

Bodensaure Eichen- und Eichenmischwälder Europas

– Werner Härdtle –

Zusammenfassung

Der vorliegende Aufsatz gibt eine Übersicht über die Vegetation und die Vegetationsbedingungen bodensaurer Eichen- und Eichenmischwälder (Verband *Quercion roboris* Malcuit 1929) in Europa. Kennzeichnend für die Physiognomie und Struktur dieser Wälder ist das Vorherrschen der Lichtbaumarten *Quercus robur* oder *Qu. petraea* in der Baumschicht. Beide Arten haben, als einzige Vertreter der Gattung *Quercus*, eine europaweite Verbreitung. Andere Baumarten (bspw. *Quercus pyrenaica*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Castanea sativa*) treten in Abhängigkeit von großklimatischen, edaphischen oder syndynamischen Verhältnissen zur Baumschicht hinzu. Da die Lichtverhältnisse im Bestandesinnern günstig sind, ist eine – mitunter artenreiche – Strauchschicht häufig entwickelt. Die Bodenvegetation wird, neben Zwergsträuchern, von lichtliebenden, azidophytischen Kräutern, Gräser und Kryptogamen gebildet. – Übereinstimmendes Merkmal der von bodensauren Eichen(misch)wäldern besiedelten Böden ist deren geringes Basen- und Stickstoffangebot. Während in den Tieflagen Nordmitteleuropas pleistozäne Lockersedimente und deren Umlagerungsprodukte vorherrschen, dominieren in den Mittelgebirgsregionen silikatische Festgesteine. Die Böden sind durch biologisch ungünstige Humusformen charakterisiert, zumeist Rohhumus, Moder oder feinhumusreicher Moder. – Die Vorkommensschwerpunkte und auch das Mannigfaltigkeitszentrum bodensaurer Eichen(misch)wälder liegen in Westeuropa, wo sie besonders viele, gebietspezifische Kenn- und Trennarten aufweisen: Auf der iberischen Halbinsel treten zahlreiche Phanerogamen und auf den Britischen Inseln verschiedene Kryptogamen auf, die bodensauren Eichen(misch)wäldern im übrigen Europa fehlen. Im östlichen Mitteleuropa und im nordöstlichen Europa werden bodensaure Eichen(misch)wälder von Gesellschaften des *Dicrano-Pinion* abgelöst. Mit zunehmender Sommerwärme im subkontinentalen, submediterranen südöstlichen Mitteleuropa treten thermophile Eichenmischwälder (*Quercetalia pubescenti-petraeae*-Gesellschaften) an die Stelle der *Quercion roboris*-Gesellschaften. – Abschließend werden Aspekte der vegetationsgeographischen Gliederung sowie Fragen der Gefährdung und des Schutzes bodensaurer Eichen(misch)wälder erörtert.

Abstract: Acidophytic oak and mixed oak forests of Europe

This study gives a survey of the vegetation and the site conditions of acidophytic oak and mixed oak forests (alliance *Quercion roboris* Malcuit 1929) of Europe. A characteristic feature of the physiognomy and the structure of these forests is the dominance of the light-requiring tree species *Quercus robur* and *Quercus petraea*. Within the genus *Quercus* only these two species exhibit a Europe-wide distribution. Depending on climate, soil conditions or syndynamic processes *Q. robur* and *Q. petraea* may be accompanied by other tree species, for example *Quercus pyrenaica*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *B. pubescens* and *Castanea sativa*. As a consequence of a favourable light regime, the shrub layer – which is mostly rich in species – and the field layer usually attain a high degree of cover. In the ground vegetation heliophilous and acidophytic dwarf shrubs, grasses, herbs and cryptogams are present.

A common site feature of acidophytic oak and mixed oak forests is that they develop on acidic substrates with an extremely low base and nitrogen supply. Whereas in the lowlands of northern central Europe Pleistocene sediments predominate (with e.g. glaciofluvial deposits, aeolian sediments or dunes), silicate rocks prevail in the low mountain ranges. A more or less advanced podzolisation is common to all soil types. This is particularly distinct in an Atlantic climate and on quartz sands which are poor in silicates, whereas in warm or dry site conditions and on silicate-rich substrates features of podzolisation are not or only weakly developed. As a result of poor base supply and poor nitrogen content humus forms such as raw humus or mor are typical for stands of the *Quercion roboris*.

Acidophytic oak woodlands have their main distribution in western and central Europe. In the eastern and southern parts of Europe they become less abundant and are replaced by forest communities of the *Dicrano-Pinion* or *Quercion pubescenti-petraeae*, respectively. As a great number of Atlantic species is present in an oceanic climate, acidophytic oak woodlands are particularly species-rich in west-

ern Europe and the western parts of central Europe. In northern and north-eastern (central) Europe the floristic composition of acidophytic oak woodlands is enriched by boreo-continental species, which spread from adjacent stands of the *Vaccinio-Piceetalia*. In southern and south-eastern (central) Europe acidophytic oak woodlands are closely related to forests of the *Quercetalia pubescenti-petraeae* and the *Carpinion betuli* so far as site conditions and the species composition are concerned.

Finally aspects of a syng geographical division as well as questions concerning endangerment and protection of acidophytic oak and mixed oak forests are discussed.

Keywords: acidophytic oak forests, dynamics, *Quercion roboris*, species composition, site conditions, vegetation geography.

Nomenklatur: Phanerogamen nach TUTIN et al. (1964), Moose nach DIERSSEN (2001).

1. Einleitung

Vegetationskundliche Arbeiten über bodensaure Eichen- und Eichenmischwälder (Verband *Quercion roboris*) weisen eine ähnlich lange Geschichte auf wie die Pflanzensoziologie selbst. Entsprechend ihrer Vorkommensschwerpunkte wurden bodensaure Eichenwälder erstmalig im westlichen Europa vegetationskundlich untersucht. Auf den Britischen Inseln widmete sich MOSS im Jahre 1911 einer ersten Analyse der Vegetation bodensaurer Eichenmischwälder. In den 1920er Jahren folgten umfangreichere Studien verschiedener Autoren in Frankreich (bspw. ALLORGE 1922, GAUME 1924, CHOUARD 1925, MALCUIT 1929), und im nordwestdeutschen Tiefland analysierte TÜXEN (1930) erstmals die Struktur und die Ökologie bodensaurer Eichenmischwälder. Mittlerweile liegen aus allen Gebieten Europas vegetationskundliche Monographien vor, die neben floristischen und standörtlichen Aspekten auch Fragen der Synsystematik dieser Waldgesellschaften aufgreifen (vgl. TANSLEY 1939, Britische Inseln; W. MATUSZKIEWICZ 1955, Polen; NOIRFALISE 1956, Belgien; TÜXEN & OBERDORFER 1958, Spanien; DOING 1962, Holland; RIVAS-MARTÍNEZ 1963, Spanien, NEUHÄUSL & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1967, Tschechien; BRAUN-BLANQUET 1967, Nord-Spanien; PASSARGE & HOFMAN 1968, Nordostdeutschland; ELLENBERG & KLÖTZLI 1972, Schweiz; RAMEAU & ROYER 1975, Frankreich; OLSSON 1974, Schweden; WESTHOFF & DEN HELD 1975, Holland; KIELLAND-LUND 1981, Nordost-Norwegen; J.M. MATUSZKIEWICZ 1988, Polen; RODWELL 1991, Britische Inseln; WALLNÖFER 1993, Österreich; HÄRDTLE et al. 1997, Deutschland). Eine erste Übersicht zu den in Europa vorkommenden bodensaurer Eichenmischwäldern wurde in jüngerer Zeit von PALLAS (2000) gegeben.

Die vorliegende Arbeit versucht, einen einführenden Überblick über die Vegetation und die Vegetationsbedingungen der bodensaurer Eichen- und Eichenmischwälder Europas zu geben. Im Vordergrund stehen dabei vegetationsgeographische Charakteristika der verschiedenen, zum Verband *Quercion roboris* gehörenden Waldgesellschaften und ihre edaphischen Wuchsbedingungen. Da zur Zeit keine europaweit gültige Übersicht zur Synsystematik bodensaurer Eichen- und Eichenmischwälder vorliegt, sollen im Folgenden synsystematische Aspekte nur insoweit erörtert werden, sofern diese zum Verständnis vegetationsgeographischer Zusammenhänge beitragen.

2. Definition und Umgrenzung

Unter der Bezeichnung „bodensaure Eichen- und Eichenmischwälder“ (im Folgenden vereinfacht als „bodensaure Eichenmischwälder“ bezeichnet) werden im Rahmen der vorliegenden Studie Wälder verstanden, die auf mehr oder minder sauren und nährstoffarmen Substraten stocken und in deren Baumschicht in der Regel *Quercus robur* oder *Quercus petraea* vorherrschen. Die Anteile anderer Baumarten am Bestandesaufbau (s. 3) sind variabel und werden hauptsächlich von großklimatischen (arealgeographischen) und edaphischen Bedingungen bestimmt. Da die Lichtverhältnisse im Bestandesinnern günstig sind, ist eine – mitunter artenreiche – Strauchschicht nahezu immer entwickelt. Die Bodenvegetation wird von

azidophytischen oder azidotoleranten Kräutern, Gräser und teils auch Kryptogamen gebildet, die zum Teil auch für bodensaure Kiefernwälder des Verbandes *Dicrano-Pinion* bezeichnend sind.

3. Bestandesstruktur und Artenkombination

Für die Struktur und die Artenverbindung bodensaurer Eichenmischwälder ist entscheidend, dass Licht- oder Halblichtholzarten im Bestandaufbau dominieren oder zumindest wesentlich beteiligt sind. Die beiden für die **Baumschicht** charakteristischen Eichenarten (*Quercus robur* und *Q. petraea*), die als einzige der 24 in Europa vorkommenden Arten der Gattung *Quercus* eine europaweite Verbreitung aufweisen (TUTIN et al. 1964), benötigen für ihre Keimung und ihren Wuchs eine Mindestlichtmenge, die etwa 7% der Freiland-Lichtmenge entspricht (EPRON & DREYER 1992). Damit ist ihr Lichtbedarf um einen Faktor von etwa 2,3 größer als jener von Rotbuchen beziehungsweise Rotbuchen-Keimlingen. Die Präsenz übriger Baumarten – und damit ihr Einfluss auf die Bestandesstruktur – ist abhängig von großklimatischen und edaphischen Parametern (vgl. hierzu Kap. 4 und 5). Mit höheren Anteilen kommen innerhalb Europas folgende Arten in der Baumschicht bodensaurer Eichenmischwälder vor: *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Quercus pyrenaica*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Castanea sativa*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa*.

Die Wüchsigkeit und die Deckung der Baumschicht ist in weiten Grenzen variabel und von edaphischen Faktoren, der Nutzungsgeschichte und den bestehenden Nutzungsverhältnissen abhängig. Vielfach erreichen die Bestände Wuchshöhen von 15 bis 25 m, nur in wenigen Fällen werden Höhen von 30 m überschritten. An extrem trockenen, flachgründigen und/oder steilen Standorten sind schlechtwüchsige, teils weniger als 10 m hohe Wälder verbreitet (GLAVAC & KRAUSE 1969, KNAPP 1979, CHYTRÝ 1991, DENZ 1994). Allgemein lässt sich sagen, dass die Wuchshöhe mit zunehmender Trockenheit abnimmt. Zugleich steigt der Anteil krummschäftiger oder krüppelwüchsiger Individuen an, da an Einzelbäumen nach Trockenperioden Astbereiche absterben. Als Folge einer – in Europa ehemals weit verbreiteten – Niederwaldwirtschaft blieben in vielen Regionen die entsprechend genutzten Bestände hinter ihrer normalen Wuchseistung zurück. Besonders in durchgewachsenen Niederwäldern sind Eichen vielfach aus Stockausschlägen hervorgegangen und dann meist mehrstämmig (vgl. u.a. POTT 1985).

Aufgrund des nur geringen Kronenschlusses unterscheiden sich bodensaure Eichenmischwälder grundlegend von Buchen- oder anderen Schattholz-dominierten Beständen, da ein günstiges Lichtklima im Bestandesinnern die Entwicklung einer individuen- und oftmals auch artenreichen **Strauchschicht** begünstigt. Als Sträucher beziehungsweise Hölzer des Unterstandes können – wiederum teils begrenzt auf einzelne Wuchsräume Europas (vgl. Kap. 5) – vertreten sein: *Sorbus aucuparia*, *S. torminalis*, *Frangula alnus*, *Erica scoparia*, *Ilex aquifolium*, *Myrica gale*, *Corylus avellana*, *Mespilus germanica*, *Ruscus aculeatus*, *Pyrus cordata*.

Vom günstigen Lichtklima im Bestandesinnern profitiert auch die **Krautschicht**, die meist über 50% des Boden deckt. Viele Arten, die zugleich als Charakterarten des Verbandes *Quercion roboris* anzusehen sind, können als Lichtzeiger gewertet werden und fehlen demzufolge in bodensauren Buchenwäldern des Verbandes *Luzulo-Fagion* (vgl. ELLENBERG et al. 1991, SCHÖLLER 1991, HEINKEN 1995). Bezeichnend sind beispielsweise Gräser (u.a. *Avenella flexuosa*, *Holcus mollis*, *Molinia caerulea* agg., *Festuca ovina* agg., *Agrostis tenuis*) oder Zwergsträucher wie *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Genista tinctoria*, *G. germanica* und *Cytisus nigricans* (die teils wiederum nur für bestimmte Großräume innerhalb Europas charakteristisch sind; vgl. Kap. 5). Da anspruchsvollere Geophyten den meisten Beständen fehlen, sind für einzelne Jahreszeiten spezifischen Phänophasen in bodensauren Eichenmischwäldern untypisch. Als häufige Azidophyten der Krautschicht lassen sich nennen: *Anthoxanthum odoratum*, *Carex pilulifera*, *Luzula luzuloides*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Pteridium aquilinum*, *Dryopteris carthusiana* agg., *Teucrium*

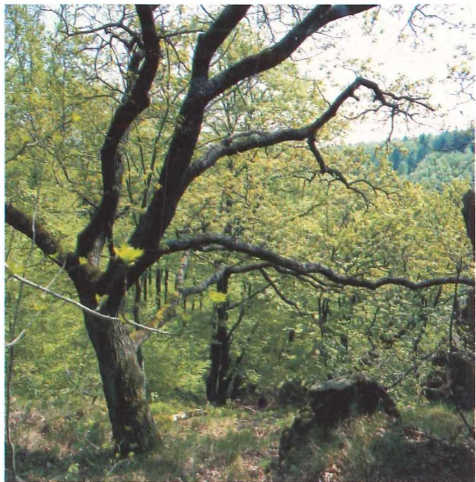
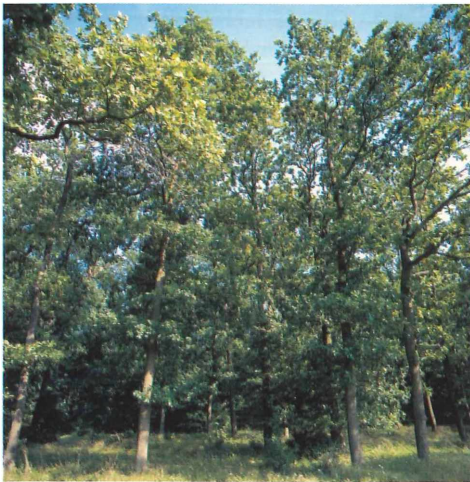


Bild 1 (oben links):
Betulo-Quercetum in der Lüneburger Heide.

Bild 2 (unten links):
Betulo-Quercetum auf einem Podsol (Treene-Prallhang der schleswig-holsteinischen Altmoräne).

Bild 3 (oben rechts):
Luzulo-Quercetum im Nordharz
(ca. 300 m über NN).

scorodonia, *Lonicera periclymenum*, *Hieracium lachenalii*, *H. sabaudum*, *H. sylvaticum*, *Rubus fruticosus* agg. und *R. idaeus*. Arten wie *Anemone nemorosa*, *Polygonatum multiflorum*, *Milium effusum*, *Convallaria majalis*, *Stellaria holostea*, *Melica uniflora* und *M. nutans* bleiben in bodensauren Eichenmischwäldern auf Standorte mit günstigerem Basen- und Nährstoffangebot begrenzt.

In den meisten Eichenmischwäldern bodensaurer Standorte ist auch eine **Kryptogamenschicht** ausgebildet. Sie erreicht besonders auf verhagerten Standorten – insbesondere in küstennahen Gebieten sowie im Bereich von Laubabfuhrlagen – hohe Deckungsgrade (DENZ 1994, PALLAS 2002). Die häufigsten beziehungsweise auffälligsten und als Azidophyten anzusprechenden Moosarten (DIERSSEN 2001) sind *Polytrichum formosum*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme* und *Pleurozium schreberi*. *Leucobryum glaucum* und verschiedene Flechtenarten (*Cladonia* spp., z.B. *C. coniocraea*, *C. pyxidata*, *C. digitata*) kennzeichnen besonders stark versauerte Standorte, deren pH-Werte in der Regel bereits im Eisen-Pufferbereich liegen. Auf den Kryptogamenreichtum der in euozanischen Bereichen Westeuropas vorkommenden Eichenmischwälder wird noch gesondert in Kapitel 5 eingegangen.

Im Vergleich zu den übrigen Laubwäldern Europas, insbesondere jenen auf basenreichen Standorten, erweisen sich bodensaure Eichenmischwälder als artenarm. Die mittlere

Artenzahl der Bestände schwankt (bei Einschluss der Kryptogamen) in der Regel zwischen 20 und 30. Nur in Ausnahmen und an Sonderstandorten sind Artenzahlen von über 40 nachweisbar. Besonders artenarm sind Bestände extrem saurer Standorte, während mit einer Verbesserung des Nährstoffangebotes auch die mittlere Artenzahl der Krautschicht ansteigt.

4. Ökologische Bedingungen

Bodensaure Eichenmischwälder kommen in Europa unter sehr verschiedenen Bodenbedingungen vor. Vielfältig sind nicht nur die geologischen Ausgangssubstrate der Bodenbildung, sondern auch die mit Beständen des *Quercion roboris* assoziierten Bodentypen. Übereinstimmendes Merkmal aller Standorte ist deren geringes Basen- und Stickstoffangebot. Während in den Tieflagen Nordwest-Europas pleistozäne Lockersedimente und deren Umlagerungsprodukte vorherrschen (glazifluviale und fluviatile Sande, Flugsande, Dünen, Geschiebelehme), dominieren im Hügel- und Bergland silikatische Festgesteine (v.a. Sandsteine, Tonschiefer, Grauwacken, Granite, Gneise).

In Abhängigkeit vom Ausgangsgestein und durch Klima, Relief und Nutzungsgeschichte modifiziert, ist zugleich eine Vielzahl verschiedener **Bodentypen** bezeichnend (vgl. NEUHÄUSL & NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1967, BJÖRNSTAD 1971, HORVAT et al 1974, CLYMO et al. 1981, OBERDORFER 1992). Nahezu allen Böden gemein ist eine mehr oder minder fortgeschrittene Podsolierung. Besonders ausgeprägt ist diese unter atlantischen Klimabedingungen und auf silikatarmlen Quarzsanden, da bei hohen Niederschlagssummen Auswaschungs- und somit Podsolierungsprozesse unterstützt werden. Demgegenüber zeigen wärmebegünstigte Trockenstandorte, insbesondere unter subkontinentalen Klimabedingungen, allenfalls schwache Podsolierungserscheinungen. Bezüglich der Wasserversorgung besiedeln bodensaure Eichenmischwälder ein breites Standortsspektrum: Neben nassen bis frischen Böden sind auch wechselfeuchte, wechsellrockene oder sehr trockene (Waldgrenz-)Standorte spezifisch. Die innerhalb bestimmter Bodensäure-Feuchtigkeits-Spektren auftretenden Differentialarten(gruppen) sind in Abbildung 1 zusammengestellt.

Auf Lockersedimenten haben sich tiefgründige und meist sandige Böden entwickelt (podsolige Braunerden bzw. Parabraunerden, seltener Podsole oder Podsol-Regosole). Unter Einfluß von Grund- bzw. Stauwasser finden sich Gley-Podsole bzw. Pseudogley-Podsole, seltener Anmoor-Böden oder Niedermoore. Auf Festgesteinen sind die Böden der *Quercion roboris*-Wälder dagegen oft flachgründig und skelettreich (podsolige Ranker). Neben sandigen Böden treten dort auch häufiger Tonböden auf (podsolige Pseudogleye).

In bodensauren Eichenmischwäldern überwiegen biologisch ungünstige **Humusformen**, zumeist Rohhumus, Moder oder rohhumusartiger beziehungsweise feinhumusreicher Moder. Nur selten treten günstigere Humusformen wie mullartiger Moder auf. Eine Bildung von Rohhumusdecken ist für feuchte bis nasse Standorte typisch, so dass Humusauflagen mit bis zu 20 cm Mächtigkeit entstehen. Geringmächtige Humusdecken finden sich vor allem auf weniger podsolierten und trockenen Standorten. Der Humuskörper weist häufig weite C/N-Verhältnisse auf. Diese erreichen in extrem sauren Böden mit ungünstigsten Humusformen Werte um 25, auf den etwas günstigeren Standorten meist knapp unter 20. Damit verbunden ist eine verminderte N-Nachlieferung. Extremer N-Mangel ist jedoch nur an den ärmsten und zudem sehr trockenen Standorten zu erwarten.

Im Hauptwurzelhorizont, d.h. in den Humusauflagen und den angrenzenden Bereichen des Mineralbodens, herrschen fast durchweg **stark saure Bedingungen**. Die niedrigsten pH(H₂O)-Werte (meist um oder sogar unter 3,5) treten in stark podsolierten Böden, insbesondere unter ozeanischem Klimaeinfluss, auf. Doch auch in schwächer podsolierten Böden der Mittelgebirge werden nur selten pH(H₂O)-Werte von 4,5 überschritten. Mit diesen Bedingungen koinzidiert eine geringe Basensättigung im Oberboden, die selten 30% überschreitet. Für extrem saure Standorte ist eine Sättigung von unter 10% bezeichnend. Entsprechend niedrig sind die austauschbaren Vorräte an Calcium, Kalium und Magnesium. Insgesamt sind die Böden der bodensauren Eichenmischwälder aufgrund ihrer geringen Nährstoffvorräte und ungünstigen Mineralisationsbedingungen durch eine geringe »biologische

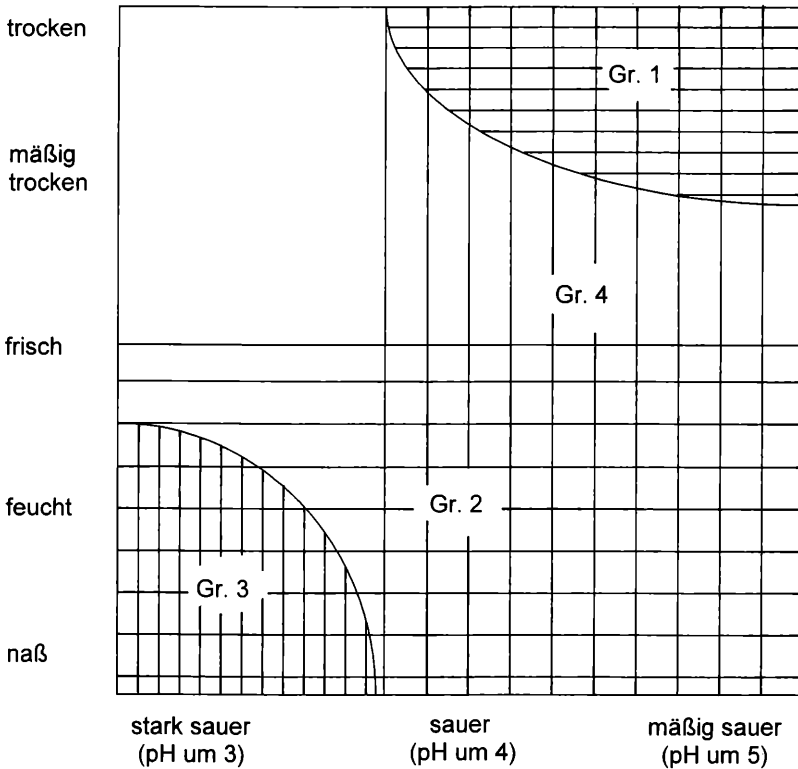


Abb. 1: Wichtige edaphische, innerhalb eines bestimmten Bodensäure-Feuchtigkeitsspektrums in bodensauren Eichen- und Eichenmischwäldern auftretende Differentialartengruppen:

- Gruppe 1:** *Genista tinctoria*, *G. germanica*, *Cytisus nigricans*, *Anthericum liliago*, *Silene nutans*;
- Gruppe 2:** *Molinia caerulea* agg., *Juncus effusus*, *Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Calamagrostis canescens*;
- Gruppe 3** (vorwiegend in Westeuropa und im westlichen Mitteleuropa): *Sphagnum palustre*, *S. fimbriatum*, *S. fallax*, *Carex nigra*, *Betula pubescens*;
- Gruppe 4:** *Milium effusum*, *Anemone nemorosa*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Oxalis acetosella*.

Aktivität« charakterisiert. Die Umsetzungsvorgänge sind dabei weitgehend auf die Humusaufgabe und die obersten Zentimeter des Mineralbodens beschränkt.

In ihren bodenchemischen Parametern unterscheiden sich die Standorte des *Quercion roboris* nicht prinzipiell von denen des *Luzulo-Fagion*; teilweise werden jedoch hinsichtlich des Wasserhaushaltes extremere, d.h. trockenere und feuchtere Standorte sowie pedogenetisch jüngere Böden besiedelt. Diese Tatsache erklärt, dass zwischen bodensauren Eichenmischwäldern und Buchenwäldern enge syndynamische Beziehungen bestehen (vgl. Kap. 5).

5. Dynamik

Unter natürlichen Wuchs- und Konkurrenzbedingungen sind syndynamische Prozesse in bodensauren Eichenmischwäldern eng mit pedogenetischen verbunden. Die natürliche Entwicklungsdynamik der Bestände lässt sich gut verfolgen, wenn auf Pionierstandorten, beispielsweise in Küstenregionen oder auf Binnendünen, junge **Pionierwälder** entstehen. In diesen können, abhängig vom Großklima und edaphischen Verhältnissen, *Quercus robur*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* oder auch *Populus tremula* höhere Deckungsanteile haben. In der Sukzession lösen solche Pionierwälder vorausgehende Stadien ab, die soziologisch bei-

spielsweise den *Sedo-Scleranthetea* oder den *Nardo-Callunetea* zuzurechnen sind. In den meisten Fällen ist die Entstehung und Weiterentwicklung von Pionierwäldern eng verknüpft mit der Bildung von podsoligen Braunerden oder Podsol-Braunerden aus vorausgegangenen Bodenstadien, beispielsweise Regosolen. In atlantischen-subatlantischen Klimagebieten mit ausreichenden Sommer-Niederschlägen, bei gut entwickelten Humushorizonten und ausreichendem Samendruck kann sich in etwa 70 bis 90 Jahre alten Pionierwäldern *Fagus sylvatica* ansiedeln. Dieser Prozess indiziert eine Weiterentwicklung der Bestände zu Buchen-Eichen-Mischwäldern. Auf der Grundlage vieler Standorts- wie auch pollenanalytischer Untersuchungen lässt sich heute sagen, dass *Fagus sylvatica*-dominierte Wälder in weiten Teilen West- und Mitteleuropas das Endstadium der Waldentwicklung auf sauren bis stark sauren Böden bilden, sofern nicht hydrologische Parameter die Konkurrenzkraft der Rotbuche schwächen (LEUSCHNER et al. 1993, LEUSCHNER 1994, POTT 2000a/b, POLLMANN & LETHMATE 2003).

Auf den meisten Standorten atlantisch-subatlantischer Klimabereiche stellen bodensaure Eichenmischwälder **Ersatzgesellschaften** potentieller, bodensaurer natürlicher Buchenwälder (Verband *Luzulo-Fagion*) dar. Ihre Entstehung ist vorwiegend auf Niederwaldwirtschaft, Waldweide sowie Wiederbewaldung oder gezielte Pflanzung zuvor abgeholzter Flächen zurückzuführen (vgl. JAHN 1979, MANZ 1993, HÄRDITZLE et al. 1996). Dies gilt zumindest für alle nicht extrem trockenen oder durch Grund- bzw. Stauwasser stärker beeinflussten Böden. Demzufolge müssen viele Bestände bodensaurer Eichenmischwälder syn-dynamisch als Degradations- oder Sukzessionsstadien aufgefasst werden, in denen sich letztlich wieder die durch ihre Schattentoleranz konkurrenzkräftigere Buche durchsetzen wird (LEUSCHNER 1993, 1994, MANZ 1993, HEINKEN 1995, ELLENBERG 1996). Heute beobachtbare Entwicklungstendenzen vieler Naturwaldreservate unterstützen diese Einschätzung. Nur wo die Buche aufgrund ihrer Dürre- (insbesondere als Keimling), (Stau-)Nässe- oder Spätfrostempfindlichkeit in ihrer Konkurrenzkraft gegenüber den Eichen entscheidend geschwächt ist, spielt sie keine oder allenfalls eine untergeordnete Rolle in der Dynamik des *Quercion roboris* (vgl. DENGLER 1972, MATUSZKIEWICZ 1989, LEIB-UNDGUT 1991).

Neben den Standortsansprüchen und Ausbreitungsstrategien spielt die Fähigkeit einzelner Baumarten, Schatten zu erzeugen und zu ertragen, für die Dynamik verschiedener bodensaurer Eichenmischwälder eine entscheidende Rolle (LEUSCHNER 1994). Aus diesem Grund kommt – abhängig vom Großklima – den Birkenarten, der Waldkiefer und der Zitterpappel als sehr lichtbedürftigen Hölzern die Rolle von **Pionierbäumen** zu. Innerhalb der von Schlussbaumarten dominierten Bestände treten sie somit häufig nach Windwurf, Feuerereignissen oder durch Abholzung des Baumbestandes freigestellten Flächen auf. Da das Lebensalter der genannten Pionierhölzer kürzer ist als jenes der Eichenarten, können diese in der Schlusswaldgesellschaft wieder verdrängt werden (TÜXEN 1975, KRAUSE & SCHRÖDER 1979, JAHN 1985, SCAMONI 1988). Neben einem geringen Lebensalter und ihrer Lichtbedürftigkeit weisen die genannten Pionierhölzer eine hohe Samenproduktion auf. Ihre Diasporen sind in der Regel anemochor und keimen besonders gut auf mineralischen Rohböden. Den ausgeprägtesten Charakter eines Pioniergehölzes weist *Betula pendula* auf. Sie ist in Vorwaldstadien und Niederwäldern, mit Ausnahme extrem trockener Felsstandorte, stark vertreten, fehlt aber in Schlusswaldstadien grundwasserferner bzw. nicht allzu staufeuchter Böden vollständig. Bei zeitweiliger oder andauernder Bodenvernässung ist *Betula pubescens* – teilweise auch *Betula pendula* – stärker vertreten. *Pinus sylvestris* ist stärker als die Birken auf die nährstoffärmsten Standorte beschränkt. Während sie in den atlantisch-subatlantischen Klimabereichen als Pionierbaumart zu werten ist, tritt sie unter subkontinentalen Bedingungen – neben den Eichenarten – als Mischbaumart auf (SCAMONI 1988). Eine Regeneration bodensaurer Eichenmischwälder kann jedoch auch – insbesondere bei einer Verjüngung in kleineren Lücken – unmittelbar über die Eichenarten, also ohne die Beteiligung von Pioniergehölzen, erfolgen (LEUSCHNER 1994).

Nicht nur zu bodensauren Buchenwäldern, sondern auch zu Kiefernwäldern (Verband *Dicrano-Pinion*) bestehen – vor allem auf armen Sandböden und im östlichen Europa – enge

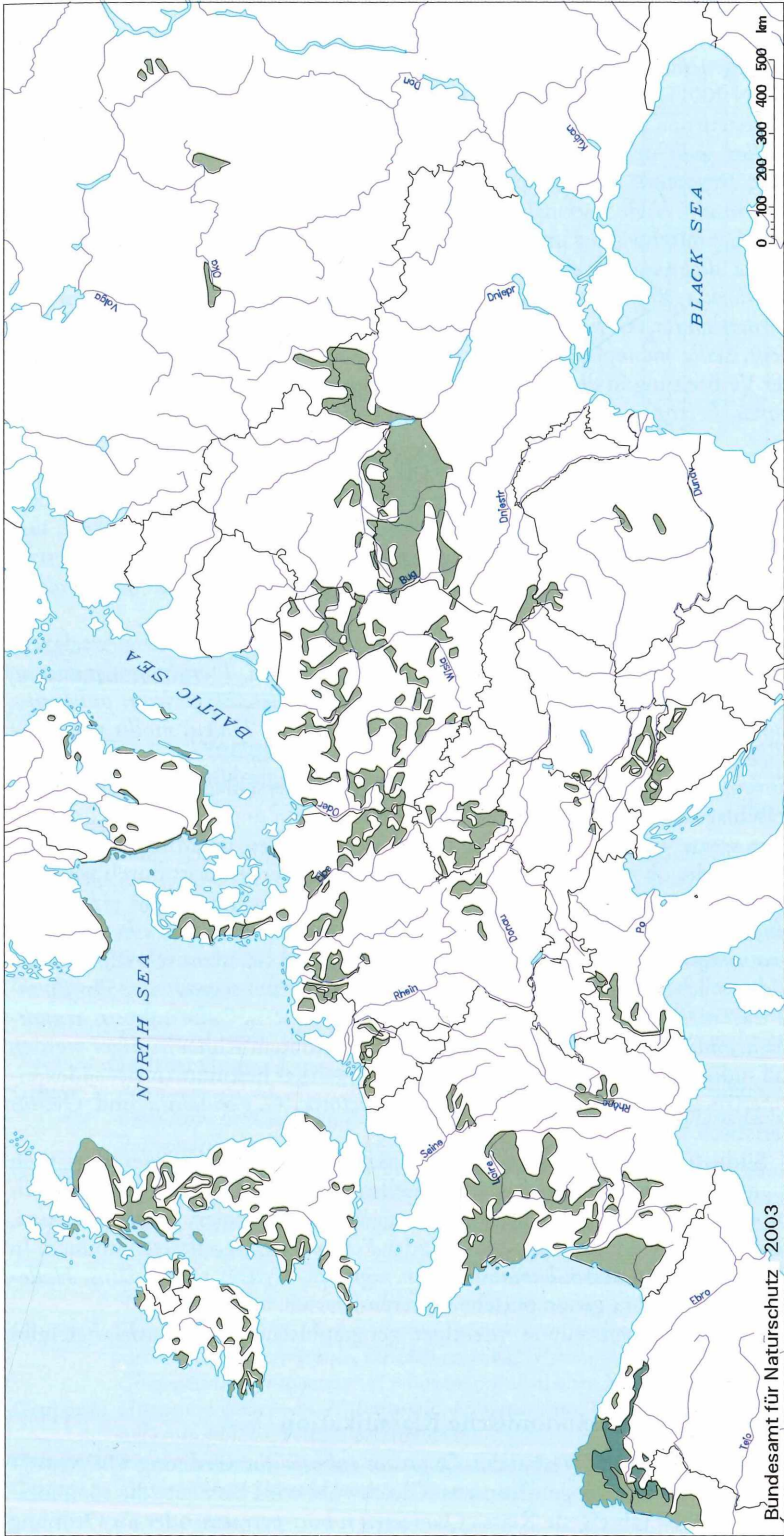
syndynamische Beziehungen. Unter subkontinentalen Bedingungen sind Wälder des *Quercion roboris* forstlich häufig in *Dicrano-Pinion*-Gesellschaften umgebaut worden (vgl. PAS-SARGE 1956, 1957, 1962, WELSS 1985, OBERDORFER 1992). Auch auf armen Sandböden Nordwest-Mitteleuropas verläuft die Wiederbewaldung von Heideflächen oder Binnendünen zum *Quercion roboris* meist über Kiefernwald-Stadien des *Dicrano-Pinion* (LEUSCHNER 1994, HEINKEN 1995).

Zwergstrauchheiden und Borstgrasrasen der *Nardo-Callumetea* sind die wichtigsten halbnatürlichen **Ersatzgesellschaften des *Quercion roboris***, die sich infolge extensiver Beweidung beziehungsweise Mahd zuvor abgeholzter Flächen etablieren. Die Ausbildung von Zwergstrauchheiden (*Genistion pilosae*) wird durch ozeanische Klimabedingungen, silikatarme Sandböden und geringe Nutzungsintensität gefördert. Borstgrasrasen des *Violion caninae* etablieren sich bevorzugt in subkontinental getönten Klimaten, auf basenreicheren Standorten und regelmäßiger Nutzung, insbesondere bei Mahd (vgl. PEPPLER 1992). Für Sonderstandorte des *Quercion roboris* ist eine Reihe weiterer halbnatürlicher Ersatzgesellschaften zu nennen: Arten des *Epilobion angustifolii* können sich für eine begrenzte Zeit unter Kronendachlücken oder im Bereich von Kahlschlägen entwickeln. Silbergrasfluren (*Corynephorion canescentis*) treten – wie bereits oben erwähnt – in Dünenbereichen oder Flugsandgebieten auf. Auf etwas basenreicheren, wärmebegünstigten Standorten der Trockengebiete sind bodensaure Halbtrockenrasen (*Koelerio-Phleion phleoidis*) als Ersatzgesellschaften des *Quercion roboris* zu erwarten (KORNECK 1974). Auf felsigen Waldgrenzstandorten im gleichen Klimabereich seien schließlich wärmeliebende Silikatfelsgrus-Gesellschaften (*Sedo albi-Veronicion dillenii*) genannt.

6. Verbreitung und regionale Differenzierung

Bodensaure Eichenmischwälder haben ihren Vorkommensschwerpunkt und auch ihr Mannigfaltigkeitszentrum in Westeuropa und im nordwestlichen Mitteleuropa (PALLAS 1996, 2000, HÄRDITTE et al. 1997, Abb. 2). In der natürlichen Waldvegetation würden sie besonders im Nordwesten der iberischen Halbinsel und in Westfrankreich große Flächenanteile einnehmen (vgl. BOHN et al. 2000). In Nordwestspanien und Nordportugal dringen bodensaure Eichenmischwälder sogar bis in die montan-hochmontane Stufe vor (Abb. 2). In den euatlantischen Regionen ist der sogenannte „atlantische Eichenmischwald“ (MEUSEL 1941) mit besonders vielen, gebietspezifischen Kenn- und Trennarten ausgestattet: Auf der iberischen Halbinsel treten zahlreiche Phanerogamen, auf den Britischen Inseln verschiedene Kryptogamen auf, die bodensauren Eichenmischwäldern im übrigen Europa fehlen (PALLAS 2000; Abb. 3). Im östlichen Mitteleuropa und im nordöstlichen Europa werden die von bodensauren Eichenmischwäldern eingenommenen Flächen kleiner und die entsprechenden Standorte von Gesellschaften des *Dicrano-Pinion* eingenommen. Das wohl größte zusammenhängende, subkontinentale bodensaure Kiefern-Eichenmischwaldgebiet gehört zur zentral-europäisch-westsarmatischen Provinz und erstreckt sich über mehrere hundert Kilometer südlich der Pripjetsümpfe (westl. von Kiew, Westukraine; BOHN et al. 2000). Mit zunehmender Sommerwärme im subkontinentalen, submediterranen südöstlichen Mitteleuropa treten thermophile Eichenmischwälder (*Quercetalia pubescenti*-Gesellschaften) an Stelle der bodensauren Eichenmischwälder (bspw. Bestände des *Potentillo-Quercetum*).

Obwohl bodensaure Eichenmischwälder eine größere Gruppe gemeinsamer Arten aufweisen (z.B. *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Leucobryum glaucum*, *Avenella flexuosa*, *Polytrichum formosum*, *Veronica officinalis*, *Luzula campestris* agg., *Dicranum scoparium*, *Frangula alnus*, *Pleurozium schreberi*, vgl. Kap. 3), zeigt ihr Artengefüge innerhalb Europas doch eine deutliche vegetationsgeographische Differenzierung (vgl. Abb. 3). Eine große Anzahl atlantischer Sippen kennzeichnet die Bestände in **Westeuropa** und im **westlichen Mitteleuropa**. Zum Artengefüge der Wälder dieses Raumes zählen u.a. Differentialarten wie *Ilex aquifolium*, *Hedera helix*, *Dryopteris dilatata* und *D. carthusiana*, *Lonicera periclymenum*, *Oxalis acetosella*, *Mnium hornum*, *Teucrium scorodonia* und *Sarothamnus scoparius* (Reihenfolge jeweils nach Häufigkeit). Typisch für die Bestände Nordwesteuropas



Quelle: BOHN et al.(2000/2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas, Maßstab 1 : 2,5 Mio. (Auszug aus der Nebenkarte 9) Bundesamt für Naturschutz, Bonn

- Planare bis submontane Ausbildungen
- Montane bis hochmontane Ausbildungen

Abb. 2: Vorkommen und Verbreitungsschwerpunkte bodensaurer Eichen- und Eichenmischwälder in Europa.

(Britische Inseln, Irland) sind beispielsweise *Blechnum spicant*, *Luzula sylvatica* und *Saxifraga spathularis*. Besonders Farne (*Hymenophyllum tunbrigense*, *H. wilsonii*) und verschiedene Moosarten (*Scapania gracilis*, *Plagiochila spinulosa*, *Hylocomium brevirostre*, *Frullania tamarisci*; vgl. DIERSSEN 2001) sind charakteristisch und gleichermaßen häufig in diesen Gebieten. Bestände in Westeuropa (Westfrankreich) werden gekennzeichnet durch Sträucher wie *Ulex europaeus*, *Ulex galli* und *Erica scoparia* sowie Krautige wie *Corydalis claviculata*, *Umbilicus rupestris*, *Dryopteris aemula*, *D. borrieri*, *Pulmonaria longifolia* und *Symphytum tuberosum* ssp. *tuberosum*. Viele regionalspezifische Sippen (teils Endemiten) charakterisieren bodensaure Eichenmischwälder im Nordwesten der iberischen Halbinsel (z.B. *Rumex pappillaris*, *Aquilegia dichroa*, *Ranunculus gregarius*, *Saxifraga umbrosa*, *Cytisus striatus*, *Genista falcata*, *G. florida*, *Eryngium duriaei*, *Seseli cantabricum*, *Thapsia villosa*, *Erica lusitanica*, *Galium broterianum*, *G. helodes*, *Carduus carpetanus*, *Cirsium filipendulum*, *Asphodelus lusitanicus*, *Scilla monophyllos*). Zusätzlich kommen atlantisch-mediterrane Arten mit etwas weiterer Verbreitung in den Eichenmischwäldern dieser Region vor (z.B. *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *E. scoparia*, *Rubia peregrina*, *Asphodelus albus*, *Ruscus aculeatus*, *Tamus communis*).

In Nord- und Nordostmitteleuropa bereichern boreo-kontinentale Arten das Artengefüge, die zum Teil aus dem angrenzenden Areal der *Vaccinio-Piceetalia*-Gesellschaften überreifen. Typisch für diese Artengruppe sind beispielsweise *Trientalis europaea*, *Cornus suecica* und *Vaccinium vitis-idea* (mehr in nördlich gelegenen Gebieten) sowie *Pinus sylvestris*, *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *P. rotundifolia*, *Calamagrostis arundinacea* und *Molinia arundinacea* (mehr in nordöstlichen bzw. östlichen Teilen Mitteleuropas).

In Mitteleuropa erreichen viele atlantisch-subatlantischen Arten ihre östliche Arealgrenze (Abb. 3, Gruppe 1 und Abb. 4). Zu dieser Gruppe gehören u.a. *Pteridium aquilinum*, *Dryopteris austriaca*, *D. carthusiana*, *Ilex aquifolium*, *Hedera helix*, *Hypericum pulchrum*, *Galium hircynicum*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula sylvatica* und *Holcus mollis* sowie die Moose *Mnium hornum*, *Plagiothecium undulatum* und *Dicranum majus*. Mit zunehmenden Sommertemperaturen, mehr diskontinuierlich fallenden Niederschlägen und allgemein geringeren Niederschlagssummen in der Vegetationsperiode treten unter mehr subkontinental getöntem Klima sowie auf mehr wärmebegünstigten Standorten im Mittelgebirgsraum (z.B. in Südexposition) die oben genannten Sippen zurück. Sie werden dort durch wärme-/lichtliebende Sippen ersetzt. Zu diesen gehören Arten der Gattung *Hieracium* (*H. glaucinum*, *H. lachenalii*, *H. sylvaticum*, *H. sabaudum*) sowie *Poa nemoralis*, *Festuca heterophylla* und *Campanula rotundifolia*. In diesen Beständen wird ein mehr subatlantisch-submediterraner Einfluss (südwestliche Gebiete Mitteleuropas) durch *Teucrium scorodonia*, *Sarothamnus scoparius* und *Castanea sativa* angezeigt, während *Pinus sylvestris*, *Calamagrostis arundinacea* und *Molinia arundinacea* unter mehr subkontinental getöntem Klima häufiger werden (mehr östliche und südöstliche Gebiete Mitteleuropas). Für stärker besonnte (meist südexponierte) und sommertrockene Standorte sind *Genista tinctoria*, *G. germanica* und *Cytisus nigricans* charakteristisch.

In Süd- und Südost(mittel)europa zeigen bodensaure Eichenmischwälder floristisch und standörtlich enge Beziehungen zu den Waldgesellschaften der *Quercetalia pubescenti* und des *Carpinion betuli* (HORVAT et al. 1974). In diesen Wäldern dominiert *Quercus petraea*, wobei als begleitende Baumarten *Carpinus betulus* oder *Fraxinus ornus* auftreten können. In der Strauch- und Krautschicht sind *Chamaespartium sagittale*, *Cytisus procumbens*, *Helleborus odoratus* und *Cruciata glabra* geographische Differentialarten.

Eine detailliertere Zusammenstellung wichtiger geographischer Differentialarten gibt Abbildung 3.

7. Syntaxonomische Klassifikation

Bezüglich einer Zuordnung des Verbandes *Quercion roboris* zur Ordnung *Quercetalia roboris* besteht unter Pflanzensoziologen Konsens. Gleichwohl wird bis heute die soziologische Stellung der *Quercetalia* (als eigene Klasse *Quercetea robori-petraeae* oder als Ordnung

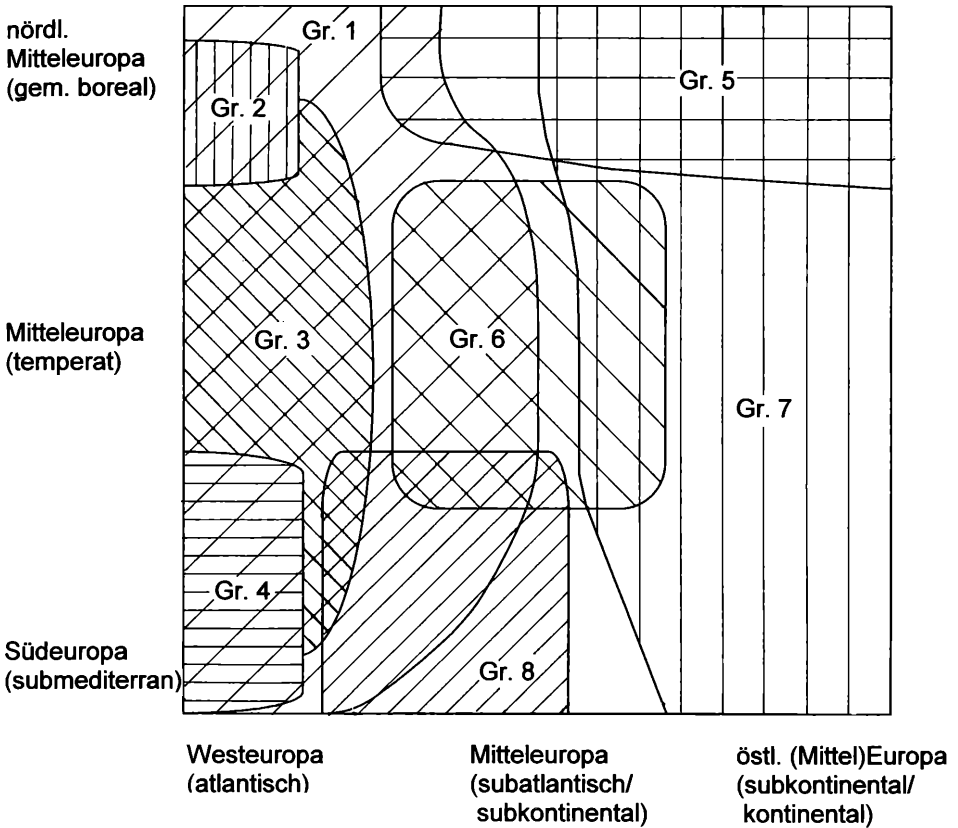


Abb. 3: Wichtige geographische Differentialartengruppen der bodensauren Eichen- und Eichenmischwälder in Europa (in Anlehnung an Angaben bei HÄRDITLE et al. 1997, PALLAS 1996, 2000, DIERSSEN 2001):

- Gruppe 1:** *Ilex aquifolium*, *Hedera helix*, *Dryopteris dilatata*, *D. carthusiana*, *Lonicera periclymenum*, *Oxalis acetosella*, *Mnium hornum*, *Teucrium scorodonia*, *Sarothamnus scoparius*;
- Gruppe 2:** *Saxifraga spathularis*, *Hymenophyllum tunbrigense*, *H. wilsonii*, *Scapania gracilis*, *Plagiochila spinulosa*, *Hylocomium brevirostre*, *Frullania tamarisci*, *Heterocladium heteropterum*, *Luzula sylvatica**, *Dryopteris aemula**, *Conopodium majus** (* = in der montanen Stufe auch der Gruppe 4 zugehörig);
- Gruppe 3:** *Blechnum spicant*, *Mespilus germanica*, *Sorbus torminalis*, *Pyrus cordata*, *Ulex europaeus*, *Erica scoparia*, *Corydalis claviculata*, *Umbilicus rupestris*, *Dryopteris aemula*, *D. borrieri*, *Pulmonaria longifolia*, *Symphytum tuberosum* ssp. *tuberosum*;
- Gruppe 4:** *Pulmonaria longifolia*, *Quercus pyrenaica*, *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus*, *Rumex pappillaris*, *Aquilegia dichroa*, *Ranunculus gregarius*, *Saxifraga umbrosa*, *Cytisus striatus*, *Genista falcata*, *G. florida*, *Eryngium duriaei*, *Seseli cantabricum*, *Thapsia villosa*, *Erica lusitanica*, *Galium broterianum*, *G. helodes*, *Carduus carpetanus*, *Cirsium filipendulum*, *Asphodelus lusitanicus*, *Scilla monophyllos*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *E. scoparia*, *Rubia peregrina*, *Asphodelus albus*, *Ruscus aculeatus*, *Tamus communis*;
- Gruppe 5:** *Trientalis europaea*, *Cornus suecica*, *Vaccinium vitis-idea*, *V. myrtillos*, *Maianthemum bifolium*, *Populus tremula*, *Orthilia secunda**, *Pyrola minor**, *P. rotundifolia**, *Picea abies**, *Chamaecytisus ruthenicus** (* = nur im nordöstlichen Mitteleuropa);
- Gruppe 6:** *Hieracium glaucinum*, *H. lachenalii*, *H. sylvaticum*, *H. sabaudum*, *Poa nemoralis*, *Campnula rotundifolia*, *Festuca heterophylla*;
- Gruppe 7:** *Pinus sylvestris*, *Calamagrostis arundinacea*, *Molinia arundinacea*;
- Gruppe 8:** *Fraxinus ornus*, *Luzula forsteri*, *Castanea sativa*, *Cruciata glabra*.

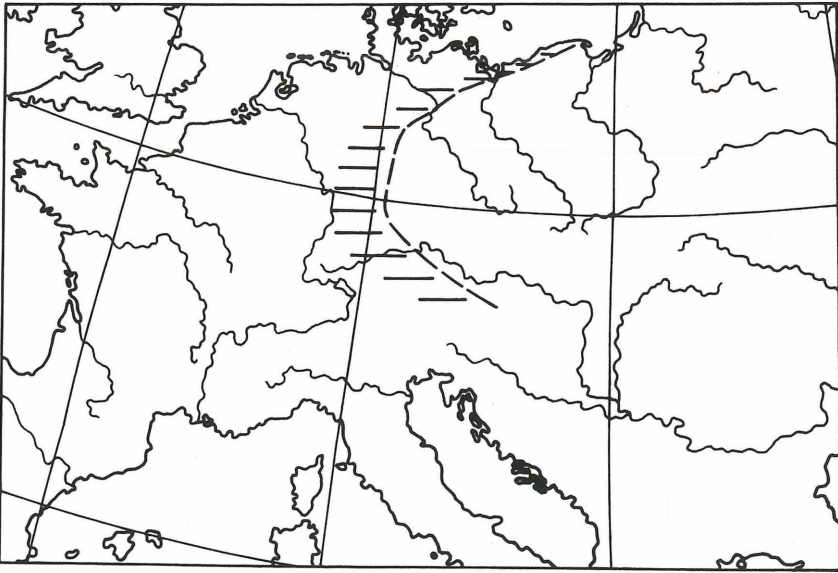


Abb. 4: Östliche Arealgrenze atlantisch-subatlantischer Arten in Mitteleuropa (z.B. *Pteridium aquilinum*, *Dryopteris austriaca*, *D. carthusiana*, *Ilex aquifolium*, *Hedera helix*, *Hypericum pulchrum*, *Galium hircynicum*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula sylvatica*, *Holcus mollis*, *Mnium hornum*, *Plagiothecium undulatum*, *Dicranum majus*; nach HÄRDTLE & WELSS 1992).

innerhalb der *Quercio-Fagetea*) kontrovers diskutiert (vgl. HÄRDTLE et al. 1997). Befürworter einer eigenen Klasse betonen in erster Linie, dass nur wenige floristische Gemeinsamkeiten die Ordnungen *Quercetalia roboris* und *Fagetalia sylvaticae* verbinden. Dies trifft insbesondere für Bestände zu, die auf nährstoffärmsten Standorten (z.B. Quarzsanden) stocken und oftmals sehr artenarm sind. Doch bereits auf Böden mit geringem Kolloidanteil und im östlichen Mitteleuropa greifen Vertreter der *Fagetalia* regelmäßig und teilweise mit hoher Deckung auf *Quercetalia roboris*-Gesellschaften über (vgl. MULLER 1982). Gleiches gilt für Vertreter der *Quercetalia pubescenti-petraeae* auf wärmebegünstigten Standorten, insbesondere im Süden und Südosten des *Quercion roboris*-Areal. Ein Zusammenschluß der genannten Ordnungen (zu einer Klasse) würde mit Hilfe der dann (zusätzlich) als Klassenkennarten zu wertenden Sippen (u.a. auch der drei wichtigen Gehölzarten *Quercus robur*, *Quercus petraea* und *Fagus sylvatica*) eine bessere Kennzeichnung einzelner Einheiten erlauben, so dass verschiedene Arbeiten diesen Gliederungsvorschlag aufgreifen (vgl. RIVAS-MARTINEZ 1974, OBERDORFER 1987, SCHUHWERK 1988, OBERDORFER 1992, WILMANN 1993, FISCHER 1995, ELLENBERG 1996).

Eine weiterführende, auf vegetationsgeographischen Kriterien fußende Auftrennung des Verbandes *Quercion roboris* (bzw. der Ordnung *Quercetalia roboris*) wurde jüngst von PALLAS (2000) vorgestellt. Wenn man diesem Gliederungsvorschlag zur Veranschaulichung vegetationsgeographischer Unterschiede folgt, lassen sich im europäischen Raum folgende Einheiten differenzieren (vgl. PALLAS 2000):

- a) *Hymenophyllo tunbrigensis-Quercion petraeae* Pallas 2000: euozeanische Eichenmischwälder Nordwest(mittel)europas,
- b) *Quercion roboris* Malcuit 1929: atlantische Eichenmischwälder West(mittel)europas,
- c) *Quercion pyrenaicae* Riv.Godard ex Riv.-Mart. 1963: euozeanische Eichenmischwälder Südwesteuropas (insbes. Iberische Halbinsel),
- d) *Vaccinio myrtilli-Quercion petraeae* Pallas 1996: nördlich temperate Eichenmischwälder Nord(ost)mitteleuropas,

- e) *Agrostio capillaris-Quercion petraeae* Scamoni et Passarge 1959: Eichenmischwälder der mittlere temperaten Zone (Mitteleuropa),
f) *Hieracio lachenalii-Quercion petraeae* Pallas 1996: süd(öst)lich temperate (gemäßigt submediterrane) Eichenmischwälder in Süd(ost)mitteleuropa.

8. Bedrohung und Schutz

In Europa wurden Wälder besonders seit dem Mittelalter gerodet und die verbliebenen Waldflächen mehr oder minder intensiv genutzt. Von dieser Entwicklung waren vor allem Waldgebiete des *Quercion roboris* betroffen, da ihre Standorte früh ackerbaulich nutzbar und Eichenholz vielseitig verwendbar war. Heute erhaltene Bestände repräsentieren nur teilweise historisch alte Wälder. Vielfach sind sie durch Neuanpflanzung auf vormals ackerbaulich genutzten oder verheideten Standorten wiederentstanden, wie historische Quellen und Forsteinrichtungswerke belegen.

Die Hauptgefährdung bodensaurer Eichenmischwälder war und ist ihr Umbau in Kiefernforste beziehungsweise die Aufforstung potentieller Standorte mit Waldkiefern. Demzufolge nehmen heute Kiefern- und auch Fichtenforste in weiten Bereichen potentielle Wuchsfelder von *Quercion roboris*-Gesellschaften ein. Mit der Zunahme der Deckungsanteile von Nadelhölzern in der Baumschicht nimmt zugleich der Anteil typischer *Quercion*-Arten in der Kraut- und Moosschicht ab. Besonders reine Fichtenforste sind extrem artenverarmt, und in der Bodenvegetation dominieren Ubiquisten wie *Rubus idaeus*.

Die Rodung wie auch der forstliche Umbau vieler Laubwaldbestände in Nadelholzdominierte Forsten führte vielfach zur räumlichen Isolation der verbliebenen Eichenmischwälder. Dies hatte in den vergangenen zwei Jahrhunderten nicht nur den Verlust vieler historisch alter Wälder zur Folge, sondern verschlechterte zugleich die Ausbreitungschancen charakteristischer Eichenwaldbegleitarten in neu begründete Bestände (vgl. PETERKEN 1996).

In manchen Bestände haben sich Neophyten ausgebreitet (z.B. *Rhododendron ponticum*, *Prunus serotina*). Dies führte zu veränderten Boden- oder Humusbedingungen und über Lichtkonkurrenz zum Ausschluss lichtbedürftiger *Quercion roboris*-Arten. Ein dichter Schluss der Neophyten im Unterstand kann zudem eine Naturverjüngung autochthoner Gehölze verhindern.

Große Teile der heute noch vorhandener bodensaurer Eichenmischwälder müssen als Ersatzgesellschaften bodensaurer Buchenwälder angesehen werden (vgl. Kap. 5). Wie entsprechende Bestände bewirtschaftet werden sollten, muss im Einzelfall und vor dem Hintergrund der gebietsspezifischen Situation entschieden werden. Tradierte Nutzungssysteme haben vielerorts in Europa die Entwicklung Eichen-dominierter Bestände begünstigt (z.B. Beweidung, Niederholzwirtschaft oder Mittelwaldbetrieb). Würden diese nicht im Rahmen von Pflegemaßnahmen fortgeführt, so würde eine Sukzession zu Buchenwälder einsetzen. Im Einzelfall ist daher zu prüfen, ob ein Waldgebiet einer natürlichen Dynamik überlassen wird oder im Sinne eines Kulturschutzes (bzw. Artenschutzes) tradierte Nutzungssysteme im Rahmen einer Pflege zur Erhaltung halbnatürlicher Waldformation fortgeführt werden.

Literatur

- ALLORGE, P. (1922): Les associations végétales du Vexin Français. – Rev. Gen. Bot. 393: 134–144, 401: 311–319, 402: 376–383. Paris.
BJÖRNSTAD, A. (1971): A phytosociological investigation of the deciduous forest types in Søgne, Vest-Agder, South Norway. – Norw. J. Bot. 18: 191–214. Oslo.
BOHN, U., NEUHÄUSL, R., GOLLUB, G., HETTWER, C. (2000): Map of the natural vegetation of Europe. – Landwirtschaftsverlag Münster-Hiltrup.
BRAUN-BLAUNQUET, J. (1967): Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. II. Teil. – Vegetatio 14: 2–126. Den Haag.
CHOUARD, P. (1925): Monographies phytosociologiques. 1. La région de Brigueil de l'Ainé (Confolentais), suite et fin. – Bull. Soc. Bot. France 72: 34–49. Paris.

- CHYTRÝ, M. (1991): Phytosociological notes on the xerophilous oak forests with *Genista pilosa* in south western Moravia. – *Preslia* 69: 193–204. Praha.
- CLYMO, R.S., HOPKINS, B., MOSS, B. (1981): The native forest vegetation of Killarney, south-west Ireland: an ecological account. – *J. Ecol.* 69: 437–472.
- DENGLER, A. (1972): Waldbau auf ökologischer Grundlage. – 4. Aufl. Berlin.
- DENZ, O. (1994): Natürliche Habichtskraut-Traubeneichenwälder bodensaurer Felsstandorte und ihre Vegetationskomplexe im Rheinischen Schiefergebirge und weiteren silikatischen Mittelgebirgen. – *Diss. Bot.* 229. Berlin, Stuttgart.
- DIERSCHKE, H. (1990): Species-rich beech woods in mesic habitats in central and western Europe: regional classification into suballiances. – *Vegetatio* 87: 1–10. Den Haag.
- DIERSSEN, K. (2001): Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterisation of European bryophytes. – *Bryophyt. Biblioth.* 56: 1–289. Berlin, Stuttgart.
- DOING, H. (1962): Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. – *Wentia* 8: 1–85. Amsterdam.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1095 S.
- , KLÖTZLI, F. (1972): Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. – *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Nieders.* 5: 3–135. Hannover.
- , WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – *Scripta Geobot.* 18: 1–248. Göttingen.
- EPRON, D. & DREYER, E. (1992): Photosynthesis of oak trees [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] during drought under field conditions: diurnal course of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. – *Plant, Cell and Environment* 15: 809–820.
- FISCHER, A. (1995): Forstliche Vegetationskunde. – Blackwell, Berlin/Wien: 315 S.
- GAUME, R. (1924): Les Associations végétales de la forêt de reuilly (Indre-et-Loire). – *Bull. Soc. Bot.* 24: 150–171 u. 1194–1207. Paris.
- GLAVAC, V., KRAUSE, A. (1969): Über bodensaure Wald- und Gebüschgesellschaften trockenwarmer Standorte im Mittelrheingebiet. – *Schriften. Vegetationskde.* 4: 85–102. Bonn-Bad Godesberg.
- HÄRDLE, W., HEINKEN, T., PALLAS, J., WELSS, W., (1997): Bodensaure Eichenmischwälder (*Quercion roboris* Tx. 1930) in Deutschland. – *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands* 2: 1–42. Göttingen.
- , MENZEL, U., SCHRAUTZER, W. (1996): Ökologische Potenz und standörtlicher Zeigerwert der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) auf Podsol-Böden des Nordwestdeutschen Tieflands. – *Verh. GfÖ* 26: 161–172. Stuttgart.
- WELSS, W. (1992): Vorschläge zur Synsystematik und Syntaxonomie bodensaurer Buchen-Eichen- und Eichenmischwälder (*Quercion robori-petraeae* Br.-Bl. 1932) Mitteleuropas.- *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* 4: 95–104. Hannover.
- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortbedingungen, Dynamik. – *Diss. Bot.* 239: 1–311. Berlin, Stuttgart.
- HORVAT, I., GLAVAC, V., ELLENBERG, H. (1974): Vegetation Südosteuropas. – Fischer, Stuttgart: 752 S.
- JAHN, G. (1979): Werden und Vergehen von Buchenwald-Gesellschaften. – In: WILMANN, O., TÜXEN, R. (Red.): Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften. – *Ber. Int. Symp. Int. Vereinig. Vegetationsk.* Rinteln: 339–362. Vaduz.
- (1985): Zum Nadelbaumanteil an der potentiellen natürlichen Vegetation der Lüneburger Heide. – *Tuexenia* 5: 377–389. Göttingen.
- KIELLAND-LUND, J. (1981): Die Waldgesellschaften SO-Norwegens. – *Phytocoenologia* 9 (1/2): 53–250. Stuttgart, Braunschweig.
- KNAPP, H.D. (1979): Geobotanische Studien an Waldgrenzstandorten des hercynischen Florengbietes. Teil 1 und 2. – *Flora* 168, Teil 1: 276–319, Teil 2: 468–510. Jena.
- KORNECK, D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – *Schriften. Vegetationskde.* 7: 1–196. Bonn-Bad Godesberg.
- KRAUSE, A., SCHRÖDER, L. (1979): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1:200 000. Potentielle natürliche Vegetation Blatt CC 3118 Hamburg-West. – *Schriften. Vegetationskde.* 14: 1–138. Bonn-Bad Godesberg.
- LEIBUNDGUT, H. (1991): Unsere Waldbäume. – *Eigenschaften und Leben.* – Haupt, Bern, Stuttgart: 172 S.

- LEUSCHNER, C. (1993): Forest dynamics on sandy soils in the Lüneburger Heide area, NW Germany. – *Scripta Geobot.* 21:53–60. Göttingen.
- (1994): Walddynamik auf Sandböden in der Lüneburger Heide (NW-Deutschland). – *Phytocoenologia* 22 (3): 289–324. Berlin, Stuttgart.
- , RODE, M.W., HEINKEN, T. (1993): Gibt es eine Nährstoffmangel-Grenze der Buche im nordwestdeutschen Flachland? – *Flora* 188: 239–249. Jena.
- MALCUIT, G. (1929): Les associations végétales de la vallée de la Lanterne. – *Arch. Bot.* Tome 2, Mem. 6: 1–211. Caen.
- MANZ, E. (1993): Vegetation und standörtliche Differenzierung der Niederwälder im Nahe- und Moselraum. – *Pollichia* 28: 1–413. Bad Dürkheim.
- MATUSZKIEWICZ, J.M. (1988): Przegląd fitosocjologiczny zbioromisk leśnych Polski. Borymieszane i acidofilne dabrowni. (Phytosociological survey to forest communities of Poland). – *Fragm. Flor. et Geobot.* 33: 107–190. Warszawa.
- MATUSZKIEWICZ, W. (1955): Zur Systematik der azidophilen Mischwälder in Polen. – *Acta Soc. Bot. Pol.* 24: 421–458. Warszawa.
- (1989): Über die standörtliche und regionale Gliederung der Buchenwälder in ihrem osteuropäischen Rand-Areal. – *Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges.* 1: 83–92. Göttingen.
- MEUSEL, H. (1941): Pflanzengeographische Betrachtung über mitteleuropäische Waldgesellschaften. 1. Über die pflanzengeographische Stellung des nordwestdeutschen Eichen-Birkenwaldes. – *Ber. Dt. Bot. Ges.* 59: 69–82. Jena.
- MOSS, C.E. (1911): The plant formation of the older siliceous soils. – In: TANSLEY, A.G. (Ed.): *Types of British Vegetation*: 122–141. Cambridge University Press, Cambridge.
- MULLER, S. (1982): Contribution à la synsystematique des hêtraies d'Europe occidentale et centrale. – *Documents phytosoc.* N.S. 7: 267–358. Camerino.
- NEUHÄUSL, R., NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ, Z. (1967): Syntaxonomische Revision der azidophilen Eichen- und Eichenmischwälder im westlichen Teil der Tschechoslowakei. – *Folia Geobot. Phytotax.* 2: 1–41. Praha.
- NOIRFALISE, A. (1956): La hêtraie Ardennaise. – *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux* 24: 208–239.
- OBERDORFER, E. (1987): Süddeutsche Wald- und Gebüschgesellschaften im europäischen Rahmen. – *Tuexenia* 7:459–468. Göttingen.
- (1992): Ordnung *Quercetalia robori-petraeae*. – In: OBERDORFER, E. (Hrsg.): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsch.* (2. Auflage): 107–118. Jena, Stuttgart, New York.
- OLSSON, H. (1974): Acidophilous oak forests in south Sweden. – *Doc. Phytosoc.* 3: 261–271. Lille.
- PALLAS, J. (1996): Beitrag zur Syntaxonomie und Nomenklatur der bodensauren Eichenmischwälder in Mitteleuropa. – *Phytocoenologia* 26: 1–76. Berlin, Stuttgart.
- (2000): Zur Systematik und Verbreitung der europäischen bodensauren Eichenmischwälder (*Quercetalia roboris* Tüxen 1931). – *Abh. Westf. Mus. Naturkde.* 62: 1–125. Münster.
- (2002): Artenarme bodensaure Eichenmischwälder (*Deschampsio-Quercetum* Passarge 1966) in Nordwestdeutschland. – *Abh. Westf. Mus. Naturkde.* 64: 1–132. Münster.
- PASSARGE, H. (1956): Die Wälder von Magdeburgerforth (NW-Fläming). – *Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss.* 18, Berlin: 112 S.
- (1957): Waldgesellschaften des nördlichen Havellandes. – *Wiss. Abhandl. Deutsch. Akad. Landwirtschaftswiss.* 26, Berlin: 139 S.
- (1962): Waldgesellschaften des Eichenwaldgebietes von SW-Mecklenburg und der Altmark. – *Arch. Forstw.* 11 (2): 199–241. Berlin.
- , HOFMANN, G. (1968): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. – *Pflanzensoz.* 16, Jena: 298 S.
- PEPLER, C. (1992): Die Borstgrasrasen (*Nardetalia*) Westdeutschlands. – *Diss. Bot.* 193: 1–402. Berlin, Stuttgart.
- PETERKEN, (1996): *Natural woodland. Ecology and Conservation in the Northern Temperate Regions.* – Cambridge Univ. Press: 522 S.
- POLLMANN, W., LETHMATE, J. (2003): Zur Frage der Buche auf Sandböden in Nordwest-Deutschland: Ökologische Potenz von *Fagus sylvatica* L. unter extremen Standortbedingungen im Riesenecker Osning. – *Tuexenia* 23: 71–94. Göttingen.
- POTT, R. (1985): Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. – *Abh. Westf. Mus. Naturkde.* 47: 1–75. Münster.

- (2000a): Die Entwicklung der europäischen Buchenwälder in der Nacheiszeit. – Rundgespr. d. Kommission. f. Ökol. 18: 49–75.
- (2000b): Palaeoclimate and vegetation – long-term vegetation dynamics in central Europe with particular reference to beech. – *Phytocoenologia* 30: 285–333. Berlin, Stuttgart.
- RAMEAU, J.C., ROYER, J.-M. (1975): Les forêts acidiphiles du sud-est du bassin parisien. – *Coll. Phytosoc.* 3: 319–340. Lille.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1963): Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. – *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 21: 5–135.
- (1974): Observaciones sobre la sintaxonomía de los bosques acidófilos europeos. Datos sobre la *Quercetalia robori-petraeae* en la Península Ibérica. – *Coll. Phytosoc.* 3: 255–260. Lille.
- RODWELL, J.S. (1991): *British plant communities, Volume 1: woodlands and scrubs.* – Cambridge Univ. Press: 395 S.
- SCAMONI, A. (1988): Gedanken über die Verbreitung der Kiefer im Tiefland. – *Forstarchiv* 59 (5): 173–180. Alfeld.
- SCHÖLLER, H. (1991): Flechtenverbreitung und Klima. Vegetationsökologische Untersuchungen zur Verbreitung der Flechten in naturnahen Traubeneichenwäldern des Taunus. – *Biblioth. Lichenol.* 42: 1–250. Berlin, Stuttgart.
- SCHUHWERK, F. (1988): Naturnahe Vegetation im Hotzenwald (südöstlicher Schwarzwald). – Diss. Univ. Regensburg: 526 S.
- TANSLEY, A.G. (1939): *The British Islands and their vegetation.* – Cambridge Univ. Press: 930 S.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., WEBB, D.A. (1964): *Flora Europaea.* – Vol. 1. University Press, Cambridge.
- TÜXEN, R. (1930): Über einige nordwestdeutsche Waldassoziationen von regionaler Bedeutung. – *Jb. Geogr. Ges. Hannover* 1929: 55–116. Hannover.
- TÜXEN, R. (1975): Le *Betulo-Quercetum* de l'Allemagne du nord-ouest est-il une véritable association ou non? – *Coll. Phytosoc.* 3: 311–317. Lille.
- , R., OBERDORFER, E. (1958): Eurosibirische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens mit Ausblicken auf die alpine und die Mediterranregion dieses Landes. – *Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel Zürich* 32: 1–328. Zürich.
- WALLNÖFER, S. (1993): *Quercetalia roboris.* – In: MUCINA, L., GRABHERR, G., WALLNÖFER, S. (Hrsg.): *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil III. Wälder und Gebüsche.* – Fischer, Jena: 183–189.
- WELSS, W. (1985): Waldgesellschaften im nördlichen Steigerwald. – Diss. Bot. 83: 1–174. Vaduz.
- WESTHOFF, V., HELD, A.J. DEN (1975): *Plantengemeenschappen in Nederland.* – 2. Aufl., Zutphen: 324 S.
- WILMANN, O. (1993): *Ökologische Pflanzensoziologie.* 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 479 S.

Prof. Dr. Werner Härdtle
Universität Lüneburg
Fachbereich Umweltwissenschaften
Institut für Ökologie und Umweltchemie
21332 Lüneburg