubicus</i>	<i>Melica nutans</i>
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>		<i>Sorbus intermedia</i>	<i>Rubus saxatilis</i>
<i>Veronica montana</i>		<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	<i>Veronica chamaedrys</i>

2.3. Differenzierung und Verbreitung von Waldgesellschaften

Innerhalb des Kerngebietes der boreo-nemoralen Zone ergibt sich eine Differenzierung in vier Waldtypen, die mit einer Ausnahme auch in der angrenzenden nemoralen Zone Schwedens und Norwegens zu finden sind: Birken-Eichenwälder, Edellaubmischwälder mit Linde, Ulmen-Eschenwälder und Erlen-Eschenwälder. Die wichtigsten strukturellen, floristischen und standörtlichen Merkmale dieser Waldtypen sollen im Folgenden beschrieben werden.

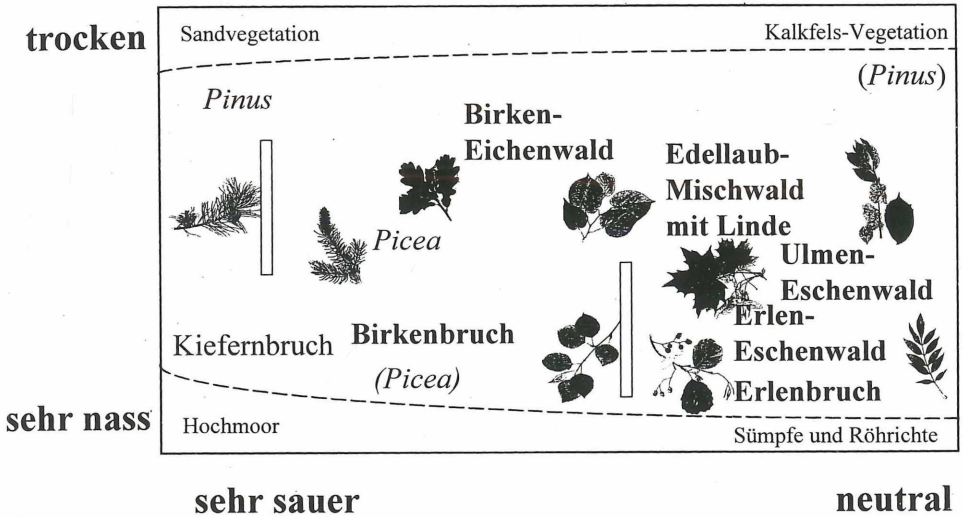


Abb. 2: Ungefäher Feuchtigkeits- und Säurebereich der wichtigsten Waldtypen und Baumarten (Zeichnungen) in der boreo-nemoralen Zone (nach DIEKMANN 1999, verändert).

2.3.1. Birken-Eichenwälder

Auf den sauersten und nährstoffärmsten, laubwaldfähigen Standorten finden sich von *Quercus robur* und *Q. petraea* geprägte Birken-Eichenwälder (Abb. 2), vor allem in den subozeanischen Küstengebieten in SW- und SO-Schweden. Die Bestände stocken meist auf kleinen Kuppen oder Hängen über oligotrophen Braunerden, Rankern oder podsoligen Böden mit starker Moder- oder Rohhumusaufgabe. Diese auch in der nemoralen Zone Südschwedens häufigen Wälder (OLSSON 1974) sind deutlich schlechtwüchsiger und lichter als andere Laubwälder, was vor allem auf die küstennahen, Wind und Salz ausgesetzten sogenannten Krattwälder zutrifft (SJÖRS 1967). Ökologisch sind die Bestände charakterisiert durch sehr saure (pH < 4, mitunter < 3) Böden mit einer schlechten Stickstoffnachlieferung (C/N im Mittel um 30) und nur mäßige Wasserversorgung (Abb. 3).

Entsprechend der Bestandesstruktur und den Bodenbedingungen ist der Unterwuchs geprägt von lichtbedürftigen, säureertragenden Sträuchern (*Frangula alnus*, *Juniperus communis*) und krautigen Arten (*Agrostis capillaris*, *Melampyrum pratense* usw.; Tab. 2). Die offene und gering produktive Krautschicht ermöglicht das Vorkommen einer dichten Moosdecke mit z.B. *Dicranum* ssp. und *Pleurozium schreberi*, zumeist Arten, die auch für Nadelwälder typisch sind. Tatsächlich werden Birken-Eichenwälder nach Norden zu immer seltener und schließlich von den floristisch ähnlichen Nadelwäldern abgelöst. Ausführliche Darstellungen der Vegetations- und standörtlichen Differenzierung skandinavischer Birken-Eichenwälder finden sich bei OLSSON (1974, 1975), RÜHLING & TYLER (1986), DIEKMANN (1994) und BRUNET et al. (1996, 1997b).

2.3.2. Edellaubmischwälder mit Linde

Auf den im Hinblick auf Basen-, Nährstoff- und Wasserversorgung mittleren Standorten treten ausgesprochen diverse Edellaubmischwälder auf, denen in Struktur und Artenzusammensetzung ein Gegenstück in der nemoralen Zone Schwedens fehlt (Abb. 2). Dies ist darauf zurückzuführen, dass entsprechende Standorte hier von Natur aus von der Buche dominiert werden. Diese Edellaubmischwälder repräsentieren den in Skandinavien häufigsten und am weitesten verbreiteten Laubwaldtyp, besonders in den östlichen Regionen Schwedens. Während die Wälder im Westen und Norden meist an lokalklimatisch günstige Hanglagen und Seeufer gebunden sind (Abb. 4), nehmen sie im Südosten, vor allem auf

Birken-Eichenwald Edellaub-Mischwald Ulmen-Eschenwald Erlen-Eschenwald
mit Linde

Anemone nemorosa, *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *Corylus avellana*, *Eurhynchium hians*,
Poa nemoralis, *Populus tremula*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Ribes alpinum*, *Sorbus aucuparia*, *Viola riviniana*

Brachythecium veitinum, *Calamagrostis arundinacea*,
Campanula persicifolia, *Hieracium* sect. *Vulgata*,
Lathyrus linifolius, *Luzula pilosa*, *Melampyrum*
pratense, *Polygonatum odoratum*, *Solidago virgaurea*,
Veronica chamaedrys

Dactylis glomerata, *Poa nemoralis*, *Quercus robur*, *Ribes alpinum*

Brachypodium sylvaticum, *Bromopsis benekenii*,
Cornus sanguinea, *Crataegus* spp., *Epipactis helle-*
borine, *Euonymus europaeus*, *Hedera helix*, *Melica*
uniflora, *Orchis mascula*, *Viola reichenbachiana*

Acer platanoides, *Actaea spicata*, *Anemone ranunculoides*, *Carex sylvatica*,
CirripHYllum piliferum, *Corylus avellana*, *Deschampsia cespitosa*, *Dryopteris flix-*
mas, *Elymus caninus*, *Eurhynchium angustirete*, *E. striatum*, *Fissidens* spp., *Geum*
urbanum, *Geranium sylvaticum*, *Lonicera xylosteum*, *Paris quadrifolia*, *Plagio-*
minium undulatum, *Prunus padus*, *Ranunculus auricomus*, *R. ficaria*, *Rubus caesius*,
Ulmus glabra

<i>Allium ursinum, Campanula latifolia, Fraxinus excelsior, Stachys sylvatica</i>			
<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Laserpitium latifolium</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Lathyrus vernus</i>	<i>Athyrium filix-femina</i>	
<i>Betula</i> spp.	<i>Melampyrum nemorosum</i>	<i>Brachythectium rivulare</i>	
<i>Dicranum scoparium</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Caltha palustris</i>	
<i>Festuca ovina</i>		<i>Cardamine amara</i>	
<i>Frangula alnus</i>		<i>Carex remota</i>	
<i>Hieracium umbellatum</i>		<i>Crepis paludosa</i>	
<i>Hylacomium splendens</i>		<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	
<i>Hypericum</i> spp.		<i>Equisetum pratense</i>	
<i>Juniperus communis</i>		<i>Impatiens noli-tangere</i>	
<i>Leucobryum glaucum</i>		<i>Matteuccia struthiopteris</i>	
<i>Lonicera periclymenum</i>		<i>Ranunculus repens</i>	
<i>Pleurozium schreberi</i>		<i>Rhizomnium punctatum</i>	
<i>Quercus petraea</i>		<i>Stellaria nemorum</i> ssp. <i> nemorum</i>	
<i>Rumex acetosa</i>		<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	
<i>Trientalis europaea</i>			
<i>Vaccinium</i> spp.			

Öland, auch großflächig ebene Standorte ein. Kennzeichnend sind flach- bis mittelgründige Braunerden, aber auch Ranker und Rendzinen bzw. verwandte Bodentypen. Der mittlere Standortcharakter dieser Edellaubmischwälder drückt sich auch in den Messwerten wichtiger Bodenfaktoren aus (Abb. 3; vgl. KLÖTZLI 1975a, b): die pH-Werte schwanken sehr um einen mittleren Bereich von ca. 5, und auch das C/N-Verhältnis variiert stark, ist jedoch mit im Mittel 20 deutlich niedriger als im Birken-Eichenwald. Das Feuchtigkeitsspektrum der beiden genannten Waldgesellschaften ist ähnlich, nur auf Öland nehmen die Bestände auch stark wechselfeuchte Standorte ein.

Die strukturell und floristisch sehr vielfältigen Edellaubmischwälder sind geprägt durch die Beteiligung aller in der Region vorkommenden Edellaubhölzer. Während *Quercus robur* die Bestände meist dominiert, aber nicht darauf beschränkt ist, stellt *Tilia cordata* eine gute Charakterart dieses Waldtyps dar (DIEKMANN 1996). Daneben spielen *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* und *Ulmus glabra* eine wichtige, aber je nach Untergesellschaft und Region unterschiedliche Rolle. Diese Vielfalt an Baumarten ist auch auf Strauch- und Krautschicht übertragbar. *Corylus avellana*, *Crataegus* spp. und *Lonicera xylosteum* bilden einen oft dichten Unterwuchs, vor allem in ehemals stark vom Menschen geprägten Beständen. Die Krautschicht ist ausgesprochen artenreich, da mit Ausnahme weniger stark säureertragender, aber konkurrenzschwacher Arten des Birken-Eichenwaldes sowie der im Hinblick auf Nährstoffe anspruchsvollsten Arten die gesamte Garnitur der nordischen Laubwaldpflanzen vertreten ist. Typische, in anderen Gesellschaften fehlende oder seltene Arten sind *Laserpitium latifolium* (im Osten) und *Lathyrus vernus*. Auf Öland, wo der Edellaubmischwald mit Linde weiter verbreitet ist als in anderen Regionen Schwedens, tritt noch eine ganze Reihe weiterer Arten auf, die auf dem Festland selten oder auf den äußersten Süden beschränkt sind, z.B. *Anemone ranunculoides*, *Brachypodium sylvaticum* und *Orchis mascula*. Im Gegensatz zu den anderen Strata ist die Moosschicht in der Regel nur schwach ausgeprägt.

Die strukturelle Vielfalt der Wälder ist durch die Tätigkeit des Menschen verstärkt worden. So weicht der aus ehemaligen Laubwiesen hervorgegangene Eichen-Haselwald stark von der eben gegebenen Beschreibung ab: hier sind neben *Quercus robur* und *Corylus avellana* nur wenige andere holzige Arten zu finden (Abb. 5), und in den im Sommer ausgesprochen dunklen und einheitlich zweischichtigen Beständen ist die Artenzahl gering, weil nur schattenertragende Arten wie *Oxalis acetosella* größere Populationen ausbilden können (DIEKMANN 1994). Auch auf Gotland weichen die Wälder dieses Typs in Struktur und Artenzusammensetzung stark von denen des Festlands und Ölands ab: hier dominieren *Quercus robur* und *Fraxinus excelsior*, lokal auch *Ulmus minor*; die Bestände dieses Eichen-Eschenwaldes sind relativ artenarm, bedingt durch die Inselform, aber auch walddesichtliche Faktoren.

Der weiten Verbreitung der Wälder entsprechend gibt es viele Beschreibungen der Gesellschaft, darunter SJÖGREN (1961, 1964), KLÖTZLI (1975a) und DIEKMANN (1994, 1999).

Auch in SO-Norwegen kommen Edellaubmischwälder mit Linde vor, vornehmlich an steilen, südexponierten Hängen über basenreichen Gesteinen. Ausführliche pflanzensoziologische und ökologische Beschreibungen dieser Wälder finden sich bei BJØRNSTAD (1971) und KIELLAND-LUND (1981). Im westlichen Norwegen treten ebenfalls lindenreiche Laubwälder auf, sind jedoch nur schwer von den weiter unten beschriebenen Ulmen-Eschenwäldern abgrenzbar (AUNE 1973, FREMSTAD 1979, MOEN 1987).

2.3.3. Ulmen-Eschenwald

In einigen wenigen Gebieten Südskandiaviens treten – über kalkreichen Gesteinen oder postglazialen Ablagerungen – besonders basen- und nährstoffreiche, frische bis feuchte Lehmböden auf, besonders auf Öland (Abb. 6), in Västergötland, im westlichen Östergötland und im Bereich des Mälaren-Sees. Hier finden sich die bestwüchsigen Laubwälder der boreo-nemoralen Zone, die in vieler Hinsicht an die Schatthang- und Schluchtwälder Mitteleuropas erinnern (Abb. 2). Die in Abb. 3 wiedergegebenen Messungen machen den ausge-

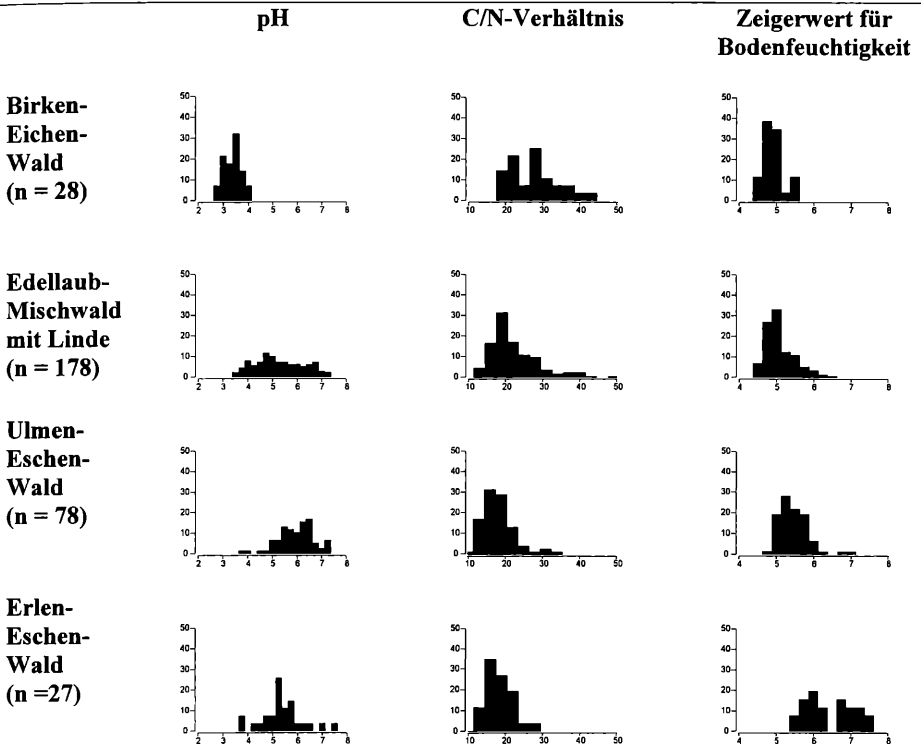


Abb. 3: Histogramme wichtiger Bodenfaktoren für die vier wichtigsten Gesellschaften von Laubwäldern in der boreo-nemoralen Zone. Für insgesamt 311 Aufnahmeflächen wurden der pH(KCl)-Wert und das Verhältnis von C_{gesamt} zu N_{gesamt} im Oberboden gemessen sowie anhand der Vegetation der mittlere Zeigerwert für Bodenfeuchtigkeit bestimmt.

prägt fertilen Charakter der Standorte dieser Wälder deutlich. Entsprechend den hohen pH-Werten (meist zwischen 5.5 und 7.0) und niedrigen C/N-Verhältnissen (10–25) sind die Böden meist als eutrophe Braunerden mit Mullaufgabe entwickelt.

Diese auch in der nemoralen Zone in Schonen vorkommenden Wälder (LINDQUIST 1938, BRUNET 1991) sind durch *Fraxinus excelsior* und *Ulmus glabra* gekennzeichnet, auf Öland auch durch *U. minor* (Tab. 2). Der geringe Lichteinfall und die durch die gute Nährstoffversorgung bedingte große Konkurrenzkraft hochwüchsiger Stauden ziehen eine relative Artenarmut in Strauch- und Krautschicht nach sich. Grasartige treten zurück zugunsten breitblättriger, oft klonal wachsender Arten wie *Allium ursinum* und *Mercurialis perennis*. Der Frühjahrsaspekt mit zahlreichen Geophyten ist besonders gut entwickelt. Als Charakterart des Ulmen-Eschenwaldes im Süden des Gebiets dient *Corydalis cava*. In Uppland, an der Nordgrenze dieses Waldtyps, sind die Bestände floristisch stark verarmt und eher durch das Fehlen vieler Arten des Edellaubmischwaldes mit Linde charakterisiert. Auf Öland, wo es besonders eindrucksvolle Ulmen-Eschenwälder gibt, erreichen auch einige Orchideen (z.B. *Listera ovata* und *Orchis mascula*) eine hohe Stetigkeit. Besonders in den Varianten auf feuchten Böden sind die Bestände durch eine hohe Deckung und Diversität an Moosen geprägt (*Brachythecium rutabulum*, *Eurhynchium* spp., *Fissidens* spp. und *Plagiomnium* spp.).

Auch in der Oslo-Region SO-Norwegens können lokal Ulmen-Eschenwälder auftreten, v.a. in basenreichen, lokalklimatisch günstigen Hanglagen (KIELLAND-LUND 1981). Aus Schweden finden sich ausführliche Beschreibungen dieses Waldtyps u.a. bei SJÖGREN (1961, 1964), KLÖTZLI (1975a) und DIEKMANN (1994, 1999).



Abb. 4: Edellaub-Mischwald mit Linde bei Ragnhildsvik nahe Uppsala, Mai 1989. Der von *Tilia cordata* geprägte Bestand grenzt unmittelbar an den Mälaren-See (Hintergrund) an.



Abb. 5: Eichen-Haselwald mit ausgeprägtem Frühjahrsaspekt von *Anemone nemorosa*. Südlich Kalmar, Mai 1989.



Abb. 6: Ulmen-Eschenwald mit *Ulmus minor* in Stora Dalby lund, Öland, Mai 1987.

2.3.4. Erlen-Eschenwald

An sehr feuchten bis nassen Standorten, entweder an Hangfüßen oder entlang von Bächen und Flüssen, treten *Ulmus glabra* und die meisten anderen Baumarten mit Ausnahme von *Fraxinus* zugunsten von *Alnus* spp. zurück (Abb. 2). Die hier vorkommenden Wälder sind niedriger und weniger produktiv als die eben beschriebenen Ulmen-Eschenwälder. Die Bestände stocken auf alluvialen oder Gleyböden, die in Bezug auf C/N mit denen des Ulmen-Eschenwaldes vergleichbar sind (Abb. 3), jedoch im Mittel niedrigere pH-Werte (4–7) und deutlich höhere Zeigerwerte für Bodenfeuchtigkeit besitzen. Im Gegensatz zu diesen sind sie weiter verbreitet, weil auch an primär relativ ungünstigen Standorten durch die Wasserbewegung im oder auf dem Boden eine ständige Zufuhr von Nährstoffen und Sauerstoff erfolgt.

In der nemoralen (s. BRUNET 1991) und boreo-nemoralen Zone sind die Bestände durch *Fraxinus excelsior* und *Alnus glutinosa* charakterisiert. *A. glutinosa* spielt auch in den brackwasserbeeinflussten Landhebungsgeländen des schwedischen Ostseeraums eine wichtige Rolle (DIEKMANN 1999). Generell fallen beide Arten nördlich des limes norrlandicus weitgehend aus, wo sowohl die bachbegleitenden als auch die Ostseeküsten-Wälder durch *A. incana* dominiert werden (SJÖRS 1967, HAVAS 1967, ERICSON & WALLENTINUS 1979). In der borealen Zone tritt die Grauerle auch als Pionierbaumart auf feuchten bis nassen Nadelwaldstandorten hervor. Wie im Ulmen-Eschenwald ist der Unterwuchs der Erlen-Eschenwälder gekennzeichnet durch hochwüchsige Stauden wie *Filipendula ulmaria*, vor allem im Westen auch von Gefäßkryptogamen (*Equisetum* spp., *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*, Tab. 2). Als Charakterarten dienen u.a. *Cardamine amara*, *Chrysosplenium alternifolium* und *Impatiens noli-tangere* sowie einige Arten von Moosen, die generell hohe Deckungsgrade erreichen.

Während Erlen-Eschenwälder im Osten Skandinaviens selten sind oder gar fehlen (Öland), werden sie nach Westen zu häufiger (DIEKMANN 1994). Aus Norwegen gibt es zahlreiche Veröffentlichungen zu *Alnus glutinosa*- (KIELLAND-LUND 1981, FREMSTAD 1983) und vor allem *A. incana*-dominierten Feuchtwäldern (u.a. FREMSTAD &

ØVSTEDAL 1978, KLOKK 1982, ØVSTEDAL 1985, ODLAND 1992). Die boreo-nemoralen Wälder dieses Typs in Schweden sind u.a. von DIEKMANN (1994, 1999) beschrieben worden.

2.4. Syntaxonomische Klassifikation

Aufgrund der Artenarmut der Laubwälder am Nordrand ihres Areals in Skandinavien fällt es schwer, mit Hilfe des klassischen Charakter- und Differentialartenprinzips gute Assoziationen auszuscheiden. Dementsprechend gibt es verschiedene Vorstellungen zur Gliederung und syntaxonomischen Klassifikation dieser Wälder (KLÖTZLI 1975a, KIELLAND-LUND 1981, 1994, DIEKMANN 1994, PÅHLSSON 1994). Auf Verbands- und höheren Ebenen ist die Einordnung jedoch wenig umstritten und in Tab. 3 für das boreo-nemorale Gebiet Schwedens dargestellt. Alle Wälder können zu den *Quercus-Fagetea* und mit Ausnahme des Birken-Eichenwaldes auch zu den *Fagetalia sylvaticae* gestellt werden. Als floristisch nicht ganz eindeutig erscheint die Zuordnung des Edellaubwaldes mit Linde, doch ökologisch steht dieser, meist an lokalklimatisch günstige Hangstandorte gebundene Waldtyp dem *Tilio-Acerion* am nächsten. In Norwegen sind viele weitere Waldtypen beschrieben worden (z.B. FREMSTAD 1979, KIELLAND-LUND 1981, 1994), die jedoch den hier vorgestellten Typen oft ähneln und wohl nicht immer eigenständige Gesellschaften darstellen.

Tabelle 3: Syntaxonomische Klassifikation der wichtigsten Laubwald-Gesellschaften der boreo-nemoralen Zone Skandinaviens

Gesellschaft	Assoziation/Gesellschaft	Ordnung	Verband
Birken-Eichenwald	<i>Betulo-Quercetum</i> + <i>Holco mollis-Quercetum</i>	<i>Quercetalia</i> <i>roboris</i>	<i>Quercion roboris</i>
Edellaubmischwald mit Linde	<i>Ulmo-Tilietum</i>	<i>Fagetalia</i> <i>sylvaticae</i>	<i>Tilio platyphylli-</i> <i>Acerion</i> <i>pseudoplatani</i>
Eichen-Haselwald	<i>Quercus robur-</i> <i>Corylus avellana-</i> Gesellschaft		?
Eichen- Eschenwald	<i>Quercus robur-</i> <i>Fraxinus excelsior-</i> Gesellschaft		?
Ulmen-Eschenwald	<i>Ulmo-Fraxinetum</i>		<i>Tilio platyphylli-</i> <i>Acerion</i> <i>pseudoplatani</i>
Erlen-Eschenwald	<i>Fraxinus excelsior-Prunus</i> <i>padus-Gesellschaft</i> + <i>Alno incanae-Prunetum padi</i>		<i>Alno-Ulmion</i>

2.5. Dynamik

Die geringe und nach Norden zu abnehmende Ausdehnung von Laubwäldern in Skandinavien hat primär mit der zunehmenden Konkurrenzkraft der Nadelhölzer zu tun, sekundär aber auch mit der Abholzung der meisten Bestände zugunsten der Schaffung von Äckern und Grünland. Laubwald wäre die potentiell natürliche Vegetation vieler landwirtschaftlicher Nutzflächen zumindest in den wärmsten Gebieten der Region. Auch die noch vorhandenen Laubwälder sind stark vom Menschen beeinflusst worden, selbst in den relativ dünn besiedelten Teilen des Landes. Detaillierte Beschreibungen der Folgen anthropogener Tätig-



Abb. 7: Alte Hasel (*Corylus avellana*) in einer Laubwiese in der Provinz Uppland. Juni 1999.

keiten für die Verbreitung, Artenzusammensetzung und standörtlichen Bedingungen von Laubwäldern geben z.B. SJÖBECK (1931), MALMSTRÖM (1939), SELANDER (1955), EKSTAM & SJÖGREN (1973) und DIEKMANN (1994).

Laubwälder im Norden wurden auf vielfache Weise genutzt: als Bau- und Feuerholz, zur Gewinnung von Nahrung für Mensch und Vieh sowie als Weideland für Haustiere (Kühe, Pferde, Schafe und Schweine). Der Großteil des frei zugänglichen Waldes wurde als **Allmende** genutzt, während die dornnahen und eingezäunten Wälder den Bauern als sogenannte **Laubwiesen** dienten. Diese bestanden aus einem Mosaik einzelner Bäume und Baumgruppen sowie offener, wiesenartiger Bereiche, die regelmäßig gemäht und zuweilen nur im Herbst beweidet wurden. Die Bäume der Laubwiesen wurden regelmäßig genutzt, indem ihre Zweige und Blätter geschnitten und für den Winter als Viehfutter eingelagert wurden. Die Laubwiesenwirtschaft war von zentraler Bedeutung für die Viehhaltung der Bauern unter den kalten Klimabedingungen des Nordens. Mit Einführung des Kunstdüngers und anderer technischer Errungenschaften verlor diese jedoch an Bedeutung, so dass fast alle Laubwiesen aufgegeben und in Äcker, Grünland oder Wälder überführt wurden.

Den meisten Wäldern sieht man ihren Ursprung als Laubwiese bzw. Allmendeweide an: viele Bestände haben nach wie vor eine lockere Struktur mit vielen großen, sehr breitkronigen Bäumen, die kaum in einem geschlossenen Wald aufgewachsen sein können. Die Strauchschicht ist oft „unnatürlich“ dicht, Arten wie *Corylus avellana* und *Crataegus* spp. erreichen zuweilen Deckungswerte von mehr als 50%. Weniger augenfällig ist die Verschiebung der Häufigkeitsverhältnisse der Arten zugunsten derjenigen, die in den beweideten oder als Laubwiese genutzten Wäldern begünstigt wurden. Fruchtttragende Bäume und Sträucher wie *Quercus* und *Corylus* wurden von den Bauern über Jahrhunderte hinweg gefördert, ebenso wie *Fraxinus*, die in der Laubwiese besonders beliebt war, weil sie nährstoffreiche, als Winterfutter hervorragend geeignete Blätter und ein gutes Stockausschlagvermögen besitzt. So ist die Baumartenzusammensetzung der Eichen-Haselwälder Schwedens und der Eichen-Eschenwälder Gotlands vornehmlich auf die früheren Nutzungsformen zurückzuführen. Doch auch die naturnäheren Laubwälder sind ausgesprochen dynamisch und zeigen einen zunehmenden Kronenschluss, eine Abnahme lichtliebender Arten im

Unterwuchs und eine Regeneration des Waldes, die zu einer zunehmend standortgemäßen Baumartenkombination führt. Auf den fertilsten Standorten ist vielerorts eine Abnahme von *Fraxinus* sowie eine Zunahme von *Ulmus* zu beobachten (MALMER et al. 1978, PERSSON 1980, DIEKMANN 1994). Außer im Birken-Eichenwald verjüngt sich *Quercus* in Laubwäldern kaum noch, was die frühere Begünstigung der Art auf nährstoffreichen Standorten reflektiert. Zumindest im südwestlichen Skandinavien ist die Eiche jedoch ein starker Konkurrent der Nadelhölzer auf basen- und nährstoffarmen Böden und würde vermutlich Mischwälder mit der Fichte ausbilden, die heute waldwirtschaftlich bedingt selten sind. Generell ist die natürliche Häufigkeit von *Picea* an den heute Laubwälder tragenden Standorten umstritten; palynologische Untersuchungen deuten an, dass die Fichte – eine natürliche Waldentwicklung vorausgesetzt – in Laubwäldern eine im Vergleich zu heute höhere Stetigkeit erlangen könnte (BRADSHAW & HANNON 1989, BRADSHAW 1993).

2.6. Bedrohung

Der geringe Anteil der Laubwälder an der Landfläche Skandinaviens (in Schweden <1%) bringt es mit sich, dass die meisten der hier vorgestellten Gesellschaften samt vieler ihrer Arten recht selten (geworden) sind. Nur in wenigen Gebieten erlangen sie flächenmäßig eine größere Bedeutung, vor allem auf Öland. Doch auch hier sind die noch bestehenden Wälder von der in Nordeuropa ökonomisch so wichtigen Waldwirtschaft bedroht, zumal der Preis für Laubhölzer in den letzten Jahren gestiegen ist, was eine Abholzung auch kleiner „Laubwaldinseln“ als lohnend erscheinen lässt. Ein indirekter Effekt der früheren und jetzigen Dezimierung des Laubwaldareals ist eine zunehmende **Fragmentierung**, welche Genaustauschprozesse und Etablierungen neuer Populationen immer mehr erschweren. In den vergangenen Jahren haben verstärkte Schutzbemühungen in Schweden diesen Problemen Rechnung getragen, ohne indes die Situation grundsätzlich zu verbessern. Ein weiterer Effekt der Bewirtschaftung ist das fast völlige Verschwinden von großen, alten Bäumen und stehendem oder liegendem Totholz, was ausgesprochen nachteilig, weniger für Gefäßpflanzen, aber um so mehr für viele Moose und Flechten (sowie Insekten und andere Kleintiere) ist. Mangelnde Kontinuität hat generell zu einer verminderten Artendiversität von Pflanzen geführt, ohne dass die potentiellen Standorte an sich verschwunden wären (z.B. BRUNET 1993).

Standörtliche Veränderungen bringt dagegen die Immission von Luftverunreinigungen mit sich, vor allem von Stickstoff und Säuren. In SW-Schweden, wo die Deposition dieser Substanzen aufgrund der starken Industrialisierung, der Nähe zu Mitteleuropa und der hohen Niederschläge besonders hoch ist, sind Versauerung (FALKENGREN-GRERUP 1987, TAMM & HALLBÄCKEN 1988) und damit einhergehend Veränderungen in der Artenzusammensetzung der Krautschicht der Wälder (FALKENGREN-GRERUP 1986, 1989) die Folge. Immissionsbedingte Veränderungen sind auch in Norwegen nachgewiesen worden. Auch Moose sind von den genannten Luftverunreinigungen betroffen (HAL-LINGBÄCK 1992, SJÖGREN 1995). Neben einer Versauerung ist zunehmend eine Eutrophierung der Laubwaldböden zu beobachten, was ebenfalls zu Verschiebungen im Arten-gleichgewicht der Wälder führt (BRUNET et al. 1998, FALKENGREN-GRERUP et al. 1998, DIEKMANN et al. 1999).

Literatur

- AHTI, T., HÄMET-AHTI, L., JALAS, J. (1968): Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. – Ann. Bot. Fenn. 5: 169–211.
 AUNE, E.I. (1973): Forest vegetation in Hemne Sør-Trondelag, Western Central Norway. – Norske Vidensk. Selsk. Mus. Misc. 12: 1–87.
 BERGENDORFF, C., LARSSON, A., NIHLGÅRD, B. (1979): Sydliga lövskogsbestånd i Sverige. – Statens naturvårdsverk. Rapport. SNV PM 1278, Solna, 68 pp.
 BJÖRCKMAN, L. (1997): Bokens historia i Sverige – en litteraturoversikt. – Sven. Bot. Tidskr. 91: 573–583.

- BJØRNSTAD, A. (1971): A phytosociological investigation of the deciduous forest types in Søgne, Vest-Agder, South Norway. – *Norw. J. Bot.* 18: 191–214.
- BJØRNSTAD, O.N. (1991): Changes in forest soils and vegetation in Søgne, southern Norway, during a 20 year period. – *Holarct. Ecol.* 14: 234–244.
- BRADSHAW, R.H.W. (1993): Tree species dynamics and disturbance in three Swedish boreal forest stands during the last two thousand years. – *J. Veg. Sci.* 4: 759–764.
- , HANNON, G. (1989): The influence of disturbance on long-term successional processes in Swedish boreal forest. – *Stud. Plant Ecol.* 18: 36–37.
- BRUNET, J. (1990): Vegetationen i Skånes klubbalkskogar. – *Sven. Bot. Tidskr.* 84: 179–190.
- (1991): Vegetationen i Skånes alm- och askskogar. – *Sven. Bot. Tidskr.* 85: 377–384.
- (1993): Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in south Sweden. – *For. Ecol. Manage.* 61: 263–275.
- , DIEKMANN, M., FALKENGREN-GRERUP, U. (1998): Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in South Swedish oak forests. – *Environ. Poll.* 102, Suppl. 1: 35–40.
- , FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1996): Herb-layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. – *For. Ecol. Manage.* 88: 259–272.
- , –, – (1997a): Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. – *Ecography* 20: 513–520.
- , FALKENGREN-GRERUP, U., RÜHLING, Å., TYLER, G. (1997b): Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. – *J. Veg. Sci.* 8: 329–336.
- CARLSSON, B.A., KARLSSON, P.S., SVENSSON, B.M. (1999): Alpine and subalpine vegetation. – In: RYDIN, H., SNOEIJIS, P., DIEKMANN, M. (Red.): Swedish plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 84: 75–89.
- DIEKMANN, M. (1994): Deciduous forest vegetation in Boreo-nemoral Scandinavia. – *Acta Phytogeogr. Suec.* 80: 1–112.
- (1996): Ecological behaviour of deciduous hardwood trees in Boreo-nemoral Sweden in relation to light and soil conditions. – *For. Ecol. Manage.* 86: 1–14.
- (1999): Southern deciduous forests. – In: RYDIN, H., SNOEIJIS, P., DIEKMANN, M. (Red.): Swedish plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 84: 33–53.
- , BRUNET, J., RÜHLING, Å., FALKENGREN-GRERUP, U. (1999): Effects of nitrogen deposition: results of a temporal-spatial analysis of deciduous forests in South Sweden. – *Plant Biology* 1: 471–481.
- , EILERTSEN, O., FREMSTAD, E., LAWESSON, J.E., AUDE, A. (1999): Beech forest communities in the Nordic countries – a multivariate analysis. – *Plant Ecol.* 140: 203–220.
- DIERSSEN, K. (1996): *Vegetation Nordeuropas*. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- DIERSCHKE, H., BOHN, U. (2004): Mesophile Rotenbuchenwälder in Europa – *Tuexenia* 24: 19–56. Göttingen.
- EKSTAM, U., SJÖGREN, E. (1973): Studies of past and present changes in deciduous forest vegetation on Öland. – *Zoon Suppl.* 1: 123–135.
- ERICSON, L., WALLENTINUS, H.-G. (1979): Sea-shore vegetation around the Gulf of Bothnia. – *Wahlenbergia* 5: 1–142.
- FALKENGREN-GRERUP, U. (1986): Soil acidification and vegetation changes in deciduous forests in southern Sweden. – *Oecologia (Berl.)* 70: 339–347.
- (1987): Long-term changes in pH of forest soils in southern Sweden. – *Envir. Pollu.* 43: 79–90.
- (1989): Soil acidification and its impact on ground vegetation. – *Ambio* 18: 179–183.
- , BRUNET, J., DIEKMANN, M. (1998): Nitrogen mineralisation in deciduous forest soils in south Sweden in gradients of soil acidity and deposition. – *Envir. Pollu.* 102, Suppl. 1: 415–420.
- FREMSTAD, E. (1979): Phytosociological and ecological investigations of rich deciduous forests in Orkladalene, Central Norway. – *Norw. J. Bot.* 26: 111–140.
- (1983): Role of Black Alder (*Alnus glutinosa*) in vegetation dynamics in West Norway. – *Nord. J. Bot.* 3: 393–410.
- , ØVSTEDAL, D.O. (1978): The phytosociology and ecology of Grey Alder (*Alnus incana*) forests in central Troms, North Norway. – *Astarte* 11: 93–112.
- HALLINGBÄCK, T. (1992): The effects of air pollution on mosses in southern Sweden. – *Biol. Conserv.* 59: 163–170.
- HAVAS, P.J. (1967): Zur Ökologie der Laubwälder, insbesondere der Grauerlenwälder, an der Küste der Bottenwiek. – *Aquilo. Ser. Bot.* 6: 314–346.
- HINNERI, S. (1972): An ecological monograph on eutrophic deciduous woods in the SW archipelago of Finland. – *Ann. Univ. Turku. Ser. A II. Biol.-Geogr.-Geol.* 50: 1–131.

- HUNTLEY, B., BARTLEIN, P.J., PRENTICE, I.C. (1989): Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America. – *J. Biogeogr.* 16: 551–560.
- KIELLAND-LUND, J. (1981): Die Waldgesellschaften SO-Norwegens. – *Phytocoenologia* 9: 53–250.
- (1994): Syntaxonomy of Norwegian forest vegetation 1993. – *Phytocoenologia* 24: 299–310.
- KLOKK, T. (1982): Mire and forest vegetation from Klaebu, Central Norway. – *Gunneria* 40: 1–71.
- KLÖTZLI, F. (1975a): Edellaubwälder im Bereich der südlichen Nadelwälder Schwedens. – *Ber. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochsch. Stift. Rübel* 43: 23–53.
- (1975b): Zum Standort von Edellaubwäldern im Bereich des südlichen borealen Nadelwaldes. – *Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes.* 51: 49–64.
- LINDGREN, L. (1970): Beech forest vegetation in Sweden – a survey. – *Bot. Not.* 123: 401–424.
- LINDQUIST, B. (1931): Den skandinaviska bokskogens biologi. – *Sven. Skogsvårdsför. Tidskr.* 29: 179–532.
- (1938): Dalby Söderskog. En skånsk lövskog i forntid och nutid. – *Acta Phytogeogr. Suec.* 10: 1–273.
- LINNAEUS, C. (1745): Carl Linnaei – öländska och gothländska resa – förrättad Åhr 1741. Stockholm & Uppsala. (Transl. by Åsberg, M. & Stearn, W.T. 1973. Linnaeus's Öland and Gotland journey 1741. – *Biol. J. Linn. Soc.* 5: 1–107.)
- MÄKIRINTA, U. (1968): Haintypenundersökningen im mittleren Süd-Häme, Südfinland. – *Ann. Bot. Fenn.* 5: 34–64.
- MALMER, N., LINDGREN, L., PERSSON, S. (1978): Vegetation succession in a South Swedish deciduous forest. – *Vegetatio* 36: 17–29.
- MALMTRÖM, C. (1939): Hallands skogar under de senaste 300 åren. – *Medd. Statens Skogsförsöksanstalt* 31: 171–300.
- MOEN, A. (1987): The regional vegetation of Norway; that of Central Norway in particular. – *Norsk Geogr. Tid.* 41: 179–225.
- ODLAND, A. (1992): A synecological investigation of *Matteuccia struthiopteris*-dominated stands in Western Norway. – *Vegetatio* 102: 69–95.
- ØKLAND, T. (1988): An ecological approach to the investigation of a beech forest in Vestfold, SE Norway. – *Nord. J. Bot.* 8: 375–407.
- OKSANEN, L., VIRTANEN, R. (Red.) (1995): Geographical ecology of northernmost Fennoscandia. – *Acta Bot. Fenn.* 153: 1–110.
- OLSSON, H. (1974): Studies on South Swedish sand vegetation. – *Acta Phytogeogr. Suec.* 60: 1–170.
- (1975): Acidophilous oak forests in South Sweden. – *Coll. Phytosociol.* 3: 261–271.
- ØVSTEDAL, D.O. (1985): The vegetation of Lindås and Austrheim, Western Norway. – *Phytocoenologia* 13: 323–449.
- PÅHLSSON, L. (Red.) (1994): Vegetationstyper i Norden. TemaNord 1994: 665. – Nordiska Ministerrådet, Kopenhagen.
- PERSSON, S. (1980): Succession in a south Swedish deciduous wood: a numerical approach. – *Vegetatio* 43: 103–122.
- RÜHLING, Å., TYLER, G. (1986): Vegetationen i sydsvenska ekskogar – en regional jämförelse. – *Sven. Bot. Tidskr.* 80: 133–143.
- SELANDER, S. (1955): Det levande landskapet i Sverige. – Bonniers Förlag, Stockholm.
- SJÖBECK, M. (1931): Det äldre kulturlandskapet i Sverige. – *Sven. Skogsvårdsför. Tidskr.* 29: 45–73.
- SJÖGREN, E. (1961): Epiphytische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland. – *Acta Phytogeogr. Suec.* 44: 1–149.
- (1964): Epilithische und epigäische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland. – *Acta Phytogeogr. Suec.* 48: 1–184.
- (1995): Changes in the epilithic and epiphytic moss cover in two deciduous forest areas on the island of Öland (Sweden) – a comparison between 1958–1962 and 1988–1990. – *Stud. Plant Ecol.* 19: 1–106.
- SJÖRS, H. (1967): Nordisk växtgeografi. 2. Aufl. – Svenska Bokförlaget Bonniers, Stockholm.
- TAMM, C.O., HALLBÄCKEN, L. (1988): Changes in soil acidity from the 1920s to the 1980s in two forest areas with different acid deposition. – *Ambio* 17: 56–61.
- VALLIN, H. (1925): Ökologiske Studien über Wald- und Strandvegetation mit besonderer Berücksichtigung der Erlensümpfe auf Hallands Väderö in SW-Schweden. – *Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2*, 21(7): 1–122.

Prof. Dr. Martin Diekmann
AG Vegetationsökologie und Naturschutzbiologie
Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie, FB 2, Universität Bremen
Leobener Str., 28359 Bremen
E-mail: mdiekman@uni-bremen.de