

forstarchiv 81, 195-217  
(2010)

DOI 10.2376/0300-  
4112-81-195

© M. & H. Schaper  
GmbH

ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:  
Helge.Walentowski@  
lwf.bayern.de

Eingegangen:  
29.04.2010

Angenommen:  
05.08.2010

# Sind die deutschen Waldnaturschutzkonzepte adäquat für die Erhaltung der buchenwaldtypischen Flora und Fauna? Eine kritische Bewertung basierend auf der Herkunft der Waldarten des mitteleuropäischen Tief- und Hügellandes

**Are the German conceptions suitable for the conservation of the specific flora and fauna of native beech forests? – A critical assessment based on the origin of forest species of central European lowland and submontane regions**

HELGE WALENTOWSKI<sup>1</sup>, HEINZ BUßLER<sup>1</sup>, ERWIN BERGMEIER<sup>2</sup>, MARKUS BLASCHKE<sup>1</sup>, REINER FINKELDEY<sup>3</sup>, MARTIN M. GOSSNER<sup>4</sup>, THOMAS LITT<sup>5</sup>, STEFAN MÜLLER-KROEHLING<sup>1</sup>, GEORG PHILIPPI<sup>6</sup>, VICTOR V. POP<sup>7</sup>, ALBERT REIF<sup>8</sup>, ERNST-DETLEF SCHULZE<sup>9</sup>, CHRISTIAN STRÄTZ<sup>10</sup> und VOLKMAR WIRTH<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Sachgebiet Naturschutz, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Am Hochanger 11, D-85354 Freising

<sup>2</sup>Abteilung Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Universität Göttingen, Untere Karspüle 2, D-37073 Göttingen

<sup>3</sup>Abteilung Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Universität Göttingen, Büsgenweg 2, D-37077 Göttingen

<sup>4</sup>Institut für Ökologie, Universität Jena, Dornburger Str. 159, D-07743 Jena

<sup>5</sup>Institut für Paläontologie, Universität Bonn, Nussallee 8, D-53115 Bonn

<sup>6</sup>Staatliches Museum für Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, D-76133 Karlsruhe

<sup>7</sup>Institute of Biological Research, 48 Republicii Street, 400015 Cluj-Napoca, Romania

<sup>8</sup>Waldbau-Institut, Arbeitsbereich Vegetations- und Standortskunde, Universität Freiburg, Tennenbacherstr. 4, D-79085 Freiburg i. Br.

<sup>9</sup>Max-Planck-Institut für Biogeochemie, Hans-Knöll-Str. 10, D-07745 Jena

<sup>10</sup>Büro für ökologische Studien, Oberkonnersreuther Str. 6a, D-95448 Bayreuth

## Kurzfassung

Auf Basis eines breiten Indikatorensets an Pflanzen- und Tierarten wurden Charakteristik und Spezifität der Artenausstattung westmitteleuropäischer Buchenwälder ausgewertet. Buchenwälder mit ihrer weiten Verbreitung und weiten standörtlichen Amplitude weisen vielfältige Zönosen auf. Allerdings gibt es bei den meisten untersuchten Artengruppen nur wenige spezifisch an Buche oder Buchenwälder gebundene Arten. Die Befunde deuten darauf hin, dass die meisten der heute im westlichen Teil Mitteleuropas anzutreffenden „Buchenwaldarten“ vor der Massenausbreitung der phylogenetisch sehr jungen heimischen Buche bereits lange in anderen Laubwaldtypen vorkamen und erst viel später in sich ausbreitende Buchenwälder inkorporiert oder verdrängt wurden. Die Buche selbst hat ins westmitteleuropäische Tief- und Hügelland, in denen Buchenwälder eine geringe Biotopkontinuität und Habitattradition aufweisen, vergleichsweise wenige identifikationsstiftende Buchenwaldarten i. e. S. mitgebracht (z. B. im Gegensatz zu illyrischen, karpatischen und balkanischen Buchenwäldern mit viel älterer oder ursprünglicher Habitattradition). Diese beschränken sich v. a. auf sehr ausbreitungsstarke Organismengruppen wie Pilze und Flechten, die zu der weiten Wanderung aus den eiszeitlichen Refugien befähigt waren und die aufgrund der sehr späten Massenausbreitung der Buche bereits vorhandene Ausbreitungshindernisse in bewirtschaftetem Gebiet überwinden konnten. Die kurze und in einer bereits durch Nutzungseinflüsse geprägten Landschaft ablaufende Entwicklungsgeschichte des „nationalen Naturerbes Buchenwälder“ zeigt: Erstens können die meisten „Buchenwaldarten“ des westmitteleuropäischen Tief- und Hügellandes bei naturnaher und nachhaltiger Bewirtschaftung in Wirtschaftswäldern überleben, wenn über Raum und Zeit ausreichend Schlüsselstrukturen vorhanden sind. Zweitens leben viele dieser Arten nicht nur in buchen-, sondern auch oder sogar schwerpunktmäßig in eichen- und edellaubbaumreichen Waldgesellschaften, denen ein Großteil des Artenpools originär entstammt. Dem langfristigen Erhalt dieser Vielfalt wird ein integratives Gesamtkonzept abgestufter Nutzungs- und Schutzintensitäten am besten gerecht.

**Schlüsselwörter:** *Fagus sylvatica*, Reliktarten, Pflanzen- und Tierwelt, Vegetationsgeschichte, Klimaänderungen, Paläoökologie, Endemiten

## Abstract

Through a comprehensive analysis of a broad indicator set of plants and animals, we analysed the characteristics and specificity of species composition of Central European beech forests. It was ascertained that beech forests, which are widely distributed and grow under different local site conditions, indeed comprise highly diverse communities. For most of the investigated groups, however, only a few species were specific to beeches or beech forests. The results indicate that most of the “beech forest species” found today in western Central Europe originated in various mixed temperate deciduous forests before the wide-scale dispersal of the phylogenetically very young native beech. It was only much later that they were subsequently incorporated into or displaced by beech-dominated forests. The beech brought comparatively few specialists with it into western Central European lowland and submontane regions – where beech forests indicate reduced biotope continuity and a brief habitat tradition (in contrast, for example, to Illyric, Carpathian and Balkan beech forests with their much older or original habitats). Only a few specialists – those well suited to long-distance dispersal, such as fungi and lichens – were able to migrate together with beech from glacial refuges to distant western central European up- and lowland regions, and, because of the very late widespread dispersal of the beech, were able to overcome dispersal obstacles already existing in the

cultivated landscape that would hinder shade-adapted forest species with short-distance dispersal strategies. The late post-glacial emergence of native beech forests and their development in an already anthropogenically modified landscape lead to following conclusions: In the western Central European beech forests, the majority of their species could live in semi-natural and sustainably managed production forests, if key habitat structures are available in space and over time. Many of the co-occurring species do not necessarily require beech forests and are able to survive or even reach their ecological optimum in the mixed oak or maple-ash-dominated deciduous broad-leaved forests where they originated. An integrated concept of graduated degrees of use and conservation could deliver tailor-made solutions for the long-term survival of Germany's beech forests.

**Keywords:** *Fagus sylvatica*, relict species pool, flora, fauna, vegetation history, climatic changes, palaeoecology, endemics

## Einleitung

Buchenwälder Mitteleuropas stehen im Zentrum der Diskussionen um den dortigen Waldnaturschutz im Zusammenhang mit der globalen Biodiversität. Besonders naturnahe Buchenwälder in Deutschland im westlichen Teil Mitteleuropas (Anhang 1) sind inzwischen als UNESCO-Weltnaturerbe vorgeschlagen (Großmann et al. 2009).

Für mitteleuropäische von der Rotbuche (*Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica*) geprägte Buchenwaldlandschaften werden 6.715 Tier- und 4.320 Pflanzenarten angegeben (Wildermuth und Tischler in Gercke 1986). Bei faunistischen Untersuchungen des Senckenberg-Institutes in dem erst 1988 ausgewiesenen Naturwaldreservat „Niddahänge östl. Rudingshain“ (Vogelsberg, Forstamt Schotten) wurden in ca. 130- bis 150-jährigen Buchenwäldern auf Basalt und Buntsandstein 4.500 Tierarten nachgewiesen (Dorow und Flechtner 1999). Damit fanden sich trotz rauen Mittelgebirgsklimas auf etwa 0,000012 % der Fläche Deutschlands in diesem durch Sturmwürfe mit Lichtungen durchsetzten Buchenwald etwa 10 % aller in Deutschland vorkommenden Tierarten. Auf den ersten Blick erscheint dies stringent, denn Mitteleuropa wäre nach den Vorstellungen zur heutigen potenziellen natürlichen Vegetation (hpnV) zu 70-80 % der Fläche von Buchenwäldern geprägt, und liegt im geographischen Zentrum ihrer Welt-Verbreitung. 26 % der potenziellen weltweiten Buchenwald-Fläche liegen in Deutschland (BfN 2008). Neben der daraus abgeleiteten biogeografischen Verantwortung und Schutzwürdigkeit wird eine hohe Schutzbedürftigkeit daraus abgeleitet, dass Buchenwälder aktuell weitaus geringere Flächen einnehmen als natürlicherweise (der Anteil der Buche beträgt nach der zweiten Bundeswaldinventur (BWI<sup>2</sup>) aktuell 14,8 % der Holzbodenfläche) und Buchen-Urwälder im westlichen Teil Mitteleuropas heute vollständig fehlen. Die von der Bundesregierung 2007 verabschiedete Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt führt u. a. das Ziel auf, zumindest 5 % (bzw. 10 % bei Wäldern in der öffentlichen Hand) der Wälder in Deutschland dauerhaft aus der Nutzung zu nehmen und der natürlichen Waldentwicklung zu überlassen (BMU 2007).

Der heutigen biogeografischen Relevanz und potenziellen natürlichen Dominanz stehen allerdings eine fehlende Kontinuität und die zeitlich sehr junge Rolle der Buche in der quartären Vegetationsgeschichte Mitteleuropas gegenüber. Während 70-80 % des Quartärs überwogen offene oder halboffene Landschaften, es gab keine stabilen Zustände, sondern es herrschte eine extreme Systemwandeldynamik. Die heutige beachtliche Anzahl an relictischen und endemischen, seltenen und hochgradig gefährdeten Gefäßpflanzenarten außerhalb geschlossener Wälder erklärt sich aus eben dieser quartären Vegetationsgeschichte (Walentowski und Zehm 2010). Die Intensität des Wandels im Pleistozän und dessen Auswirkungen auf die Tier- und Pflanzenwelt des westlichen Mitteleuropas sind weltweit einmalig (v. Koenigswald 2002). Durch die relativ späte Einwanderung der Buche nach Mitteleuropa wurde der Lebensraum vieler Arten halblichter bis offener Ökosysteme eingeengt und zurückgedrängt. Dem gegenläufig fanden bereits in der Steinzeit erste Eingriffe des Menschen statt. Die Naturlandschaft wandelte sich zur Kulturlandschaft, in der

viele lichtbedürftige Arten sekundäre Lebensräume fanden.

Die Dualität von hoher Relevanz der Buche in der hpnV und geringer Relevanz in der Vegetationsgeschichte lässt widersprüchliche Urteile über die beiden Seiten vermuten, die differenzierte Schlussfolgerungen notwendig machen. In diesem Beitrag sollen nachfolgende Aspekte analysiert und diskutiert werden:

- Welche Rolle spielen Buchenwälder West-Mitteleuropas für den Erhalt der Biodiversität unterschiedlicher Artengruppen (dazu auch Vergleiche über Mitteleuropa hinaus)?
- Welche Habitatspezialisten und Endemiten leben in ihnen, die es sonst nirgendwo auf der Welt gibt und für die daher laut internationaler Biodiversitätsbemühungen (z. B. Berner Konvention 1979, Convention on Biological Diversity (CBD) = „Rio-Konvention“ von 1992, Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH) 1994, Global Strategy for Plant Conservation (GSPC) 2004, Biodiversity Communication and Action Plan 2006) eine besondere Schutzverantwortung besteht?
- Wie sind ihr Schutzpotenzial und -bedarf im Vergleich zu anderen Waldtypen Mitteleuropas, wie sind sie in Relation zu den Buchenwäldern West-, Süd-, Südost- und Osteuropas zu bewerten?

Hierzu wird ein aussagekräftiges Spektrum von Artengruppen aus Flora und Fauna betrachtet, die gut untersucht sind und unter denen buchenwaldspezifische Taxa zu vermuten waren.

## Biodiversität der Buchenwälder

### Taxonomie, Phylogenie und genetische Variation der Buche (Reiner Finkeldey)

Die Gattung *Fagus* ist mit nur etwa 10 Arten insbesondere im Vergleich zur den ebenfalls der Familie der Fagaceen angehörenden Eichen (Gattung *Quercus*; weltweit etwa 600 Arten) artenarm (Grimm et al. 2007). Die rezenten *Fagus*-Arten und vermutlich auch ihre Vorfahren haben recht ähnliche ökologische Ansprüche; deutlich bevorzugt werden mittlere Wuchsorte in Tieflagen und Bergregionen der gemäßigten bis subtropischen Zone. Insbesondere die Vermeidung von bezüglich Nährstoff- und Wasserversorgung extremen Standorten ist wohl eine evolutionsgeschichtlich sehr alte Eigenschaft der Gattung (Denk et al. 2005). Im Unterschied zu den Eichen haben sich daher bei den Buchen wohl nur selten Populationen auf Sonderstandorten zu eigenen Arten entwickelt, was die großen Unterschiede der Artenzahl bei diesen beiden Gattungen erklären kann. Paläobotanische Daten lassen einen nordpazifischen Ursprung der Gattung vermuten (Denk und Grimm 2009). Die Mehrzahl der rezenten Arten findet sich in Ostasien; lediglich die Verbreitungsgebiete der nordamerikanischen *F. grandifolia* und der eurasischen *F. sylvatica* liegen außerhalb dieser Region.

Fossilien belegen eine sehr weite und homogene Verbreitung der Gattung *Fagus* auf der Nordhemisphäre während des Miozäns (Denk und Grimm 2009) und Pliozäns (Anteile verschiedener *Fagus*-Arten

in Ablagerungen des Oberpliozäns in Europa über 50 %, Mai 1995). Erst später schrumpfte die Verbreitung, und es bildeten sich in disjunkten Arealen die rezenten Arten. Dabei legt die große molekulare Ähnlichkeit von *F. sylvatica* zu ostasiatischen Arten, insbesondere zur japanischen *F. crenata*, eine evolutionäre Separierung der westeurasischen Buche von anderen Arten erst im Laufe des Pleistozäns nahe (Denk et al. 2005). Umfangreiche Fossilfunde in Regionen, in denen heute keine Buchen mehr auftreten, etwa in Zentralasien, legen eine erhebliche Bedeutung dieser Gebiete bei der Evolution der Gattung *Fagus* nahe.

Die taxonomische Untergliederung der Gattung *Fagus* in West-Eurasien wird kontrovers diskutiert; bis zu fünf Arten wurden unterschieden. Biologisch betrachtet handelt es sich bei diesen Buchen allerdings sicher um eine einzige Fortpflanzungsgemeinschaft, also eine biologische Art, da Hybride entstehen (Papageorgiou et al. 2008). Gleitende Unterschiede zwischen Populationen bei morphologischen Merkmalen und molekulare Untersuchungen insbesondere der für phylogenetische Analysen häufig verwendeten ITS-Region unterstützen die Untergliederung westeurasischer Vertreter der Gattung *Fagus* in mehrere Arten ebenfalls nicht (Denk et al. 2002). Dies legt die Zusammenfassung aller Buchen aus dem Westen Eurasiens zu einer Art (*Fagus sylvatica*) mit den Unterarten *F. sylvatica* subsp. *sylvatica*, die vorwiegend in Europa heimisch ist, und der vorwiegend in Kleinasien auftretenden *F. sylvatica* subsp. *orientalis* nahe (Denk et al. 2002, Gailing und v. Wuehlisch 2004). Eine breite Hybridzone mit morphologisch intermediären Typen findet sich zum Beispiel in Griechenland (Papageorgiou et al. 2008).

Die Verbreitung mitteleuropäischer Pflanzen und deren genetische Variationsmuster wurden stark durch die letzte Eiszeit und die folgende nacheiszeitliche Rückwanderungsgeschichte bestimmt (Hewitt 2000). Wie viele andere Pflanzenarten hat auch die europäische Buche die Eiszeiten in räumlich getrennten Refugien im Süden des Kontinents überdauert (Demesure et al. 1996). Während die Wiederbesiedlung Mitteleuropas bei vielen Holzpflanzen aus verschiedenen Refugialgebieten von der iberischen Halbinsel, Italien und dem Balkan erfolgte (Petit et al. 2003), deuten pollenanalytische und genetische Untersuchungen bei der Buche auf nur ein Refugialgebiet oder sehr wenige, voneinander kaum differenzierte Regionen, aus welchen die Art in große Teile des Nordens Europas rückwanderte. Viele Refugialgebiete der Buche lagen im Vergleich zu anderen Arten sehr weit nördlich; das bei weitem wichtigste Refugialgebiet für die Wiederbesiedlung Mitteleuropas lag vermutlich nahe dem südöstlichen Rand der Alpen in Slowenien oder Istrien (Magri et al. 2006).

Die Gründe für die Ausbreitung der Buche aus diesem Gebiet, die in Mitteleuropa relativ spät, nämlich vor etwa 5.000 Jahren, begann und dann beschleunigt erfolgte (Magri 2008), während sich das Areal der Buche in anderen Refugialgebieten in Nordspanien, dem Mittelmeergebiet und Südfrankreich wesentlich langsamer vergrößerte (Magri 2008), sind noch unklar. Ausbreitungsbarrieren wie die Po-Ebene oder Gebirge können für die Rückwanderung aus diesen Gebieten eine Rolle gespielt haben; diese Barrieren wurden aber von vielen anderen Pflanzenarten einschließlich der Eichen umwandert beziehungsweise überquert. Offenbar erfolgte die Ausbreitung aus dem slowenisch/istrischen Refugialgebiet aber nicht allein der Hauptrichtung nach Norden folgend in den gesamten mitteleuropäischen Raum, sondern auch nach Westen am Südrand der Alpen (Magri et al. 2006) sowie in Richtung Südosten bis nach Griechenland (Hatziskakis et al. 2009).

Die im Vergleich zu anderen Refugialgebieten schnelle sowie sehr weiträumige Ausbreitung in unterschiedliche Richtungen legt die Vermutung nahe, dass die Buchen aus dem slowenisch/istrischen Refugialgebiet im Laufe der letzten Eiszeit wichtige Anpassungseigenschaften entwickelt haben, die ihre Fähigkeit zur Etablierung unter neuen Bedingungen entscheidend gefördert haben (Hatziskakis et al. 2009). Sollte diese Hypothese zutreffen, so hätten sich gegenwärtig

noch nicht genauer bekannte, anpassungsrelevante Merkmalsausprägungen der Buche Mitteleuropas, die deren Konkurrenzkraft entscheidend verbessert haben, erst während der letzten Eiszeit verändert. Diese noch nicht lang zurückliegenden evolutionären Prozesse hätten so die Dominanz der Buche in vielen Waldökosystemen Mitteleuropas wesentlich gefördert.

Der Ursprung der mitteleuropäischen Buchenbestände aus nur einem oder sehr wenigen Refugialgebieten hat genetische Spuren hinterlassen und zu extrem geringer Variation der rein mütterlich vererbten DNA der Chloroplasten (cpDNA) geführt (Magri et al. 2006), während im Mittelmeerraum hohe Variation der cpDNA beobachtet wird (Vettori et al. 2004, Papageorgiou et al. 2008). Die cpDNA stellt aber nur einen verschwindend geringen Anteil an der gesamten genetischen Information einer Pflanze dar, die weit überwiegend in der DNA des Zellkerns (nuclear DNA; nDNA) gespeichert ist und biparental vererbt wird. Untersuchungen genetischer Marker belegen für Isoenzym-Genorte (Konnert et al. 2000, Comps et al. 2001) und Kern-Mikrosatelliten (Vornam et al. 2004, Buiteveld et al. 2007) hohe genetische Variation innerhalb von Buchenbeständen Mitteleuropas. Die Eiszeiten und die nacheiszeitliche Rückwanderungsgeschichte haben also bei der Buche keinesfalls zu geringer genetischer Variation auf der Ebene der für Anpassungsprozesse entscheidenden nDNA geführt.

Die effektive Verbreitung genetischer Information durch Pollen (Belmonte et al. 2008) ist für die windbestäubte Buche der wichtigste Faktor, der zu großen Reproduktionseinheiten (Populationen) führt und auf diese Weise Verluste genetischer Information durch Drift oder „Flaschenhälse“ vermeidet. Gleichzeitig verhindert starker Genfluss durch Pollen aber auch eine starke genetische Differenzierung von Populationen (Austerlitz et al. 2000) und gleicht genetische Strukturen von Populationen an, wenn diese nach einer Phase reproduktiver Isolation in weit getrennten Refugien während der letzten Eiszeit wieder in Kontakt kommen. Bei der Buche finden sich daher wie auch bei vielen anderen windbestäubten, häufigen Baumarten der gemäßigten Breiten nur geringe Unterschiede der genetischen Strukturen zwischen Populationen (Comps et al. 2001). Insbesondere mitteleuropäische Buchenbestände sind genetisch nur wenig voneinander differenziert.

Auch der Mensch hat in den vergangenen Jahrtausenden genetische Variationsmuster der Buche verändert (Finkeldey und Ziehe 2004), obgleich die Buche nicht zu den züchterisch bearbeiteten Baumarten zählt. Änderungen der Landnutzung, insbesondere die Rodung von Wäldern, aber auch eine indirekte Förderung der Buche durch Übernutzung anderer Baumarten, die Waldbewirtschaftung und weiträumige Umweltveränderungen wie Immissionen (Müller-Starck 1985) haben natürliche Variationsmuster auf unterschiedlichen räumlichen Ebenen modifiziert. Indirekt hat der Mensch zumindest in Altsiedelgebieten die Verbreitung der Buche auch durch seinen Einfluss auf die Populationsdynamik und -dichte von Wildtieren bestimmt, da die Buche weniger von Schalenwild verbissen wird als viele andere Baumarten.

Die künstliche Bestandesbegründung mit weiträumig verfrachtetem Vermehrungsgut stellt bei der auch in der Vergangenheit überwiegend natürlich verjüngten Buche die Ausnahme dar. Gravierende Veränderungen genetischer Variationsmuster durch Saatguttransfer, wie sie bei Eichen (Gailing et al. 2007, 2009) und Koniferen beschrieben wurden, waren daher bei der Buche weniger bedeutsam. Die Förderung der Naturverjüngung durch waldbauliche Maßnahmen hat in erster Linie auf sehr kleinräumiger Ebene Auswirkungen auf die Verteilung genetischer Information (Buiteveld et al. 2007), sodass sich Buchenbestände Mitteleuropas auch heute noch durch hohe innerartliche Variation auszeichnen, die gegenüber menschlicher Einflussnahme bemerkenswert unempfindlich ist.

## Bedeutung der Buchenwälder für den Erhalt verschiedener Artengruppen

### Gefäßpflanzen (Erwin Bergmeier)

Die Rotbuche (*Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica*) ist ein europäischer Endemit. Ihr aktuelles Verbreitungsgebiet reicht vom südnorwegischen Oslo-Fjord bis ins mittelgriechische Oxia-Gebirge und von Südengland, der Bretagne und dem Kantabrischen Gebirge bis zur Krim-Halbinsel (Jalas und Suominen 1976, Bohn et al. 2000/2003, Knapp et al. 2007). Südöstlich schließt das Areal der nächstverwandten Orientbuche (*Fagus sylvatica* subsp. *orientalis*) an. Rotbuchenwälder bilden die zonale Vegetation in weiten Teilen des ozeanisch-subozeanischen West- und Mitteleuropas sowie in der montanen Stufe vieler südeuropäischer Gebirge (Bohn et al. 2000/2003, Dierschke und Bohn 2004). Bohn et al. (2000/2003) und Bohn und Gollub (2007) unterscheiden bei den europäischen Buchenwäldern drei Höhenstufen, planar(-kollin), kollin-submontan und montan-hochmontan. Nur im westlichen und zentralen Europa kommen Ausbildungen von Buchenwäldern aller dieser Höhenstufen vor. Deutschland im Kerngebiet des Areals trägt daher ein hohes Maß an Verantwortung für die Erhaltung der biologischen und zöologischen Vielfalt der Buchenwälder (Knapp 2008a, b).

Die meisten natürlichen Buchenwälder werden als strukturreich beschrieben (Roth 1932, Korpel 1992, Schmidt 1998, Tabaku und Meyer 1999, Meyer et al. 2003), obwohl es auch große strukturell einförmige Bereiche gibt, wie im Urwald von Badin (Korpel 1992) oder im Urwald von Semenik in Rumänien oder in der Ukraine (Commarmot et al. 2005). Von der Rotbuche dominierte Wirtschaftswälder sind dagegen durch forstliche Nivellierung oft strukturarm und bestehen aus einer Baum- und einer Krautschicht. Der Kronenraum bedeckt oft mehr als 90 %. Strauch- und Mooschicht sind in ausgewachsenen Beständen oft wenig entwickelt oder fehlen, die Krautschicht ist sehr unterschiedlich dicht. Begleitbaumarten in Buchenwäldern sind je nach Höhenlage, Bestandsalter, geografischer Lage und Bodenbeschaffenheit unter anderen *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus avium*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Sorbus torminalis*, *S. aria*, *Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* sowie in einigen Gebirgen und deren Umgebung *Abies alba* und *Picea abies*. Die Krautschicht setzt sich nicht nur aus schattenertragenden Arten zusammen, sondern an gut basenversorgten Standorten auch aus frühlingsgrünen frühblühenden Geophyten. Die meisten Arten sind aber sommer- oder immergrüne Hemikryptophyten. Der Wechsel von Winterkahllheit und dichter Belaubung der Rotbuche geht mit einem auffälligen Jahresrhythmus der Buchenwaldflora einher. Von 9 Blühphasen, die Zeitabschnitte vom zeitigen Frühjahr bis zum Spätsommer kennzeichnen (Dierschke 1982, 1989b), entfallen 4 dieser phänologischen Phasen auf den Zeitraum vor und bis zur Laubentfaltung der Buche. Die ersten Phasen sind von Geophyten (*Adoxa moschatellina*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*, *C. solida*, *Ficaria verna*, *Gagea lutea*, *Leucojum vernalis*) und frühblühenden Hemikryptophyten (z. B. *Asarum europaeum*, *Hepatica nobilis*, *Mercurialis perennis*, *Primula elatior*, *P. veris*, *Pulmonaria obscura*, *P. officinalis*) geprägt, die in Wäldern mit langer Habitattradition regelrechte „Blütensteppe“ bilden können. Es folgen ein *Galeobdolon*-Aspekt (*G. luteum*, *G. montanum*) und nach dem Laubaustrieb die Hochblüte von *Galium odoratum*, zum Ende des Frühlings die von *Melica uniflora*. Im Sommer kommen schattenertragende Gräser (*Brachypodium sylvaticum*, *Bromus benekenii*, *Festuca altissima*, *Hordeolum europaeum*) und Kräuter (*Campanula trachelium*, *Circaea lutetiana*, *Galium sylvaticum*, *Mycelis muralis*, *Prenanthes purpurea*, *Stachys sylvatica*) zur Blüte, und Farne (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris affinis*, *D. carthusiana*, *D. dilatata*, *D. filix-mas*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*) sind voll entfaltet.

### Floristische Differenzierung der Buchenwälder

Zur floristischen Gliederung der Rotbuchenwälder eignen sich pflanzengeografische und standörtliche Kriterien. Welchem Kriterium bei einer hierarchischen Gliederung Vorrang eingeräumt wird, ist seit Langem umstritten. Standörtliche Faktoren wie Nährstoffgehalt (oligo- bis eutroph, stark sauer bis basisch), Höhe (planar bis hochmontan), Bodengründigkeit und Wasserverfügbarkeit wechseln oft kleinräumig und sind daher auf verschiedenen räumlichen Skalenebenen von Bedeutung, besonders auf lokaler bis regionaler Ebene. Geografische Ausbildungen sind dagegen vor allem im Vergleich der Buchenwaldregionen wesentlich, also im überregionalen Kontext.

Wegen ihrer Artenvielfalt, der biogeografischen Differenzierung und wegen des breiten standörtlichen und Höhenspektrums werden bei den Buchenwäldern mit mittlerer bis guter Nährstoff- und Wasserversorgung in der Karte der natürlichen Vegetation Europas nicht weniger als 57 Kartierungseinheiten beschrieben (Bohn et al. 2000/2003). Auf der biogeografischen Ebene lassen sich für diese mesophilen und eutraphenten Buchenwälder zahlreiche Varianten unterscheiden, die im pflanzensoziologischen System als Unterverbände oder Verbände klassifiziert wurden (Dierschke 1990, Dierschke 1998, Rodwell et al. 2002, Dierschke 2004, Dierschke und Bohn 2004): *Scillo-Fagenion* (*Scillo-Fagenion*) in den Pyrenäen bis Kantabrien; *Endymio-Fagenion* (*Endymio-Fagenion*) in Westfrankreich und Südengland; *Eu-Fagenion* (*Asperulo-Fagenion*, *Galio odorati-Fagenion*) in Mitteleuropa nördlich der Alpen; *Lonicero alpigenae-Fagenion* (*Lonicero alpigenae-Fagenion*) in den Alpen bis Norditalien; *Lamio orvalae-Fagenion* (*Aremonio-Fagenion*) im illyrischen Raum von den Südostalpen und dem Südrand des pannonischen Beckens über die Dinariden bis Nordalbanien; *Symphyto cordatae-Fagenion* (*Symphyto cordatae-Fagenion*) in den Karpaten und Sudeten; *Doronico columnae-Fagenion moesiaca* (*Doronico columnae-Fagenion moesiaca*) im zentralen Balkan bis Mazedonien; *Doronico orientalis-Fagenion moesiaca* (*Doronico orientalis-Fagenion moesiaca*) in Nord- bis Mittelgriechenland; *Geranio nodosi-Fagenion* (*Geranio nodosi-Fagenion*) in Nord- bis Mittelitalien sowie *Geranio striati-Fagenion* (*Geranio striati-Fagenion*) in Süditalien mit Sizilien und nach Nordwestgriechenland übergreifend.

### Diversitätsmuster in Buchenwäldern

Bei großräumiger Betrachtung nimmt die Zahl der in Buchenwäldern wachsenden Arten in Zentraleuropa von Süden nach Norden ab. Willner (2002) bringt eine Übersicht der südmitteleuropäischen Buchenwälder, eines Gebietes, das von dem Französischen Jura, den Vogesen und Ardennen über die süddeutschen Mittelgebirge, die nördlichen schweizer Alpen, Österreich und Tschechien bis zum Riesengebirge, zur West-Slowakei, nach West-Ungarn, Slowenien, Nord-Kroatien und Friaul-Julisch Venetien reicht und das damit den größten Teil des illyrischen Diversitätszentrums der Buchenwaldflora einschließt. In diesem größten Gebiet, dessen Buchenwälder bisher einheitlich und umfassend pflanzensoziologisch bearbeitet wurden, führt Willner (2002) in einer Übersichtstabelle 269 Gefäßpflanzenarten auf. In dieser Tabelle, wie meist auch in den folgenden hier ausgewerteten, fehlen solche Arten, die zwar in einzelnen Aufnahmen enthalten sind, aber doch nur selten in Buchenwäldern vorkommen. Leider geben die meisten Arbeiten keine Auskunft über die Ausschluss-Schwellenwerte; daher sollten die Zahlen nur als Trendwerte verstanden werden. In den Buchenwald-Tabellen für Süddeutschland von Müller (1989, 1992) sind 241 bzw. 297 Gefäßpflanzen verzeichnet, bei Dierschke (1989a, hier fehlen allerdings *Luzulo-Fagenion*-Buchenwälder) für Nordwest-Deutschland nur etwa 130 Gefäßpflanzenarten des Waldbodens. Spangenberg (2001) listet in einer ungekürzten Tabelle der Buchenwälder Mecklenburg-Vorpommerns 227 Gefäßpflanzenarten auf. Diekmann et al. (1999) geben für die dänischen und südschwedischen Buchenwälder 116 Arten an. Auch südlich des illyrischen Diversitätszentrums nimmt

die Zahl der Arten in Buchenwäldern ab: Bergmeier und Dimopoulos (2001) geben in einer Übersichtstabelle der griechischen Buchenwälder 173 Arten an.

Auf kleiner räumlicher Ebene, nämlich bei den Probeflächen, die bei pflanzensoziologischen Aufnahmen von Buchenwäldern meist 100–400 m<sup>2</sup> umfassen, scheint die Artendichte ( $\alpha$ -Diversität) nach Norden dagegen kaum abzunehmen. So geben Willner et al. (2004) für das *Mercurialis perennis-Fagetum* (*Hordelymo-Fagetum*) Böhmens eine mittlere Zahl von Gefäßpflanzenarten von 33,8 an, für die deutschen Mittelgebirge (hauptsächlich Süd-Deutschland) eine von 27,8; Dierschke (1989a) nennt mittlere Artenzahlen von 19–29 für verschiedene Ausprägungen dieser Assoziation von Südniedersachsen bis zur Mainlinie und Spangenberg (2001) 29 Arten im Mittel der Aufnahmen von Mull-Buchenwäldern Mecklenburg-Vorpommerns. Rodwell (1991) gibt für die standörtlich entsprechenden *Fagus sylvatica-Mercurialis perennis*-Wälder Südenglands mittlere Artenzahlen von nur 19 je Probefläche an.

Sehr auffällig ist die Abnahme der Zahl der Gefäßpflanzenarten entlang des pH-Gradienten. Dierschke (1989a) nennt mittlere Artenzahlen von 19–29 für die Mull-Buchenwälder (*Mercurialis perennis-Fagetum*, *Hordelymo-Fagetum*) und 16–26 für die basenärmeren, meist schwach sauren Waldmeister-Buchenwälder (*Asperulo-Fagetum*, *Galio odorati-Fagetum*). Die Zahlen für Mecklenburg-Vorpommern lauten 29 (Eschen- und Binkelkraut-Mullbuchenwälder), 19 (Waldmeister-Buchenwald) und 17 (bodensaure Buchenwälder des *Luzulo luzuloidis-Fagion*). Am Nordrand des Buchenareals in Schweden und Dänemark ist die Zahl der Gefäßpflanzenarten in bodensauren Buchenwäldern mit etwa 20 ähnlich niedrig (Diekmann et al. 1999). Willner et al. (2004) fanden in südmitteleuropäischen Buchenwäldern eine klare positive Korrelation von Bodenreaktion und  $\alpha$ -Diversität, also Artenzahl pro Aufnahme. Wenn die mittlere Artenzahl von Assoziationen zugrunde gelegt wurde, war das Maß an erklärter Varianz noch höher. Auch der Faktor Licht ist mit der  $\alpha$ -Diversität positiv korreliert, allerdings ist das Maß erklärter Varianz etwas geringer.

In verschiedenen Buchenwald-Assoziationen und -gebieten ist der spezifische Artenpool unterschiedlich groß. Berücksichtigt man bei einer Auswertung der Tabellen von Dierschke (1989a), Müller (1989, 1992), Spangenberg (2001) und Willner (2002) nur Arten mit einer Stetigkeit von > 10 % in den Aufnahmen einer Assoziation, so enthalten Orchideen-Buchenwälder (*Cephalanthero-Fagetum*) ein Gefäßpflanzen-Artenpektrum von 58 in Nordwestdeutschland, 88 im Nordosten Deutschlands, 76 in Süddeutschland und 90 im gesamten südmitteleuropäischen Verbreitungsgebiet. Hier spielen offenbar die strukturelle und floristische Abgrenzung dieses Waldtyps, der zum Teil lichte Kronen hat und lichtliebende Arten in unterschiedlichem Ausmaß enthalten kann, eine Rolle. Bei den Mull-Buchenwäldern (*Mercurialis perennis-Fagetum*) sind es 55 im Nordwesten und 72–80 im Süden und Nordosten Deutschlands. Im *Asperulo-Fagetum* Nordwestdeutschlands kommen 39 Arten regelmäßig vor, 45 in Mecklenburg-Vorpommern, 58 in Süddeutschland und 61 in ganz Südzentraleuropa. Der Artenpool des *Luzulo luzuloidis-Fagetum* s. l. ist am kleinsten: Er enthält 29–33 Gefäßpflanzenarten in den süddeutschen Mittelgebirgen, 39 Arten in Nordostdeutschland. In England liegt das Artenspektrum bodensaurer Buchenwälder bei 34 Gefäßpflanzenarten (Rodwell 1991).

Die  $\beta$ -Diversität, also die Variationsbreite der Artenzusammensetzungen von Pflanzenbeständen in einem Gebiet, hier definiert als das Verhältnis aus buchenwald-spezifischem Artenpool eines Gebietes und der mittleren Artenzahl der Buchenwaldaufnahmen ( $\alpha$ -Diversität), nimmt im südlichen Mitteleuropa mit der Größe des Gebietes zu und mit der Zahl der vorkommenden Buchenwald-Assoziationen – mit anderen Worten:  $\beta$ -Diversität ist in Buchenwäldern wie in anderen Ökosystemen auch in erster Linie Ausdruck standörtlicher Heterogenität (Willner et al. 2004).

### Buchenwaldflora und Glazialrefugien

Warum sind der Artenpool und der Artenreichtum in Buchenwäldern auf basenreichen Böden in Mitteleuropa so deutlich höher als in Buchenwäldern auf sauren Böden? Standörtliche Produktivität, die Dupré et al. (2002) als Erklärung für ähnliche Beobachtungen an laubwerfenden Wäldern Nord-Mitteleuropas annehmen, kann nicht die einzige Ursache sein. Die Kalkbuchenwälder weisen eine höhere  $\alpha$ -Diversität auf als Braunerde-Buchenwälder auf mäßig sauren Böden. Sehr arm an Gefäßpflanzenarten sind die bodensauren Buchenwälder, während die Buche selbst auf sauren Böden gute Wachstumsleistungen erbringt. Dies stützt für mitteleuropäische Buchenwälder wie für die mitteleuropäische Flora insgesamt die vegetationshistorische „Flaschenhals-Hypothese“, wonach es mehr Arten an Standorten mit hoher Bodenreaktion gibt als an solchen mit niedriger, weil die meisten, wenn nicht alle *Fagus*-Glazialrefugien, die man sich auf zahlreiche Vorkommen zersplittert und wohl meist kleinflächig vorzustellen hat (Magri 2008), in Südeuropa und dort in Gebieten mit Karbonatgestein liegen (Ewald 2003, Willner et al. 2004). Die Karte der aktuellen Verteilung oligo- bis mesotrophenter und (meso-)eutrophenter Buchenwälder in Europa (Bohn und Gollub 2007) unterstützt diese Hypothese.

„Buchenwaldarten“ sind Taxa, die ihren Verbreitungsschwerpunkt im gesamten europäischen Areal von *Fagus sylvatica* auf maßgeblich von der Buche (mit)geprägten Laub(misch)wald-Standorten besitzen. Willner et al. (2009) nennen 110 Arten, die in diesem Sinne als Buchenwaldarten bezeichnet werden können. Als solche gelten in mitteleuropäischen Buchenwäldern nördlich der Alpen etwa 50 Arten der Gefäßpflanzen. Auffällig ist, dass es sich dabei fast durchweg um Arten basenreicher und meist frischer Standorte handelt: *Actaea spicata*, *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Arum maculatum*, *Asarum europaeum*, *Bromus benekenii*, *Campanula trachelium*, *Cardamine bulbifera*, *C. heptaphylla*, *C. impatiens*, *Carex digitata*, *C. pilosa*, *Cephalanthera damasonium*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*, *C. solida*, *Daphne mezereum*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Epipactis purpurata*, *Euphorbia amygdaloides*, *E. dulcis*, *Festuca altissima*, *Galeobdolon luteum*, *G. montanum*, *Galium odoratum*, *Helleborus viridis*, *Hepatica nobilis*, *Hordelymus europaeus*, *Hypopitys hypophegea*, *Lathyrus vernus*, *Leucocjum vernum*, *Lilium martagon*, *Lonicera alpigena*, *L. nigra*, *Luzula pilosa*, *Lysimachia nemorum*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Moehringia trinervia*, *Mycelis muralis*, *Neottia nidus-avis*, *Paris quadrifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Polygonatum multiflorum*, *Prenanthes purpurea*, *Pulmonaria obscura*, *P. officinalis*, *Ranunculus lanuginosus*, *Sanicula europaea*, *Scrophularia nodosa*, *Symphytum tuberosum*, *Veronica montana*, *Viola reichenbachiana*.

Teilt man das Areal europäischer Rotbuchenwälder auf 40 geographisch-naturräumliche Regionen auf, zeigt sich, dass 39 der europäischen Buchenwaldarten in mehr als 30 dieser Regionen vorkommen, 42 Arten aber in weniger als 10 Regionen (Willner et al. 2009). Die meisten Buchenwaldarten, nämlich 70–75, sind in den südöstlichen Alpen, dem nördlichen Apennin und den nördlichen Dinariden beheimatet. Mit zunehmender Entfernung von diesen Diversitätszentren der Buchenwaldflora nehmen die Zahlen der Buchenwaldarten ab, über Zentralapennin (60), Südapennin (56) bis Sizilien (28); über Südwestalpen (60), Zentralmassiv (52), Pyrenäen (51) bis zum Kantabrischen Gebirge (39); über die mittleren und östlichen Dinariden (60–70) bis Karpaten (50–60), Nordwest- (46) und Ostzentral-Griechenland (37); über den Alpennordrand mit den Voralpen (50–60) und weiter über die östlichen (52), mittleren (48) und westlichen (46) Mittelgebirge bis nach Westfrankreich (28), England (26), das niederländisch-nordwestdeutsche Tiefland (24) und den jütisch-nordostdeutsch-südbaltischen Raum (33) (Willner et al. 2009).

Betrachtet man stattdessen die Verbreitung der auf weniger als 10 (von 40) europäischen Buchenwald-Regionen beschränkten Arten, so weisen manche Regionen bis zu 12 solcher Arten auf. Spitzenrei-

ter sind Südapennin (12), nördliche Dinariden (10), Südwestalpen, Südalpen und Nordapennin (jeweils 9), Nordspanien (4-6), Karpaten (4-5) und Nordwest-Griechenland/Albanien (3), allesamt Regionen, in denen aufgrund von Pollen- und Fossilnachweisen Glazialrefugien von *Fagus* lagen (Magri et al. 2006).

**Fazit:** Mangelnde Ausbreitungsfähigkeit schloss offenbar viele Buchenwaldarten von der postglazialen *Fagus*-Wiederbesiedlung Zentral- und Nordwesteuropas aus. Tatsächlich findet sich keine einzige auf weniger als 10 Regionen beschränkte Buchenwaldart nördlich der Alpen (Willner et al. 2009). Mit anderen Worten: 25-50 % der Gefäßpflanzenarten, von denen man annehmen kann, Buchenwaldhabitate seien vorteilhaft für sie, eine postglaziale Ausbreitung also im Gefolge der Rotbuche wahrscheinlich, vermochten ihr auf ihrer Wanderung zu folgen – dies ist der Grundstock der Buchenwaldflora unserer Mittelgebirge und des Tieflandes.

### Epiphytische Moose (Georg Philippi)

Die Stämme der Buche bieten mit ihrem glatten, harten Periderm Moosen meist schlechte Siedlungsmöglichkeiten. Im Wirtschaftswald wird dieser Effekt verstärkt durch kurze Umtriebszeiten mit Nutzung der Bäume in der Optimalphase. In der Alters- und Zerfallphase bildet auch die Rotbuche eine raue, rissige Rinde aus. Nach Regenfällen fließt das Wasser am Stamm rasch ab und kann nur schlecht gespeichert werden, sodass die Rinde nur kurze Zeit durchfeuchtet bleibt. Der Stammabfluss ist zudem recht sauer. Dazu kommt die relative Nährstoffarmut der Rinde, besonders im Vergleich mit manchen anderen Laubböhlzern wie Ahorn und Esche. Ähnlich, wenn auch etwas weniger extrem, sind die Verhältnisse auf Hainbuche (*Carpinus betulus*).

Auf senkrecht stehenden geradwüchsigen Stämmen von *Fagus sylvatica* beschränkt sich der Moosbewuchs oft auf die Abschnitte nahe über dem Boden. Die Rinde der höheren Stammabschnitte ist entweder völlig unbesiedelt oder wird von Algen (*Trentepohlia* spec.), Pilzen (*Mycoblastus fucatus*) und Krustenflechten kolonisiert (Kochaniewicz 2006). Unregelmäßig geformte, verzweigte oder drehwüchsige Buchenstämme können dichte Moosdecken aufweisen. Diese sind im Wirtschaftswald aber selten.

Auf Stämmen von *Fagus sylvatica* ist der pleurokarpe Azidophyt *Hypnum cupressiforme* meist die dominierende Moosart. In besonders luftfeuchten Lagen kalkarmer Gebiete kann *Isoetecium alopecuroides* durch *Isoetecium myosuroides* ersetzt werden (Schwerpunkt des Vorkommens auf *Fagus sylvatica* in subatlantischen Gebieten). In Kalkgebieten ist das Moos kaum zu finden. Stammaufwärts kommen gelegentlich Bestände von *Neckera pumila*, *Metzgeria temperata* oder/und *Microlejeunea ulicina* vor; diese Arten sind ebenfalls für montane, luftfeuchte Standorte in kalkarmen Gebieten vor allem in Höhen zwischen 400 und 900 m ü. NN charakteristisch. Für die oberen Stammabschnitte sind *Ulotia*-Arten kennzeichnend, in erster Linie *Ulotia crispa* und *U. crispula*. Für die meisten Arten der Gattungen *Orthotrichum* und *Zygodon* ist der Nährstoffgehalt der Buchenrinde in der Regel zu gering. Die ärmsten Rindenstandorte auf Buche werden durch das Vorkommen von *Ptilidium pulcherrimum* gekennzeichnet. Dieses Lebermoos hat einen Schwerpunkt auf Nadelholz; auf den Stämmen weniger Laubholzarten wächst es ebenfalls. In Kalkgebieten wird *Metzgeria temperata* durch *Metzgeria fruticulosa* ersetzt. Schließlich finden sich in Kalkgebieten auf Buchenstämmen vielfach neutro- bis basiphytische Moose wie *Tortella tortuosa* und *Ctenidium molluscum*; die Vorkommen werden hier sicher vielfach durch Staubeinwehungen begünstigt. Rindenverletzungen fördern oft das Vorkommen anspruchsvoller Arten der Gattungen *Orthotrichum* und *Zygodon*.

**Fazit:** Zu den wenigen epiphytischen Moosen, die den Schwerpunkt des Vorkommens auf der Rotbuche haben, zählt die FFH-Anhang-

II-Art *Dicranum viride*. Doch kommt das Moos auch auf anderen Laubbäumen vor, bevorzugt auf Hainbuche (*Carpinus betulus*), seltener auf Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), Eichen (*Quercus petraea*, *Q. robur*) und Esche (*Fraxinus excelsior*). Ausnahmeweise ist das Moos auch auf Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) zu finden. Dazu kommt: Das Vorkommen von *Dicranum viride* hängt – obwohl ein Epiphyt – vom Boden ab. In Gebieten mit Gneisen, Graniten und (armen) Buntsandsteinen wie Schwarzwald, Pfälzer Wald, Odenwald oder Bayerischer Wald ist das Moos kaum anzutreffen, in Wäldern über Kalkböden kommt es zerstreut vor. Die reichsten Vorkommen des Mooses haben wir in Wäldern über reichen Lehmen (wie Lösslehm oder Keuperlehmen). Hier können in Südwestdeutschland auf *Fagus sylvatica* gebietsweise Frequenzen von über 50 % festgestellt werden (Philippi 2007). Insgesamt ist die epiphytische Moosflora auf Buche durch die Dominanz azidophytischer Moose und durch das weitgehende Fehlen von basi- und neutrophytischen Moosen gekennzeichnet.

### Epiphytische Flechten (Volkmar Wirth)

Zahlreiche Flechtenarten und Flechtenbiota kommen – die geeigneten Klimabedingungen vorausgesetzt – regelmäßig oder schwerpunktartig in Buchenwäldern vor. Beispiele sind die Arten *Graphis scripta* (Schriftflechte, mit dem lichenicolen Pilz *Stigmidium microspilum*), *Pyrenula nitida*, *P. laevigata*, *Porina aenea*, *Pertusaria leioplaca*, *P. hymenea*, *P. trachythallina*, *P. velata*, *Lecanora glabrata*, *L. intumescens*, *Bacidia rosella*, *Buellia disciformis*, *Thelotrema lepadinum*, *Menegazzia terebrata*, zu denen sich häufig der Schlauchpilz *Ascodichaena rugosa* gesellt. Diese Arten werden soziologisch dem *Graphidion scriptae* Ochs. 1928 bzw. dessen Unionen zugeordnet, und zwar dem *Pyrenuletum nitidae* Hil. 1925 (und, wenn separat ausgeschieden, einer *Graphis scripta*-Gesellschaft – ohne *Pyrenula nitida*), dem *Pertusarietum amararum* Hil. 1925 und dem *Thelotremetum lepadini* Hil. 1925 (Barkman 1958, Wilmanns 1962; zur Nomenklatur der Arten siehe z. B. Wirth 2008). Diese Synusien oder Mikrogesellschaften (Barkman 1968, Schuhwerk 1986) werden entsprechend als typisch für *Fagetalia*-Gesellschaften (Wilmanns 1962) angesehen – was beispielhaft die Möglichkeit der Parallelisierung von Waldgesellschaften mit Epiphytengemeinschaften (Wilmanns 1958, Wirth et al. 2009) illustriert.

Zwar gibt es unter den Flechten nur sehr wenige ausschließlich auf bestimmte Baumarten oder Baumgattungen beschränkte Arten, aber doch viele mit ausgeprägten Schwerpunkten im Trägerbaumspektrum. Dies hat seine Ursache unter anderem in strukturell-anatomischen Eigenschaften und im Chemismus der Baumrinde sowie in den unterschiedlichen von der Oberflächenstruktur der Rinde beeinflussten hygri-schen Bedingungen. Laubbäume, die eine tiefris-sige Borke bilden, ermöglichen in den tiefen Einschnitten zwischen den Borkenstegen zahlreichen Flechtenarten geeignete Habitate, die ihren Wasserhaushalt ausschließlich über die Luftfeuchte bestreiten und die Benetzung mit flüssigem Wasser meiden, daher auf glatten Rinden keine Überlebenschancen haben. Buche und Hainbuche, ferner Eberesche, Grauerle und Hasel gehören zu den wenigen mitteleuropäischen Waldbäumen, die bis ins Alter ein Periderm als Abschluss-gewebe aufweisen, also eine lebende, glatte Rinde. Auf ihnen können auch Flechtenarten existieren, die einen teilweise oder gänzlich endophloeodischen Thallus entwickeln, das heißt, mit Hyphen und Algenzellen zwischen die Zellen des Periderms eindringen und möglicherweise auch von den Nährstoffen und der Wasserversorgung dieses Gewebes profitieren. Beispiele sind *Pertusaria leioplaca* und andere *Pertusaria*-Arten.

Die Flechten der in Buchenwäldern verbreiteten Schriftflechten-Gemeinschaften (*Graphidion scriptae*) tolerieren die ökologischen Bedingungen, welche Buchenstämme bieten, oder sind an die harte, glatte, bei Regen zumindest durch Stammablaufwasser befeuchtete

Rinde mit einem Oberflächen-pH von ca. 5,5 angepasst. Sehr ähnliche „flechtenrelevante“ ökologische Bedingungen, von der Oberflächenbeschaffenheit bis zum Chemismus, weist die Hainbuche auf, auf der die erwähnten *Graphidion*-Gesellschaften ebenfalls vorkommen, mit Ausnahme des *Thelotremetum lepadini*.

**Fazit:** Es ist wahrscheinlich, dass zumindest etliche für *Fagetalia*-Gesellschaften charakteristische Flechten und einzelne Flechtengesellschaften, vor allem diejenigen der heutigen Tieflagen, mit ihren *Fagus*-Trägerbäumen aus den Buchen-Refugien einwanderten und nicht erst vor Ort in Zentraleuropa aus einem vorhandenen Artenpool neu „gemischt“ wurden. Ein Mitwandern ist insbesondere für einige der Charakterarten wahrscheinlich, die sehr starke Affinitäten zu Buche aufweisen, wie *Pyrenula nitida*, die regional, wo *Carpinus* fehlt, ganz auf Buche beschränkt erscheint (z. B. Kalabrien, Puntillo 1996), ferner *Pertusaria velata*, *P. hymenea*, *P. multipuncta*, *P. trachythallina*, *P. constricta*, *Fuscidea cyathoides*, *Lecanora intumescens*, mit Sicherheit der in die genannten Flechtengesellschaften integrierte (daher hier mitbehandelte), auf *Fagus* angewiesene Ascomycet *Ascodichaena rugosa* (*Dichaena faginea*-Soziation bei Barkman 1958). In einem Fall erscheint ein Mitwandern mit *Fagus* aus deren (wohl südosteuropäischen) Refugien zwingend, und zwar bei *Belonia herculana*, einem osteuropäischen Endemiten, der in 900-1.200 m ü. NN vom Banat durch den ganzen Karpatenbogen bis in die Westkarpaten und nach Mähren vorkommt und charakteristisch für das *Fagetum carpaticum* bzw. „ein treuer Begleiter des karpathischen Zweiges des mediterranen montanen ursprünglichen Waldes“ ist (Suza 1933, 1943). Diese Art ist möglicherweise die einzige ausschließlich von *Fagus* bekannte Flechte.

#### Holzbesiedelnde Pilze (Markus Blaschke)

Eine Auswertung der 106 an der Buche häufigsten Großpilzarten in den bayerischen Naturwaldreservaten zeigt, dass davon 57 Arten auch in Verbindung mit *Quercus*, 53 mit *Alnus*, 49 mit *Fraxinus* und 43 Arten mit *Carpinus* gefunden werden konnten. Jeweils 41 Arten wurden ebenfalls in Verbindung mit *Acer* und *Picea* beobachtet. Von diesen 106 häufigsten Buchenbegleitern besitzen 20 Arten eine enge Präferenz (über 95 % der Fundnachweise) zur Buche. Davon wiederum zeigen das Bucheneckenscheibchen (*Diatrype disciformis*) und die vier weiteren Ascomyceten *Eutypa spinosa*, *Bispora monilioides*, *Lopadostoma turgidum* und *Melogramma spiniferum* sowie aus der Ordnung der Porlinge der Buchen-Schillerporling (*Inonotus nodulosus*) und von den Blätterpilzen der Buchen-Schleimrübling (*Oudemansiella mucida*), allesamt Arten, die zu den ersten Zersetzern von Ästen und Stämmchen zu zählen sind, die engste Bindung zur Buche. Die recht enge Wirtsbindung dieser Arten wird durch Dennis (1981), Derbsch und Schmitt (1987), Krieglsteiner (1999) und Hansen und Knudsen (2000) bestätigt. Weitere Arten mit einer engeren Bindung zur Buche sind in den bayerischen Naturwaldreservaten mit Einzelfunden insbesondere an den Gattungen *Acer*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Populus*, *Tilia*, aber auch *Picea* zu finden. Analysiert man die graduellen Ähnlichkeiten der Wirtsbaumspektren der einzelnen buchenholzbesiedelnden Pilzarten (Abbildung 1), zeigt sich, dass viele dieser Pilzarten auch auf *Quercus*, *Betula*, *Alnus*, *Carpinus* und *Sorbus* auftreten und andere auch an Nadelhölzern und besonders an Tanne vorkommen.

In einer Auswahlliste von 68 Naturnähezeigern für mitteleuropäische Wälder (Blaschke et al. 2009) ist praktisch nur der Rötende Weichporling (*Aurantiporus alborubescens*) als reiner Buchenbesiedler bekannt.

**Fazit:** Für die Pilze gilt, dass nur eine sehr geringe Zahl unmittelbar an die Buche gebunden ist. Als charakteristische Buchenwaldart gilt der Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*). Außerhalb des Buchenareals ist er jedoch in Nordeuropa ein häufiger Pilz an Birke (*Betula*

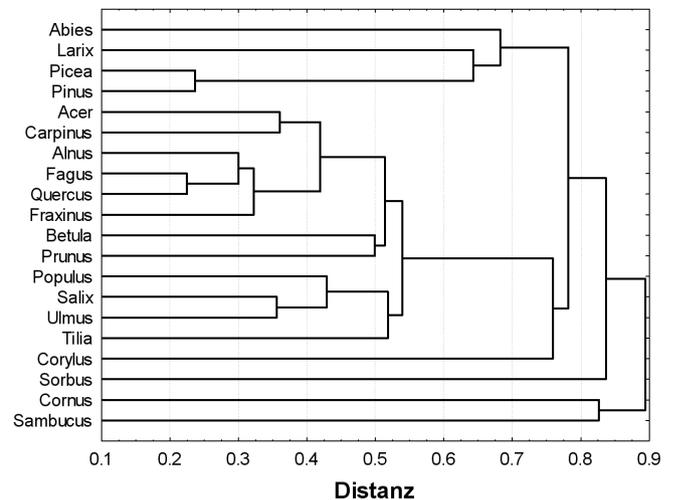


Abb. 1. Dendrogramm der in einer Clusteranalyse (UPGMA) errechneten Ähnlichkeitswerte (Sörensen-Koeffizient) der Wirtsgattungen aller holzbesiedelnden Pilzarten in bayerischen Naturwaldreservaten.

Dendrogram of species similarity (Sørensen coefficient) of the host genera of all wood dwelling fungi species in Bavarian nature forest reserves based on a cluster analysis (UPGMA).

spp.) und Aspe (*Populus tremula*). Es ist davon auszugehen, dass der Zunderschwamm originär an der entwicklungsgeschichtlich älteren (Mai 1995, S. 285f) und der die nacheiszeitlich früheste Wiederbewaldungsphase prägenden Gattung *Betula* lebte und erst viel später auch die Rotbuche besiedelt hat.

#### Vogelarten

Vogelarten wurden in den letzten Jahrzehnten wiederholt für die Charakterisierung von Buchenwäldern herangezogen. Flade (1994) unterscheidet beispielsweise für die Avifauna Nordostdeutschlands insgesamt 34 Lebensräume. Unter diesen finden sich zwei mit Buchendominanz, die Berg-Buchenwälder und die Tiefland-Buchenwälder. Vergleicht man die Siedlungsdichten von Einzelarten über die Lebensräume hinweg, so finden sich im Datensatz von Flade für immerhin sieben Arten die höchsten Dichten in Buchenwäldern, darunter Schwarzspecht (*Dryocopus martius*), Zwergschnäpper (*Ficedula parva*), Hohltaube (*Columba oenas*) und Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*). Von diesen Arten wird der Zwergschnäpper schon für drei Lebensräume, die Hohltaube und der Schwarzspecht für sieben bzw. neun Lebensräume, der Waldlaubsänger für 15 und der Eichelhäher sogar für 19 von 34 Lebensräumen gelistet. Der heute häufig als klassischer Buchenwaldspecht angesehene Schwarzspecht hat seinen Verbreitungsschwerpunkt im borealen Nadelwald, der Zwergschnäpper hat ein großes transpaläarktisches Verbreitungsgebiet, dabei besiedelt die Art boreale Wälder genauso wie Buchen- und Eichenwälder (Glutz von Blotzheim und Bauer 1988). Auch die häufig als typischer Buchenwaldvogel angesehene Hohltaube besiedelt in der Westpaläarktis alle mit Höhlenbäumen versehenen Landschaften, sie brütet aber auch in Dünen ohne Bäume (Glutz von Blotzheim und Bauer 1988). Eine Art, die gelegentlich als Charakterart von Eichen-Hainbuchenwäldern beschrieben wurde, ist der Mittelspecht (Winter et al. 2005). Heute wissen wir, dass er rauborkige Bäume zur Nahrungssuche benötigt (Pasinelli 2000, Weiss 2003) und auch in Altbuchenbeständen vorkommt (Schumacher 2005). Für buchendominierte Waldlandschaften konnte gezeigt werden, dass die Art Bestände mit höheren Baumaltern und dort dann Bestände mit einer Mindestfläche an Eiche von 6 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> besiedelt (Müller et al. 2009). Damit wird klar, dass der Mittelspecht zwar im

Buchenwald leben und dort auch naturschutzfachlich bedeutsame alte Wälder anzeigen kann, dass er jedoch ganz deutlich rauborkige Baumarten wie Eiche und Erle als Habitatbaum bevorzugt. Auch der Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) besiedelt beispielsweise in Teilen Süddeutschlands alte Buchenwälder. Sein Verbreitungsgebiet deckt sich nur teilweise mit dem der Buche und umfasst nemorale Laubwälder von Frankreich bis weit über das Buchenareal hinaus in Russland (Glutz von Blotzheim und Bauer 1988).

**Fazit:** Zusammenfassend bleibt festzuhalten, dass sich für keine Vogelart eine ausschließliche Beziehung zur Baumart Buche oder zu den von ihr dominierten Wäldern ableiten lässt. Die meisten der als „Buchenwaldarten“ diskutierten Arten sind eher an Bäume später Waldentwicklungsphasen mit Laubbäumen mit ihren typischen Strukturen, wie reichem Höhlenangebot, denn an eine Baumart gebunden.

### Weichtiere (Christian Strätz)

Über die Malakozöosen der im Atlantikum (7.500 bis 4.500 BP) wachsenden Wälder sind wir relativ gut informiert, weil – zumindest die erhaltungsfähigen – Gehäuseschnecken in den Quelltuffen und Höhlensedimenten der Kalkgebiete dokumentiert sind. Die durchschnittlichen Artenzahlen im Atlantikum für einen Edellaubbaumbestand liegen um ca. 5 % über den heutigen Artenzahlen entsprechender (ständiglich vergleichbarer) Wälder. Die Artenzahlen der interglazialen Waldgesellschaften wird jedoch auch im Atlantikum bei Weitem nicht mehr erreicht.

Die geringe Bedeutung der von Buche dominierten Reinbestände für Mollusken wird allein schon aus der Tatsache deutlich, dass Hässlein (1960, 1966) derartige Bestände (*Asperulo-Fagetum*, *Luzulo-Fagetum*) bei der Erhebung und Darstellung der Weichtierfaunen nicht berücksichtigte, obwohl sie in der Realität verbreiteter auftreten als die selteneren, aber faunistisch interessanteren Bestände der Edellaubholzwälder.

Bereits Hässlein (1960) hat Vergleiche zwischen den Wäldern des Atlantikums und heutigen Buchenwäldern gezogen und macht darauf aufmerksam, dass bestimmte Arten in zonalen Wäldern des Atlantikums flächendeckend vorkamen: *Azeca goodallii*, *Perforatella bidentata*. Beide Arten sind heute zwar nicht ganz ausgestorben, meiden aber schattige Buchenbestände und zeigen eine starke Bindung an azonale Feuchtwälder (*Perforatella*: Auenwälder; *Azeca*: quellige Hang- und Schluchtwälder, Kalktuffquellfluren).

Hässlein (1960) vertritt die Ansicht, dass die Wärme- und Feuchteansprüche von *Azeca goodallii* auf heutigen Buchenwald-Standorten nicht mehr befriedigt werden. Die Art hat sich auf Hangwälder mit Quellveräussungen zurückgezogen und ist relativ eng an Eschenstandorte gebunden. Diese sind oft besser mit Basen versorgt als Buchenstandorte und bieten hinsichtlich des Stickstoffs bessere Ernährungsbedingungen (engeres C/N-Verhältnis der Streu, günstigere Humusformen, höhere biologische Aktivität des Bodens). Darüber hinaus weisen derartige Standorte einen ausgeglichenen Wasserhaushalt auf und sind durch den späten Laubaustrieb der Esche auch zur Hauptaktivitätszeit der Schnecken im feuchten Frühjahr deutlich wärmer als Buchenstandorte.

Durch den sauren Stammabfluss der Buchenborke sind auch die baumbewohnenden Gehäuseschnecken im Vergleich zu Edellaubbaumbeständen nur in begrenzter Arten- und Individuenzahl vertreten. Relative Nährstoff- und Basenarmut der Borke wurden vielen Landgehäuseschnecken zu Zeiten des „Sauren Regens“ sogar fast zum Verhängnis: Auf großer Fläche ausgelöscht wurden selbst weniger anspruchsvolle und eigentlich auch in unseren Buchenwäldern weit verbreitete, an Baumrinde aufsteigende Schließmundschnecken (Clausiliidae), Vielfraßschnecken (Buliminidae) und der Steinpicker (*Helicigona lapicida*) in den Silikatgebieten. Ursächlich war ein über Jahrzehnte andauernder anthropogener Säure- und Sulfateintrag mit

pH-Werten von im Extremfall 3 im Nebelniederschlag und 2,8 im Stammablauf der Buche (Wrzesinsky et al. 2001, Brumme und Khanna 2010). Noch Ende der 1980er-Jahre gesammelte Schneckengehäuse wiesen selbst in Kalkgebieten, in denen sich diese Arten besser halten konnten, stark geschädigte, d. h. angeätzte bzw. korrodierte, Gehäuse auf. Der Rückzug einiger Gehäuseschneckenarten aus der Waldfläche war auch mit erheblichen Arealverlusten verbunden.

Eine exemplarische Auswertung für Bayern zeigt, dass sich die Arten der Edellaubbaumwälder zur Zeit des Atlantikums fast komplett in den Hang- und Schluchtwäldern mit Beteiligung der Esche erhalten konnten. Deutlich ist zu erkennen, dass in den aktuellen Buchenbeständen eine stark (bodensaures *Luzulo-Fagetum*) bis deutlich (auf besser mit Basen versorgten Standorten) reduzierte Artenzahl im Vergleich zu Edellaubholzwäldern zu beobachten ist (Tabelle 1).

Bodensaure Eichenwälder, v. a. aber standortfremde Nadelholzforste weisen gegenüber den Eschen- und Buchenwäldern nochmals stark reduzierte Artenspektren auf. Gehäuse tragende Arten sind nur in geringem Umfang vertreten. Es dominieren anspruchslose Nacktschnecken und Kleinschnecken mit oft reduzierten bzw. dünnen Gehäusen.

Der Artenbestand an Landschnecken in Bayern umfasst 155 bis 160 Arten. Annähernd die Hälfte der in Bayern nachgewiesenen 337 Mollusken-Taxa (Falkner et al. 2004) kann somit in Edellaubholzwäldern nachgewiesen werden. Entsprechende Verhältnisse (ca. 50 % des Gesamtartenspektrums) wurden von Rüetschi (1999) für die Eschenwälder der Schweiz dokumentiert. Ursache für die ungewöhnlich hohen Artenzahlen in Eschenwäldern, die in keinem anderen Lebensraumtyp in Mitteleuropa erreicht werden, ist, neben den günstigen Feuchte- und Nährstoffverhältnissen ( $\text{Ca}^{++}$ , enges C/N-Verhältnis der Laubstreu), nach unserer Einschätzung auch die relative Wärmegunst mancher Standorte, wie etwa im Ahorn-Linden-Hangschuttwald (*Aceri-Tilietum*). In Bestandeslücken von Eschenwäldern, aber auch in lückigen felsreichen Beständen finden sich immer wieder Offenlandarten und sogar Vertreter von xerothermen Standorten wie Kalkmagerrasen sowie annähernd das gesamte Spektrum der Fels- und Felssteppenfauna mit peri- und frühpostglazialen Reliktarten.

**Fazit:** In den von Buchen dominierten Wäldern der kollin-submontanen Stufe leben vor allem schattenliebende und auf mittlere Feuchtebedingungen angewiesene Arten, die ihren Schwerpunkt in edellaubbaumreichen Wäldern haben. Anspruchsvolle, auf dauerhaft feuchte bis nasse Bedingungen oder Wärme angewiesene Arten, die in eschenreichen Laubmischwäldern unterschiedlichster Expositionen optimale Bedingungen vorfinden, fehlen unseren Buchenwäldern.

### Phytophage Arthropoden (exkl. Xylophage)

(Heinz Bußler, Martin M. Gossner)

Insgesamt sind ca. 170-180 phytophage Arthropoden-Arten (Insekten und Spinnentiere) in Mitteleuropa bekannt, für die *Fagus* eine Haupt-Wirtspflanze darstellt (Tabelle 2), d. h., sie entwickeln sich stetig auf *Fagus*. Hinzu kommen noch einige Arten, die nur gelegentlich auf *Fagus* fressen. Brändle und Brandl (2001) führen 275 auf *Fagus* vorkommende Phytophagen für Deutschland an.

Phytophage, die an *Fagus* fressen, sind in ganz verschiedenen Taxa zu finden: Milben (Eriophyidae, Acarina), Käfer (Coleoptera), Gallmücken (Cecidomyiidae, Diptera), Wanzen (Heteroptera), Zikaden (Auchenorrhyncha, Homoptera), Blattläuse (Aphidoidea, Homoptera), Mottenschildläuse (Aleyrodoidea, Homoptera), Schildläuse (Coccoidea, Homoptera), Pflanzenwespen (Symphyta, Hymenoptera), Schmetterlinge (Lepidoptera), Fransenflügler (Thysanoptera) und Langfühlerschrecken (Ensifera, Orthoptera). Die Angaben beruhen auf diversen publizierten Daten, sowie einer Befragung von Spezialisten (vgl. Anhang 2).

Tab. 1. Verteilung von Molluskenarten (inkl. Wassermollusken) in rezenten Buchen- und edellaubholzreichen Wäldern Bayerns (Strätz, unveröff.).  
Distribution of molluscs (incl. aquatic species) inhabiting temperate deciduous forests dominated by beech and by other high value deciduous trees in Bavaria (Strätz unpublished).

Waldtyp	Anzahl Untersuchungsflächen	Anzahl Molluskenarten	Anzahl Rote-Liste-Arten Bayern inkl. Vorwarnstufe
Eschen-Ahorn-Schluchtwald, rezent	163	171	109
Block-Schlucht-Hangwald mit Esche	166	166	101
Buchenwald bodensauer, planar	6	32	5
Buchenwald bodensauer, kollin-submontan	90	76	33
Buchenwald bodensauer, montan-hochmontan	40	56	25
Buchenwald basenreich, planar	3	46	9
Buchenwald basenreich, kollin-submontan	59	104	59
Buchenwald basenreich, montan-hochmontan	33	78	41
<i>Luzulo-Fagetum</i>	132	85	39
<i>Asperulo(= Galio)-Fagetum</i>	48	112	62
<i>Mercuriali(= Hordelymo)-Fagetum</i>	50	107	61
<i>Cephalanthero(= Carici)-Fagetum</i>	20	87	44

Tab. 2. Anzahl phytophager Arten und Spezialisten (monophag an Buche gebunden) auf *Fagus* in Mitteleuropa.  
Number of phytophagous species and number of *Fagus* specialists (monophagous on beech) in Central Europe.

Phytophage	Anzahl Arten	Anzahl Spezialisten	Anteil Spezialisten	
<b>Kauer</b>				
Coleoptera	24	1	4	
Lepidoptera	67	1	1	
Hymenoptera	Symphyta	3	2	67
Orthoptera	Ensifera	2	0	0
<b>Sauger</b>				
Heteroptera		19	0	0
Homoptera	Auchenorrhyncha	5	0	0
	Aphidoidea	2	1	50
	Aleyrodoidea	2	0	0
	Coccoidea	14	2	14
Thysanoptera		7-14*	0	0
<b>Gallen-Induzierer</b>				
Diptera	Cecidomyiidae	5	5	100
Acarina	Eriophyidae	13	13	100
<b>Minierer</b>				
Coleoptera		1	1	100
Lepidoptera (inkl. Blatt-, Stengel, Rinden/Holz-, Samen-Minierer)		18 (Blatt-Minierer 6)	8 (Blatt-Minierer 5)	44 (Blatt-Minierer 83)
<b>total</b>	ca. 175	27	ca. 15	

\*Über die Wirtspflanzen der Arten ist wenig bekannt, sie wurden deshalb in den Ähnlichkeitsanalysen nicht weiter berücksichtigt.

Monophage und somit streng an Buche gebundene Arten finden sich bei den Lepidoptera (9 Arten), Symphyta (2 Arten), Coleoptera (2 Arten), Aphidoidea (1 Art), Coccoidea (2 Arten), Cecidomyiidae (5 Arten) und Eriophyidae (13 Arten). Die meisten Buchen-Spezialisten finden sich unter den Gall-Induzierern und Minierern, die aufgrund ihrer endophagen Lebensweise am engsten an bestimmte Wirtspflanzen gebunden sind. Nur wenige monophage Arten finden sich unter den extern lebenden Saugern und Kauern. Der Anteil der Spezialisten liegt insgesamt bei ca. 15 % und nimmt von Gallinduzierern mit 100 % über Minierer mit 47 % (Blattminierer: 86 %) über Sauger mit 6 % zu den Kauern mit 4 % ab. Eine Analyse des Vor-

kommens dieser Arten auf anderen Wirtsgattungen in Mitteleuropa (Abbildung 2) verdeutlicht, dass in allen untersuchten Fraßgilden (Kauer, Sauger, Minierer) die meisten Arten auf *Quercus* gefunden werden. Bei den Kauern sind dies 81 %, bei den Saugern 83 % und bei den Minierern 32 %. Als nächstes folgen *Betula* (64 %) und *Salix* (49 %) bei den Kauern, *Carpinus* (60 %) und *Betula* (55 %) bei den Saugern und *Salix* (26 %) und *Betula* (21 %) bei den Minierern.

Die Großschmetterlinge (Makrolepidoptera) sind die artenreichste und am besten untersuchte phytophage Arthropodengruppe. In Deutschland sind 63 Großschmetterlingsarten an Rotbuche nachgewiesen (Hacker 1998). Zum Vergleich: Auf Eichen (*Quercus* spp.)

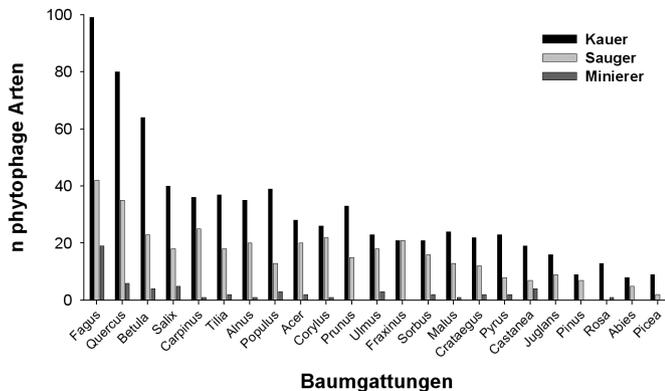


Abb. 2. Anzahl der phytophagen Arten, die auf *Fagus* in Mitteleuropa vorkommen und deren Anzahl auf anderen Wirtsgattungen (alle Wirts-Gattungen mit > 10 Arten sind berücksichtigt), getrennt nach Fraßbildern.

Number of phytophagous species present on *Fagus* and on other host plants in Central Europe (all host genera with > 10 species are considered), separated into phytophagous insect communities.

entwickeln sich 179 Arten, an Birken (*Betula* spp.) 118 Arten, an Pappeln (*Populus* spp.) 87 Arten, an Erlen (*Alnus* spp.) 80 Arten, an Linden (*Tilia* spp.) 71 Arten. Hainbuche (*Carpinus betulus*), Ahorne (*Acer* spp.) und Esche (*Fraxinus excelsior*) können mit 25, 33 und 19 Großschmetterlingen hingegen deutlich weniger Arten als Nahrungspflanzen dienen (Hacker 1998). Eine Clusteranalyse der Gattungen der Raupenfutterpflanzen für 56 Großschmetterlingsarten aus Deutschland mit Vorkommen an Rotbuche zeigt Abbildung 3.

Es gibt keine Tagfalter- und Schwärmerarten, deren Raupen sich an Rotbuche entwickeln (Hacker 1998). Keine Großschmetterlingsart scheint ausschließlich an Rotbuche gebunden zu sein (Hacker mdl. Mitt. 2010). Von 56 Großschmetterlingsarten an *Fagus sylvatica* kommen auch 46 auf *Quercus* (90 %), 33 auf *Salix* (74 %), 32 auf *Prunus* (73 %), 28 auf *Corylus* (67 %) und 27 auf *Betula* (65 %) vor. Auch Arten, die als klassische Buchenwaldarten gelten, wie der Nagelfleck (*Agria tau*), oder sogar die Buche im wissenschaftlichen und deutschen Namen führen, wie der Buchen-Zahnspinner (*Stauropus fagi*), sind nicht an die Rotbuche gebunden, sondern entwickeln sich polyphag auch an anderen Baumgattungen (Ebert 1994).

Im Vergleich zu Brändle und Brandl (2001), die eine deutlich höhere Zahl von 275 auf *Fagus* vorkommenden Phytophagen für Deutschland nennen, ist die recherchierte Anzahl in unserer Studie deutlich geringer. Der Kenntnisstand zur Biologie und Ökologie der Arten hat sich seit dem Erscheinen dieser Arbeit – die sich auf die damals verfügbaren Angaben aus der Literatur bezog – deutlich verbessert und spiegelt nun ein exakteres Bild der tatsächlichen Wirtspflanzen der Arten wider. Vergleicht man dennoch die Angaben von Brändle und Brandl (2001) zu Phytophagen zwischen den in Deutschland vorkommenden Baumgattungen, so liegt die Gattung *Fagus* im Mittelfeld. Auf der nächst verwandten Gattung *Quercus* kommen mit ca. 700 deutlich mehr phytophage Arten vor. Eichen sind in fast allen Taxa deutlich artenreicher als Buchen und weisen mit den Gallwespen zudem eine ganz spezielle artenreiche Gruppe auf, die nur noch mit einer weiteren Art auf *Acer* vertreten ist. Neben *Quercus* sind sieben weitere Baumgattungen reicher (*Alnus*, *Betula*, *Picea*, *Pinus*, *Populus*, *Prunus*, *Salix*), 16 hingegen ärmer (*Abies*, *Acer*, *Carpinus*, *Corylus*, *Crataegus*, *Fraxinus*, *Ilex*, *Juniperus*, *Larix*, *Malus*, *Pyrus*, *Rhamnus*, *Sorbus*, *Taxus*, *Tilia*, *Ulmus*) an phytophagen Insektenarten als *Fagus*.

Nach Kennedy und Southwood (1984) bestimmen die folgenden fünf Faktoren mit abnehmender Bedeutung die Variation in der Anzahl phytophager Arten zwischen Baumarten Großbritanniens:

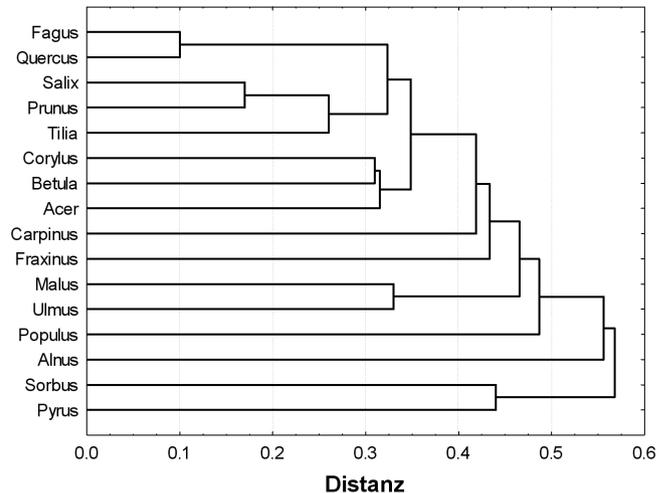


Abb. 3. Dendrogramm der in einer Clusteranalyse (UPGMA) errechneten Ähnlichkeitswerte (Sørensen-Koeffizient) der Wirtsgattungen von 56 Makrolepidoptera, die in Deutschland auf *Fagus sylvatica* vorkommen.

Dendrogram of species similarity (Sørensen coefficient) of the host genera of 56 Macrolepidoptera living on *Fagus sylvatica* based on a cluster analysis (UPGMA).

(1) Verbreitung der Baumart auf einer biogeographischen Skala („species-area relationship“; s. a. Strong et al. 1984, Rosenzweig 1995), (2) Zeitspanne seit der Einführung der Baumart in ein Gebiet („host age hypothesis“; siehe auch Birks 1983, Southwood 1961) und (3) taxonomische Isolation der Baumart („taxonomic isolation“; siehe auch Connor et al. 1980); neben diesen zeitlichen und räumlichen Mustern tragen Faktoren der Pflanzenarchitektur wie (4) Baumhöhe und (5) Blattlänge zur Erklärung der festgestellten Variation bei (s. a. Lawton 1983). Brändle und Brandl (2001) bestätigten die generelle Gültigkeit dieser Muster für dieselben Baumarten auch für Deutschland. Zieht man den Vergleich zur nächst verwandten Eiche, so erscheinen sowohl heutige Verbreitung als auch Faktoren der Pflanzenarchitektur (z. B. Baumhöhe) als Erklärung für die geringe Artenzahl auf *Fagus* als wenig bedeutsam. Da mehrere Arten der Gattung *Quercus*, aber nur eine *Fagus*-Art in Mitteleuropa vorkommen (vgl. Abschnitt „Taxonomie, Phylogenie und genetische Variation der Buche“), könnte die taxonomische Isolation eine gewisse Erklärungsgrundlage bieten. Bezüglich der Pflanzenarchitektur ist zu bemerken, dass die Eiche durch ihre offene Kronenstruktur für thermophile Arten attraktiver ist, dass sich in Bezug auf die für Phytophage bedeutende fraktale Dimension aber ein uneinheitliches Bild bietet. So sind die Blätter der Eiche zwar gebuchtet und die der Buche ganzrandig, sie sind jedoch auch größer und stehen nicht so eng, wodurch eine genaue Beurteilung der Bedeutung von Unterschieden in der fraktalen Dimension schwierig wird.

Eine weitere Ursache könnte in der relativ späten Rückwanderung der Buche aus den eiszeitlichen Refugien liegen. In den letzten 5.000 Jahren und damit nur wenigen Baumgenerationen konnten evolutive Anpassungsprozesse sicherlich nur in geringem Umfang wirken. Allerdings ist anzunehmen, dass sich die Baumarten und damit wohl auch die meisten Phytophagen-Wirt-Beziehungen bereits vor dem Pleistozän entwickelt haben. Zudem muss davon ausgegangen werden, dass viele Phytophage der postglazialen Rückwanderung der Wirte folgen konnten (z. B. Eber und Brandl 1994). Betrachtet man den Spezialistenanteil, der nach Brändle und Brandl (2001) mit der Zeit seit der postglazialen Rückwanderung korreliert ist, so zeigt sich ein uneinheitliches, aber interessantes Bild. So weist die nächstverwandte Gattung *Quercus* mit 36 % einen deutlich höheren Spezialistenanteil auf, während der Spezialistenanteil der dann fol-

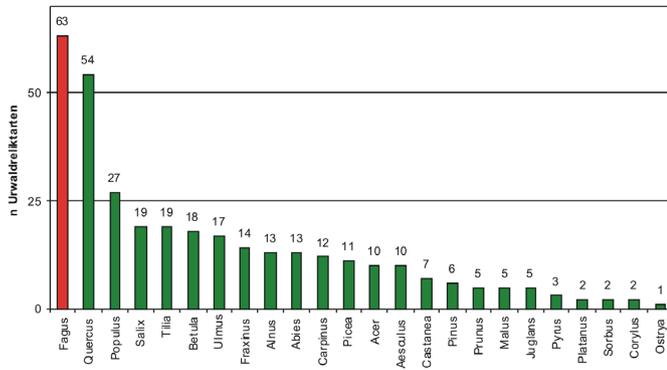


Abb. 4. Brutbaumspektrum von 63 Urwaldreliktarten mit Vorkommen an Rotbuche in Europa.

Brood tree spectrum of 63 Urwald relict species that live on beech trees in Europe.

genden Gattungen *Betula* (27 %), *Alnus* (23 %), *Corylus* (13 %) und *Carpinus* (8 %) nicht einheitlich höher ist. Dies spricht wieder für eine Bedeutung der postglazialen Rückwanderung, denn v. a. *Betula*, aber auch *Alnus* sind deutlich früher aus den eiszeitlichen Refugien zurückgekehrt als *Fagus*, *Carpinus* hingegen deutlich später (Lang 1994). Bei *Corylus* wiederum könnte die Pflanzenarchitektur (in Mitteleuropa kommt nur der strauchförmige *Corylus avellana* vor) eine entscheidende Rolle spielen.

**Fazit:** Insgesamt kann man davon ausgehen, dass sich die engen Interaktionen der Spezialisten mit *Fagus* bereits vor Beginn des Eiszeitalters koevolutiv herausgebildet haben und mit ihrem Wirtsbaum aus den eiszeitlichen Refugien zurückgewandert sind. Zumindest ein Teil der weniger spezialisierten Arten könnte nacheiszeitlich auf *Fagus* übergegangen sein. Dabei scheint der Gattung *Quercus* als nächstverwandte Spezies die größte Bedeutung als Artenpool zuzukommen.

#### Xylobionte Käfer (Heinz Bußler)

Für Deutschland liegt eine Liste von 115 xylobionten Käferarten vor, die als „Urwaldreliktarten“ gelten (Müller et al. 2005b). Die Auswahl der Arten basiert auf folgenden Kriterien: reliktäres Vorkommen in Mitteleuropa; Bindung an Strukturkontinuität bzw. Habitattradition sowie Kontinuität der Alters- und Zerfallsphase; hohe Ansprüche an Totholzqualitäten und -quantitäten; aus den kultivierten Wäldern Mitteleuropas zurückweichend oder schon ausgestorben.

Für 63 Arten dieser Liste wird auch die Rotbuche als Brutbaum genannt. Alle Arten besiedeln jedoch ein breites Baumartenspektrum, keine Art ist monophag an *Fagus sylvatica* gebunden (Abbildung 4). 54 Arten (86 % Artenidentität) haben auch *Quercus*-Arten als Brutbäume, 27 Arten (43 %) auch *Populus* und 19 Arten auch *Salix* und *Tilia* (30 %). Auch die Gattungen *Betula* und *Ulmus* sind mit 18 bzw. 17 Arten wichtige Brutbäume für die Urwaldreliktarten.

Bis vor Kurzem glaubte man, dass die prioritäre FFH-Art der lichten montanen-hochmontanen Buchenwaldgesellschaften *Rosalia alpina* in Deutschland an Rotbuche gebunden sei. Inzwischen wurde festgestellt, dass die Art sehr häufig auch an Bergahorn (*Acer pseudo-platanus*), aber auch an Winterlinde (*Tilia cordata*), Bergulme (*Ulmus glabra*) und Esche (*Fraxinus excelsior*) lebt (Bense 2001, Bense et al. 2003, Bense mdl. Mitt. 2009).

Eine exemplarische Auswertung hinsichtlich der Identität der Brutbäume genutzten Gattungen von 300 xylobionten Käferarten aus dem Steigerwald und dem Spessart zeigt die Clusteranalyse in Abbildung 5. Von den 300 xylobionten Arten mit Vorkommen an Rotbuche ist keine Art monophag an *Fagus sylvatica* gebunden. 263 Arten (93 % Artenidentität) sind auch an *Quercus*-Arten als Brut-

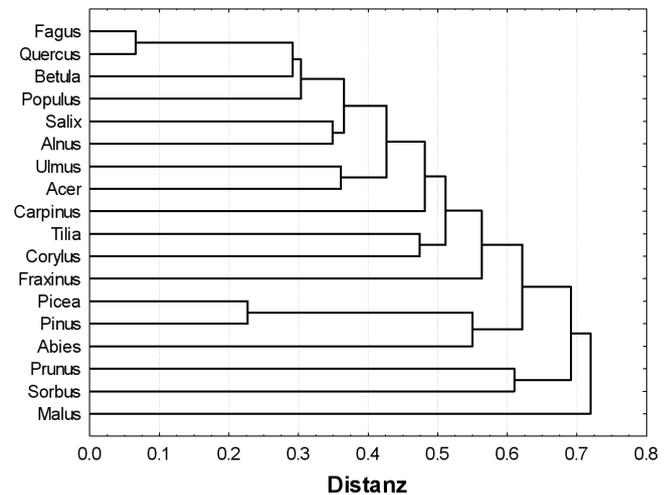


Abb. 5. Dendrogramm der in einer Clusteranalyse (UPGMA) errechneten Ähnlichkeitswerte (Sørensen-Koeffizient) von 300 xylobionte Käferarten mit Vorkommen an Rotbuche aus dem Steigerwald und dem Spessart mit anderen Brutbaum-Gattungen.

Dendrogram of species similarity (Sørensen coefficient) of brood tree genera of 300 saproxylic beetles living on *Fagus sylvatica* in the Steigerwald and Spessart region based on a cluster analysis (UPGMA).

baum vertreten, 171 Arten (73 %) auch an *Betula*, 161 Arten (70 %) an *Populus*, 137 Arten (63 %) an *Salix* und 133 Arten (61 %) auch an *Alnus*.

**Fazit:** Die meisten xylobionten Arten an der Rotbuche stammen originär v. a. aus lichterem Pionierwäldern, Auwäldern und Eichen-Mischwäldern. Von den 323 xylobionten Arten, die von Müller (2005) als Buchenwaldarten s. l. definiert wurden, kommen 209 Arten laut dem Käferverzeichnis Finnlands (Rassi 1993) auch ohne Buche vor, dies entspricht einem Anteil von 65 Prozent. In Finnland leben die „Buchenwaldarten“ an *Quercus* (Südfinnland) und v. a. an Aspe (*Populus tremula*) und Birken (*Betula* spp.), seltener an Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*), aber auch an Fichte (*Picea abies*) und Kiefer (*Pinus sylvestris*).

In den Buchenwäldern der Süd-Karpaten, mit ihrer zum Teil mehrere tausend Jahre längeren Tradition der Buchenbesiedlung, finden sich viele Arten an Rotbuche, die in Deutschland bisher nur an anderen Baumarten gefunden werden (Bußler et al. 2005, Müller et al. 2005a). Analog zu den Gefäßpflanzen beherbergen die karpatischen Buchenwälder auch endemische xylobionte Käferarten.

#### Laufkäfer (Stefan Müller-Kroehling)

Die Laufkäferfauna mitteleuropäischer Buchenwälder ist nicht auffällig artenarm. 34 Laufkäferarten können aufgrund ihres regelmäßigen Auftretens als charakteristisch für mitteleuropäischer Buchenwälder gelten (Müller-Kroehling 2009). Die Mehrzahl dieser Arten (79 %) hat eine auf Europa oder Teilräume davon beschränkte Verbreitung.

Einige Besonderheiten in der Fauna weist der Buchenwald Mitteleuropas durchaus auf. *Pterostichus selmanni* kommt in Europa neben einem Vorkommen in den Gebirgsketten der Alpen und Pyrenäen und nur sehr disjunkt in den höheren Mittelgebirgen wie dem Bayerischen Wald-Böhmerwald und dem Französischen Jura vor. Die Vorkommen in den verschiedenen Gebirgszügen gehören verschiedenen Unterarten an. Nach Freude (1976) besiedelt die Art in Mitteleuropa nur die „obere Buchenstufe bis in subalpine Lagen“. Offenbar besiedelt sie keine Buchenwälder der tieferen Lagen, selbst wenn diese optimal ausgeprägt sind und über eine lange Habitattra-

dition verfügen. Ebenfalls wurde sie bisher nicht in Fichten-Hochlagenwäldern gefunden, scheint also eine relativ starke Bindung an Buchenwälder aufzuweisen. Borcard (1982) fand die Art im Schweizer Jura in montanen Beständen des Waldmeister-Buchenwaldes, im Tannen-Buchenwald und Bergahorn-Buchenwald. Diese Art besiedelt zusammenfassend möglicherweise nur Gebiete mit „alten Vorkommen“ von Buchenwäldern, also nicht die relativ spät von der Buche besiedelten Arealteile, und dort nur die obersten Stufen des Buchenvorkommens.

Keine der Laufkäferarten des Tief- und Hügellandes ist jedoch ausschließlich auf Buchenwälder beschränkt. Eine ganze Reihe dieser Arten kommt auch, oder sogar mit einer gewissen Bevorzugung, in Schluchtwäldern vor. Darunter fallen insbesondere kühl-feuchtes Klima bevorzugende Arten wie der Schluchtwaldlaufkäfer (*Carabus irregularis*) und der Ovale Schulterläufer (*Abax ovalis*). Da diese Arten sowohl Schlucht- als auch montane Buchenwälder besiedeln, kann angenommen werden, dass sie bereits vor der Ausbreitung von Buchenwäldern in Mitteleuropa hier ihre Lebensräume hatten. Ferner treten in Buchenwäldern auch wärmeliebende Arten wie der Blaue Großlaufkäfer (*Carabus intricatus*) auf. Diese Gruppe von Arten finden wir auch in Eichenwäldern. Ihre Heimat, bevor es Buchenwälder gab, dürfte daher in dieser Gruppe von Lebensräumen zu suchen sein.

Vergleicht man die Übereinstimmung der Buchenwald-Laufkäferfauna mit jener der Schluchtwälder und natürlicher Eichenwälder (Eichen-Hainbuchenwälder und Eichen-Trockenwälder), so bleiben fast keine Arten übrig, die nicht in mindestens einer der beiden anderen Waldtypen ebenfalls mit hoher Stetigkeit auftreten. Erstaunlicherweise halten sich die Anteile der Arten, die aus der Buchenwald-Artenliste auch in Eichenwäldern (55 %) oder auch in Schluchtwäldern (53 %) vorkommen, fast die Waage. Größere Gemeinsamkeiten in Artausstattung und Dominanzverhältnissen bestehen jedoch tendenziell mit den Schluchtwäldern. Eine Ausnahme aus der Liste charakteristischer Buchenwaldarten, die nicht auch in Eichenwäldern oder Schluchtwäldern anzutreffen ist, ist der montane Streubewohner *Pterostichus pumilio*. Er findet sich jedoch auch in subalpinen Nadelwäldern und könnte hier seine ursprüngliche Heimat besitzen.

**Fazit:** Für die meisten Buchenwaldbewohner gilt in starkem Maß das Prinzip der regionalen Stenökie. Arten, die am Arealrand stenök zu reagieren scheinen, indem sie beispielsweise an alte Buchenwälder gebunden zu sein scheinen (Winter 2005 für *Carabus glabratus*

in Nordostdeutschland), sind in anderen Teilen ihres Areal nicht an Buchenwälder gebunden, wie für *C. glabratus* in den Karpaten (Šustek 1984, Rizun und Chumak 2003) oder in Bayern zu verzeichnen ist. Die Buchenwälder der Südalpen, der Karpaten, des Balkans, Italiens und der Pyrenäen sind die Heimat einer an Arten und Endemiten viel reicheren Laufkäferfauna (Brandmayr 1974, 1983, Franz 1975, Comandini und Vigna Taglianti 1990, Pizzolotto und Brandmayr 1990, Vigna Taglianti und De Felici 1994, Rizun und Chumak 2003). Brandmayr et al. (2003) zufolge sind allein 159 (31 %) der in Buchenwäldern Italiens vorkommenden Laufkäferarten italienische Endemiten. Ursache ist, dass die Eiszeiten auf viele hochspezialisierte, ausbreitungsschwache Arten einen auslöschenden Einfluss hatten, während eiszeitliche Buchenrefugien südlich der Alpen und auch eiszeitliche Nunataker wie die Koralpe über zahlreiche Endemiten verfügen, die in Mitteleuropa fehlen (Hölzel 1957).

### Regenwürmer (Victor V. Pop)

Systematik und Verbreitung der europäischen Regenwurmarten ist relativ gut bekannt (Michaelsen 1903, 1907, Cernosvitov 1928, 1932, Pop 1947, 1948, Graff 1953, Wilcke 1967, Plisko 1973, Perel 1979, Zicsi 1994, Csuzdi und Zicsi 2003). Erstaunlich wenige Publikationen jedoch befassen sich mit deren Standortansprüchen (Zajonc 1967, Zicsi 1968, Lamparski 1985, Kobel und Lamparski 1989, Pop V.V. 1982, 1997, 2000, Pop V.V. und Pop A.A. 2004).

Der Artenreichtum, die Entstehung und Verbreitung der mitteleuropäischen Regenwurmarten wurde von Csuzdi und Pop (2007) und Pop et. al. (2010) diskutiert. In Mitteleuropa kommen etwa 120 Regenwurmarten vor, von denen etwa 42 Arten endemisch sind (Csuzdi und Pop 2007). Die weit verbreiteten Regenwurmarten scheinen auf einer Vielzahl an Böden und Vegetationstypen vorzukommen, während die meisten endemischen Regenwurmarten Laubwälder mit Hainbuche, Buche und anderen Laubbaumarten präferieren (Pop 1997). Hinzu kommen weiter verbreitete Buchenwaldarten wie *Lumbricus polyphemus* sowie ubiquistische Arten, die auch andere Lebensräume besiedeln (Tabelle 3).

**Fazit:** Besonders reich an endemischen Arten sind der Karpatenraum, die Alpen und die mitteleuropäischen Mittelgebirge. Bereits Michaelsen (1903) führte den Artenreichtum Mitteleuropas auf die dort fehlende Vereisung zurück: Da im südlichen Mitteleuropa während des Pleistozäns die Tieflagen nicht vergletschert waren, dürften viele Regenwurmarten dort *in situ* überlebt haben. Man nimmt

Tab. 3. Anzahl der in Mitteleuropa vorkommenden Regenwurmarten.  
Number of earthworm species in Central Europe.

Gebiet, Autor	Artenzahl insgesamt	Artenzahl Endemiten
Mitteleuropa (Kompilation aus Literatur)	110-130	50-60
Karpatenbecken (Csuzdi et al. Pop 2007, im Druck)	100	42
Ostalpen, Karawanken (Zicsi 1969, 1971, 1986)	?	10-20
Südost-Karpaten (Pop u. Pop 2004)	47	31
Ukrainische Karpaten (Perel 1979)	21	2
Österreichische Alpen (Zicsi 1994)	60	8
Ungarn (Csuzdi u. Pop 2007, Zicsi 1968)	60	10
Slowakei (Zajonc 1965, 1981)	47	31
Deutschland (Graff 1953, Meinhardt 1986)	39	5
Polen (Plisko 1973)	32	13
Rumänien (Pop 1949, Pop 2000)	75	32
Balkan (Mršić 1991)	201	118

an, dass dort nacheiszeitlich die überlebenden Regenwurmart in die feucht-kühleren Gebirge wanderten. Die Populationen wurden damit durch Tiefländer getrennt und entwickelten sich in wenigen Jahrtausenden weiter zu neoendemischen Arten (Pop 1948). Im Schwarzwald entwickelte sich beispielsweise in den letzten 8.000 Jahren der neoendemische Riesenregenwurm *Lumbricus badensis* (Lamparski 1985, Kobel-Lamparszki und Lamparsky 1989, Kutsera und Elliott 2010).

Der Artenreichtum kann demnach standörtlich und paläohistorisch erklärt werden. Drei Artbildungszentren können aufgrund ihres Reichtums an Endemiten rekonstruiert werden:

- In den Kalkgebieten des Apuseni-Gebirges in Rumänien finden sich 11 endemische *Octodrilus*-Taxa (Zicsi und Pop 1984, Pop 1989, 1994), darunter auch bis zu 80 cm lange Riesen-Regenwürmer. Auch einige vulkanische Regionen in den Karpaten mit endemischen *Allolobophora*- und *Dendrobaena*-Arten sind wohl wichtige Artbildungszentren.
- Das Dinarische Gebirge beherbergt etwa 20 endemische *Octodrilus*-Arten (Mršić 1991).
- In den südlichen Kalkalpen (Tessin, Karawanken) kommen 15 endemische *Octodriloides*-Arten vor (Zicsi 1969, 1971, 1986).

### Zusammenführende Diskussion

Die Ergebnisse der voranstehenden Abschnitte verdeutlichen, dass Buchenwälder des mitteleuropäischen Tief- und Hügellandes in den meisten Artengruppen vergleichsweise wenige Habitatspezialisten und Endemiten aufweisen. Daher ist es zu diskutieren, wann und auf welche Weise diese Buchenwälder entstanden sind (Biotoptradition, Habitatkontinuität, Nutzungseinflüsse).

Das Verbreitungsgebiet der Buche wurde im Verlauf des Pleistozäns in mehrere Refugien zerlegt (Magri et al. 2006), die sich in reproductiver Isolation entwickelten. Dieser Prozess hat die genetische Ausstattung mitteleuropäischer Buchen der Unterart *Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica* geprägt und mit hoher Wahrscheinlichkeit zu bedeutsamen, evolutionärgeschichtlich sehr jungen, aber weltweit exklusiven Anpassungen geführt. Unsere heimische Buche wäre demnach phylogenetisch ein relativ junger Neoendemit, bei dem wichtige Anpassungseigenschaften womöglich erst während des Jungpleistozäns oder Holozäns entstanden sind und der das nacheiszeitliche Mitteleuropa von nur einem oder wenigen, südöstlich gelegenen Refugien ausgehend kolonisiert hat (Magri et al. 2006).

### Wann kam die Buche ins mitteleuropäische Tief- und Hügelland?

Im Hügelland Mitteleuropas waren in der Nacheiszeit neben der Kiefer bereits im Präboreal (ab 11.500 BP) Weichlaubhölzer wie *Betula* und *Populus* vorhanden. Seit dem Boreal (Beginn 10.800 BP) herrschten haselreiche Kiefernwälder (die Erle wandert erst im Atlantikum ein!) und – mit Schwerpunkt im Atlantikum (8.500 bis 5.500 BP) – Linden-Eichen-Misch- und Edellaubwälder vor (Altersangaben nach Jahresschichtenzählungen an Seesedimenten der Eifelmaare, Litt et al. 2009). Vergleichbare Grundfolgen gab es auch bereits in den jüngeren Zwischeneiszeiten. Die nacheiszeitliche Massenausbreitung der Buche im Hügelland und Tiefland ist ein holozänes Phänomen, das es in den Interglazialen des Pleistozän in dieser Form nicht gab, wenngleich *Fagus sylvatica* mit geringen Prozentwerten ab dem Mittelpleistozän in Pollenprofilen vorkam (Grüger 1983, Lang 1994, Pott 2000). Das Phänomen einer Massenausbreitung der Buche fand ausgesprochen spät statt, nämlich im Hügelland und im norddeutschen Tiefland erst ab dem Subboreal, mit einem Maximum vor 3.000 Jahren. Eine Koevolution der angestammten heimischen Tier- und Pflanzenwelt mit der neu eingewanderten Buche war daher bestenfalls über wenige Baumgenerationen möglich. Die

lange Verzögerungsphase (lagtime) von etwa 2.000 Jahren zwischen ersten Vorkommen und der Dominanz der Buche passt nicht zu unseren Vorstellungen über ihre große Konkurrenzstärke aufgrund ihrer Schattentoleranz (Abs et al. 2008) und damit ihrer Fähigkeit, lichtbedürftigere Baumarten zu verdrängen.

### Wurde die Buche aufgrund klimatischer Abkühlung zur herrschenden Baumart?

Für die Klimaentwicklung der letzten 6.000 Jahre gibt es mehrere auf Pollenanalysen basierende Rekonstruktionen, so aus Skandinavien (Seppä und Birks 2001), der Westeifel (Litt et al. 2009) sowie gemittelte Regionalrekonstruktionen aufgrund zahlreicher Pollendiagramme Europas (Davis et al. 2003). Bislang wird eine Abkühlung des Klimas während des Holozäns oft als steuernde Größe für die Einwanderung der Buche angeführt (Firbas 1949, Lang 1994, Tinner und Lotter 2006, Behre 2008). In all diesen Publikationen wird jedoch das historische Klima „zirkulär“ rekonstruiert aus dem Wissen um die rezente Einnischung der Arten: Da die Buche als Art eher kühl-humider Klimate eingestuft wird (Ellenberg 1996), wird aus ihrer Massenausbreitung seit Firbas (1949) eine Abkühlung des Klimas abgeleitet. Auch die quantitativen Paläoklimarekonstruktionen mittels Pollendaten basieren größtenteils auf modernen Analogien zwischen Häufigkeit und Klimaparametern.

Heute bieten Spurengasanalysen in Eiskernen oder Isotopenzusammensetzungen von Stalaktiten, Ostracodenschalen oder Eiskernen eine von den biologischen „Proxies“ unabhängige Beurteilung der nacheiszeitlichen Klimaentwicklung (Review: Wanner et al. 2008). Es gibt eine umfangreiche Datenkompilation mit Multi-Proxy-Ansatz zur holozänen Klimavariabilität (Mayewski et al. 2004), die für die nördliche Hemisphäre zwischen 6.000 und 5.000 BP, aber auch zwischen 3.500 und 2.500 BP Perioden mit deutlicher Klimavariabilität aufzeigt (vor allem die Veränderungen des Isandtiefs aufgrund von Eiskerndaten). Für das nördliche Mitteleuropa spezifischere Klimarekonstruktionen ergaben eine mehrere Jahrtausende dauernde fluktuierende Warmphase, gefolgt von einer kürzeren Abkühlungsphase, anschließend wieder einer moderaten Warmphase und dann der „Kleinen Eiszeit“ nach 800 BP (vgl. Renssen et al. 2009). Im Einzelnen liegen folgende Analysen vor:

Fluktuierende Warmphase bis

- 5.500 BP; Abkühlung bis 4.200 BP, danach moderate wärmere bis 800 BP (Sauerland, O-Isotope von Stalagmiten; Niggemann et al. 2003);
- 5.600 BP; danach Abkühlung bis 4.400, Erwärmung und moderate Warmphase bis 1.500 BP (Genfer See; O-Isotope von Ostracodenschalen; Anadón et al. 2006);
- 4.500 BP; Abkühlung bis 3.700 BP, danach Erwärmung und moderat wärmere Phase bis 800 BP (Südost-Norwegen; Chironomiden-Gemeinschaften; Velle et al. 2005).

Erst in den letzten 800 Jahren erfolgte eine noch stärkere Abkühlung als jemals zuvor in den letzten 8.200 Jahren. Diese Befunde wurden auch bestätigt durch noch unpublizierte O-Isotopenanalysen aus einem Eiskern der Eishöhle von Scarisoara (Rumänien), die eine Rekonstruktion des Paläoklimas der letzten 10.500 Jahre ermöglichten (Persoiu, pers. Komm.).

Die Einwanderung der Buche um 5.500 BP würde demnach noch zu Ende der Warmzeit erfolgt sein, und auch die Zeit der Massenausbreitung um 3.000 BP würde in eine moderate Warmphase fallen (Voigt et al. 2008). Auch nach Wanner et al. (2008) gab es zur Zeit der Massenausbreitung der Buche (3.000 BP) keinen deutlichen Kälteeinbruch. Bis heute ist kein einzelner treibender Faktor bzw. Klimaparameter bekannt (vgl. Giesecke et al. 2007), der die beobachteten Veränderungen in Ausbreitung und Häufigkeit der Buche adäquat erklären könnte. Seit etwa 3.000 BP nahm die CO<sub>2</sub>-Konzentration kontinuierlich zu. Auch die N<sub>2</sub>O- und CH<sub>4</sub>-Konzentrationen

zeigen seit 3.000 BP eher eine Zunahme als eine Abnahme, was auf erhöhte mikrobiologische Aktivität schließen lässt, also eher auf erhöhte Temperaturen und hohe Niederschläge. Die Temperaturkurve von Skandinavien zeigt einen geringen und kurzfristigen Temperaturrückgang etwa 2.800 BP, der lt. Pollenproxy nur wenige Jahrzehnte dauerte und nach der Zeit der maximalen Buchenausbreitung in Mitteleuropa lag (Sitte et al. 2002). Die Dauer dieser pollen-basiert datierten Abkühlung war deutlich kürzer als die Lebensdauer der damals dominierenden Baumart Eiche. Die geringfügige Ausbreitung der alpinen Gletscher in der Zeit um etwa 2.500 BP korreliert eher mit dem kurzfristigen Rückgang der Buche im Pollendiagramm. In der gesamten kritischen Zeitperiode gab es keine ungewöhnliche ENSO-Aktivität, die auf Klimaextreme schließen ließe.

Die Deutung einer durch Abkühlung gesteuerten Ausbreitung der Buche muss aufgrund der neuen Klimarekonstruktionen überdacht werden. Klimaeinfluss kann nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden, aber nichtklimatische Faktoren helfen vor allem, das Muster der Populationsexpansion im Tiefland Mitteleuropas zu erklären: Anthropogene Störungen wie Rodungen haben die Massenausbreitung der Buche wahrscheinlich beschleunigt (vgl. auch Pott 2000). Sehr ähnlich ist die Rekonstruktion der Einwanderung der Buche in die rumänischen Karpaten (Björkman et al. 2003). Dort wanderte die Buche etwa 7.900 Jahre BP wieder ein, begann sich 4.800 BP lokal zu etablieren, breitete sich danach langsam aus und wurde dort ebenfalls mit einer langen Verzögerung, nämlich etwa 3.400 BP, dominant. Die Massenausbreitung wird auch dort mit menschlichen Einflüssen in Verbindung gebracht (Björkman et al. 2003, Willis 1994).

### Hat der neolithische Mensch die Ausbreitung der Buche begünstigt?

Eine mögliche Erklärung für die späte Dominanz der Buche in mitteleuropäischen Pollenprofilen bieten Vorstellungen über Veränderungen der Konkurrenzverhältnisse durch Eingriffe des Menschen. Die Buche kommt bei der Betrachtung verschiedener Pollenprofile von Süden nach Norden und von der planaren zur submontanen Stufe in Mitteleuropa immer erst nach dem Auftreten von Pollen kulturfolgender Pflanzenarten. Damit kann vermutet werden, dass die Ausbreitung der Buche indirekt durch den Menschen gefördert wurde. Zumindest für das Tief- und Hügelland kann man annehmen, dass es keine vom Menschen gänzlich unbeeinflusste Buchenwaldsukzession mehr gab (Pott 2000). Für die Bestandesentwicklung der Buchenwälder sind Holznutzungen, Waldweide und Jagd besonders relevant (Köstler 1934, Firbas 1949, Küster 1998, Lang 1994, Hasel und Schwartz 2006). Der Wald hatte eine größere Vielzahl an Funktionen zu erfüllen als heute (Freund und Pott 2001), insbesondere als integraler Bestandteil der weitgehend auf Subsistenz ausgerichteten Landwirtschaft. Er lieferte Bau- und Brennholz, Waldweide, Laubheu, und nicht zuletzt war er „Flächenreserve“ für Rodungen.

### Wie könnte der neolithische Mensch die Ausbreitung der Buche begünstigt haben?

Die jungsteinzeitliche Landnahme erfolgte vermutlich in relativ offenen Mischwäldern aus Eichen, Hainbuchen und Edellaubholzarten (Hasel und Schwartz 2006). Die Buche kam zwar schon vor der Zeit des Wander-Feldbaus vor, dominierte aber nicht (Firbas 1949, Lang 1994, Behre 2008). Daher kann diskutiert werden, ob der Mensch die Ausbreitung der Buche direkt oder indirekt gefördert hat.

Die neolithischen Bauern lebten von der Subsistenzproduktion, daneben waren Jagd, Fischfang und Wildsammlungen von Bedeutung. Küster (1998) rechnet, dass 35 ha Land nötig waren, um eine Siedlung von 100 Personen mit Getreide und Hülsenfrüchten zu ernähren. Kleinwüchsige Rinderrassen bildeten die wichtigste Nahrungsgrundlage für die neolithischen Menschen (Archäologisches

Landesmuseum Baden-Württemberg 1997). Lichtungen wurden geschaffen, um Waldweide zu betreiben und Wild für die Jagd anzulocken. Auf Rodungs- oder Brandflächen stellten sich lichtliebendere Saum- und Offenlandarten ein, die im Wald fehlen. Vor allem deren junge Austriebe locken das Wild bevorzugt an, das bei geschlossenem Kronendach wenig Nahrung findet.

Da die Ackerflächen nach kurzer Zeit in der Ertragsleistung nachließen, auch verunkrauteten, und da die Stockausschläge der abgehackten Bäume mit Steinzeitwerkzeug schwer zu beseitigen waren, mussten die Ackerflächen aufgelassen werden und periodisch an anderer Stelle durch Rodung neu angelegt werden (Küster 1998). Es waren aber nicht nur die nachlassende Bodenfruchtbarkeit und die aufwachsenden Stockausschläge, sondern der zunehmende Mangel an Bau- und Brennholz an dem Ort des Gehöftes und die Schwierigkeiten des Holztransportes, die die Menschen dazu trieben, in Abständen von etwa 30 Jahren (Küster 1998) die Siedlung zu verlassen und an anderer Stelle eine neue Behausung zu bauen. Bis in das frühe Mittelalter hinein wurden die Siedlungen nicht dauerhaft begründet, sondern sie wurden nach einigen Jahrzehnten immer wieder verlegt (Archäologisches Landesmuseum Baden-Württemberg 1997). Die aufgegebenen Flächen bewaldeten sich wieder aus Stockausschlägen und neu keimenden Baumsamen. Funde vom Federsee belegen, dass es zu periodischem Wechsel von Rodungen und Waldsukzessionen der Lichtungen kam (Hasel und Schwartz 2006). Holz wurde als Bauholz und als Brennstoff genutzt. Als Bauholz diente vor allem die Eiche (Küster 1998, Behre 2008). Daneben waren Linden, Esche, Ulmen und Hasel wichtige Arten, die wegen des Holzes, der Früchte und zur Laubheugewinnung als winterliches Tierfutter genutzt wurden.

Die Buche war zu Beginn der Jungsteinzeit nur in geringen Anteilen vertreten. Sie ist als Bauholz ungeeignet, damit im Unterschied zur Eiche wenig begehrt, und war mit den damals verfügbaren Werkzeugen schwer zu bearbeiten. Mit den vorhandenen Werkzeugen wurden schwächere Stämme der Unter- und Mittelschicht entnommen, wodurch der Wald aufgelichtet und die Krautschicht für die Beweidung gefördert wurde. Es kann darüber spekuliert werden, inwieweit aufgelichtete und beweidete Wälder mit verbleibenden Buchen im Kronendach günstig für die Ausbreitung der Buche waren. Weiterhin kann angenommen werden, dass durch Waldweide die Edellaubbäume benachteiligt waren, Buchen (im Bergland auch Nadelbäume) gefördert wurden, da sie von Rindern weniger gern gefressen werden (Liss 1988). Daher erscheint es denkbar, dass sich die Buche in dem jungsteinzeitlich beweideten Wald besser ausbreiten und etablieren konnte.

Mit dem Vordringen der Buche wurden die Wanderwege zur Suche eines neuen Siedlungsplatzes mit langschäftigen Eichen immer weiter (Küster 1998). Damit wird die Vorstellung einer Kontinuität der Siedlungen ebenso unhaltbar wie die Vorstellung einer Kontinuität des Waldes (Pott 2000, Hasel und Schwartz 2006). Küster (1998) resümiert, dass in der Jungsteinzeit der Einfluss des Menschen auf den Wald so groß war, dass die „ursprüngliche“ natürliche Waldvegetation in den Altsiedelgebieten auf fruchtbaren Löss- und Gäuböden bereits einmal oder mehrere Male stark überformt wurde.

**Fazit:** Für die meisten der betrachteten Artengruppen aus Flora und Fauna gilt, dass Buchenwälder des westmitteleuropäischen Tief- und Hügellandes vergleichsweise wenige an Buche gebundene, identifikationsstiftende Arten aufweisen und im Gegensatz zu südost- und südeuropäischen Buchenwäldern für sie keine Regional-Endemiten bekannt sind. Die Gründe liegen v. a. in der zu geringen Biotoptradition/Habitatkontinuität und in der für die Ausbildung regionaler Spezialisierung viel zu kurzen Koevolution. Viele Arten, die heute in den Buchenwäldern des westmitteleuropäischen Tief- und Hügellandes leben, waren originär mit entwicklungsgeschichtlich älteren bzw. postglazial früher zurückgewanderten Baumgattungen (*Salix*, *Betula*,

*Populus, Alnus, Quercus, Fraxinus*) assoziiert. An für die Artenausstattung entscheidenden Rahmenbedingungen sind festzuhalten:

- eine relativ kurze und rein spätnacheiszeitliche Geschichte der Rotbuchen-Ausbreitung
- die Entstehung und Entwicklung der Zönosen sowie der Strukturen und Dynamik wurde durch anthropo-zoogene Nutzungseinflüsse mitgeprägt (Freund und Pott 2001).

## Schlussfolgerungen und Konsequenzen für Waldbau und Naturschutz

### Bedeutung der wertgebenden Kriterien

Arten leben in Ökosystemen. Selektions- und Anpassungsvorgänge bewirken die genetische und morphologische Variabilität innerhalb von Arten. Der Erhalt der lebensraumtypischen Arten und ihrer Ökotypen verdient daher oberste Priorität. In naturnahen Lebensräumen wie Wäldern ist der langfristige natürliche Ablauf der genetischen Differenzierung und der Entwicklung der Biozönosen, sind die naturschutzfachlichen Kriterien Naturnähe und Ursprünglichkeit von großer Bedeutung (Reif und Walentowski 2008). Das Vorkommen, der Erhalt und die Weiterentwicklung einer Vielzahl von lebensraumtypischen Arten und Ökotypen resultieren aus langfristig kontinuierlichen evolutionären Entwicklungen sowie einer Vielfalt an Nischen und Standorten.

Große noch naturnahe, artenreiche Buchenwälder liegen in den Karpaten Rumäniens und der Ukraine sowie in Gebirgen des Balkans mit ihrer längeren Biotoptradition und Habitatkontinuität. Vor allem dort besteht ein großer Schutzbedarf, da gerade dort viele hoch spezialisierte oder endemische Arten durch unregelmäßige Waldnutzungen akut gefährdet sind. Dort befindet sich mit seinen Urwaldreservaten sowie der Floren- und Faunenausstattung das größte Potenzial an Schutzgebieten. Ebenfalls sehr ausgeprägt ist diese Habitatkontinuität in den Wäldern mit Orient-Buche (*Fagus sylvatica* subsp. *orientalis*) im euxinisch-kolchisch-kaukasisch-hyrkanischen Raum. Dorthin hatte sich die jungtertiäre Laubwald-Vegetation mit den arktotertiären laubabwerfenden und den palaeosubtropischen immergrünen Holzarten im Verlaufe des Pleistozän, insbesondere während der extrem kalten Glaziale des Mittel- und Jungpleistozän (De Jong 1988), mehr und mehr zurückgezogen. Hier wie in den Glazialrefugien der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica*) in Burgund, Slowenien, Istrien sowie im Bereich der spanischen, süd/westfranzösischen und balkanischen Mittelmeerrefugien (Magri et al. 2006) ist aus Sicht des Erhalts der globalen Diversität die Notwendigkeit der Schaffung eines europäisch-vorderasiatisches Netzwerkes aus Buchenwäldern mit möglichst großflächig zusammenhängen Schutzflächen und einem ausreichenden Anteil an „Wilderness Areas“ naturschutzfachlich gesehen vordringlich.

Für die – nach ihrem Flächenanteil in der natürlichen Vegetation Europas (Bohn et al. 2000/2003, Bohn und Gollub 2007, Knapp 2008b) ebenfalls bedeutsamen, koevolutiv gesehen aber jungen und in der realen Vegetation räumlich „zersplitterten“ – Buchenwälder des westmitteleuropäischen Tief- und Hügellandes ist sowohl die Frage nach der Notwendigkeit von großen Schutzgebieten als auch die nach Nutzung oder Nutzungsverzicht differenzierter zu betrachten. Es soll deshalb im Folgenden eine Abwägung des Für und Wider der Notwendigkeiten der Ausweisung weiterer Prozess-Schutzgebiete erfolgen.

Im Vergleich mit den ost- und südeuropäischen Buchenwäldern sind die Schutzwürdigkeit und Schutzbedürftigkeit der Buchenwälder des Tief- und Hügellandes als geringer einzustufen, und zwar aus folgenden Gründen:

- zeitliche Komponente: geringe Biotoptradition, fehlende Habitatkontinuität, kurze Koevolution,

- räumliche Komponente: Kleinflächigkeit, Randeffekte, Zerschneidungseffekte, Verinselung und Fragmentierung,
- Artenschutzaspekte: wenige auf Buchenwald spezialisierte Arten; viele Arten, die auch oder sogar besser in anderen Laubwaldtypen leben können; wenige Reliktarten und Endemiten,
- Entwicklungstendenz: Buchenwaldfläche heute eher zunehmend als abnehmend.

Eine umfassende Argumentationskette für eine möglichst große Fläche zusammenhängender ungestörter „Wildnis-Landschaften“ zum Schutz „ursprünglicher Buchenwälder“ ist für das mitteleuropäische Tief- und Hügelland schon aufgrund der Tatsache, dass es wenige Arten gibt, die in Mitteleuropa vorkommen und ungenutzte Buchenwälder benötigen, nicht gegeben. Umfangreiche Forschungsergebnisse in mitteleuropäischen Wirtschaftswäldern zeigen, dass die Artenausstattung der westmitteleuropäischen Buchenwald-Lebensräume mit Totholz-, Biotopbaum- und „Waldrefugien“-Konzepten auch in genutzten Wäldern erhalten werden kann. So schneiden z. B. die bewirtschafteten Laubwälder im Buntsandstein des Spessarts mit ihren Anteilen Jahrhundert alter Traubeneichen in ihrer Ausstattung mit spezifischen Naturnähezeigern xylobionter Käferarten besser ab als der Nationalpark Hainich mit seinem noch jungen Schutzstatus (Walentowski und Winter 2007).

Dennoch ist evident, dass auf einem geringen Teil der Waldfläche in den westmitteleuropäischen Buchenwald-Landschaften auch Prozessschutzgebiete erforderlich sind, und zwar aus folgenden Gründen:

- Förderung eines außergewöhnlichen prozessualen Phänomens europäischer Naturgeschichte: Buchenwälder mit ihren Begleitbaumarten konnten trotz ihrer jungen Geschichte ein ungewöhnlich breites standörtliches Spektrum besiedeln und sich unter der Vorherrschaft einer Baumart zu einer Vielzahl unterschiedlicher Waldtypen ausdifferenzieren,
- besonders hohe Individuenzahlen von ausbreitungsschwachen, eng an Habitatkontinuität, an Biotopbäume (v. a. große Bäume, Methusaleme), hohe Totholzmassen und spezifische Totholzqualitäten gebundenen Artengruppen (Paillet et al. 2010),
- Erhaltung der natürlichen intra- und interspezifischen Selektions- und Anpassungsvorgänge ohne selektionierende waldbauliche Eingriffe.

Auch wenn die Umweltbedingungen im „Anthropozän“ nachhaltig und weltweit verändert wurden und natürliche Variationsmuster auf unterschiedlichen räumlichen Ebenen modifiziert sind, benötigen wir Referenzökosysteme, in denen nach Nutzungsaufgabe ungesteuerte Entwicklungen („Prozesse“<sup>1</sup>) ablaufen und analysiert werden können. In diesem Kontext wären auch durchaus „Prozessschutzgebiete Buche/Douglasie“ interessant, in denen Vitalität und Konkurrenzverhältnisse zwischen den beiden Baumarten auf Standorten mit unterschiedlicher Gründigkeit und Wasserversorgung beobachtet werden können. Das Beobachten naturnaher Prozessabläufe stößt allerdings dort an seine Grenzen, wo die advektiven Einflüsse, d. h., der Zuzug des Wildes aus der Umgebung, die Prozesse dominieren.

<sup>1</sup>Unter „Prozess“ verstehen wir hier eine durch ein Ereignis ausgelöste Vegetationsdynamik. Darunter fallen Prozesse innerer Dynamik der Wälder (z. B. Phänophasen; Fluktuationen; Waldentwicklungsphasen), aber auch Sukzessionsprozesse (= gerichtete Vegetationsveränderungen), die durch veränderte Standortfaktoren verursacht werden.

## Differenziertes Konzept zur Erhaltung des Naturerbes Buchenwälder in Deutschland

Das nationale „Naturerbe Buchenwälder“ (Knapp 2008b) ist im „Europäischen Netz NATURA 2000“ (gesichert gemäß § 32 ff Bundesnaturschutzgesetz) großflächig verankert. Die Buchenwald-Lebensraumtypen (LRT) sind im Anhang I der FFH-Richtlinie (Richtlinie 92/43/EWG) gelistet. Die Gesamtflächen der LRT 9110 Hainsimsen-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) und LRT 9130 Waldmeister-Buchenwald (i. w. S.; hierunter fallen *Asperulo-*, *Mercuriali perennis-*, *Lonicero alpiginae-* und *Adenostylo glabrae-Fagetum*) betragen jeweils deutlich über 600.000 ha (je 5,5 % der Waldfläche Deutschlands), davon sind ca. 30-35 % in der FFH-Gebietskulisse Deutschlands vertreten. Die natürlicherweise nur kleinflächig vorkommenden Typen sind in den FFH-Gebieten mit 50 % (LRT 9150 mit *Cephalanthero-*, *Carici albae-* und *Taxo-Fagetum*) bzw. 89 % ihrer Gesamtvorkommen (LRT 9140 = montan-hochmontane Buchenwald-Höhenformen mit Hochstauden bzw. „*Aceri-Fagetum*“) besonders gut abgedeckt. Damit spiegelt das Netz NATURA 2000 das Naturpotenzial (zonale Klimax-Vegetation Deutschlands) gut wider.

Im Rahmen des deutschen Nationalen Berichts 2007 wurden die zonalen Buchenwaldtypen 9110 und 9130 in der „kontinentalen“ und der „alpinen“ biogeografischen Region mit „grün“, also einem günstigen Erhaltungszustand, bewertet. Die flächenmäßig bedeutendsten Waldlebensraumtypen sind in Deutschland heute in Ausbreitung begriffen, und ihre Zukunftsaussichten werden trotz des zu erwartenden Klimawandels als gut eingeschätzt. Die Naturnähe der Baumartenzusammensetzung der Wälder nimmt durch aktiven Waldumbau deutlich zu. In der „atlantischen Region“ Deutschlands werden die Zukunftsaussichten der beiden Buchenwaldtypen ebenfalls als gut eingeschätzt, allerdings ist ihre aktuelle Fläche in dieser Region noch nicht ausreichend. Daher wird der Erhaltungszustand hier als unzureichend („gelb“) eingestuft. Besonders gefährdet erscheint der Drahtschmielen-Buchenwald des nördlichen Tieflands (*Vaccinio myrtilli-Fagetum*, LRT 9120). In der atlantischen Region wird sein Erhaltungszustand als „unbekannt“, in der kontinentalen Region als „unzureichend“ („gelb“) eingestuft. Angesichts der besonderen deutschen Verantwortung für die Buchenwälder sollte die „grüne“ Einstufung in der atlantischen und kontinentalen Region als gemeinsames Ziel angestrebt werden.

In einem differenzierten Konzept zum Erhalt der Buchenwälder sind die drei im Folgenden vorgestellten Kernpunkte essenziell. Der erste Punkt (Erhalt durch angepasste Wilddichten und Jagd) muss sich auf die gesamte Buchenwald-Fläche in Deutschland beziehen, der zweite Punkt (Erhalt durch naturnahe Forstwirtschaft) betrifft den weitaus überwiegenden Teil der Waldfläche, der dritte Punkt (Buchenwälder in Nationalparks und Naturwaldreservaten) bezieht sich exklusiv auf einzelne, sorgfältig nach strengen fachlichen Vorgaben ausgewählte Vorkommen.

### Erhalt durch angepasste Wilddichten und Jagd

Der beispielsweise im Waldgesetz für Bayern (BayWaldG, in der Fassung der Bekanntmachung vom 22. Juli 2005) verankerte Grundsatz „Wald vor Wild“ (Art. 1, Abs. 2) muss konsequent verfolgt werden. Nicht angepasste Schalenwildbestände haben einen erheblichen Einfluss auf die natürliche Waldentwicklung (Schulze et al. in press). Selektiver Verbiss führt zu Arealverlusten, modifiziert die Konkurrenzverhältnisse unter den Haupt-, Neben- und Begleitbaumarten sowie der Bodenvegetation und steuert Biodiversität und Koevolution. Im Extremfall werden die Verjüngung und das Aufwachsen der Verjüngung einzelner Baumarten durch Verbiss völlig unterbunden, was zu einer Entmischung der Bestände führt. In Buchenwäldern ist ein selektiver Verbissdruck auf Mischbaumarten allgemein gegeben. Nach Untersuchungen zur Walddynamik in Naturwaldreservaten (z. B. Abs et al. 2008) wäre die Buche v. a. auf reicheren Standorten

einem erheblich stärkeren Konkurrenzdruck durch schattenverträgliche Edellaubbäume wie Linden- und Ahorn-Arten ausgesetzt, wenn diese nicht durch überhöhte Wildbestände herausselektiert würden. Die Problematik ist grundsätzlich zu lösen, unabhängig von „Nützen“ oder „Schützen“. Beispielsweise sollte der Wildbestand auch in Kernzonen von Nationalparks ohne Großraubtiere auf der Basis wildbiologischer Kenntnisse reguliert werden.

### Erhalt durch naturnahe Forstwirtschaft

Unter dem in Deutschland anerkannten Leitbild einer multifunktionalen Forstwirtschaft, bei der Nutz-, Schutz- und Erholungsfunktion gleichermaßen zum Tragen kommen, haben sich für die Bewirtschaftung der Buchenwälder in mehreren Bundesländern moderne Konzepte durchgesetzt. Kennzeichnend für diese ist die Produktion von vorrangig wertvollem Buchenholz mit einem Waldbau, der möglichst weitgehend Entwicklungsprozesse des natürlichen Buchenwaldes nutzt bzw. solche auch nachahmt. Eine naturnahe Waldbewirtschaftung ist dann in der Lage, eine hohe Biodiversität zu gewährleisten, wenn die folgenden Punkte erfüllt sind (Walentowski und Winter 2007):

- Naturnähe der Baumartenzusammensetzung inkl. genetischer Aspekte,
- Nischenvielfalt, Schlüsselstrukturen und
- Kontinuität der Laubwaldtradition („ancient woodland“, Pott 2003).

Es kommt darauf an, dass sich die natürlichen Waldgesellschaften in ihrer Strukturvielfalt und Dynamik mit den räumlich-zeitlich eingemischten Arten erhalten und entwickeln können. Die Erhaltung, der Schutz und die angemessene Verbesserung dieser natürlichen Artenvielfalt in unseren Buchen-Waldökosystemen sind auch Bestandteil der Helsinki-Kriterien zum Schutz der Wälder in Europa („Nachhaltigkeits-Kriterien“). Eine naturnahe Forstwirtschaft integriert in den Wirtschaftswald Elemente des Naturwaldes, z. B. sehr alte Waldentwicklungsstadien, Totholz und Biotopbäume, und kann damit die walddtypische Artenvielfalt erhalten.

Will man die Biodiversität der Buchenwälder fördern, sollte auch darauf geachtet werden, dass die meisten unserer heutigen „Buchenwaldarten“ nicht an die Buche gebunden sind und in der nacheiszeitlichen mitteleuropäischen Grundfolge zunächst in anderen Waldtypen, z. B. den baumartenreichen Laubwäldern des Atlantikums, beheimatet waren und später in nutzungsgeprägten Wäldern der mitteleuropäischen Kulturlandschaft überlebten (Freund und Pott 2001, Pott 2003). Die Befunde nahezu aller untersuchten Artengruppen deuten in diese Richtung (mit Ausnahme einiger epiphytischer und holzbesiedelnder Flechten und Pilzarten). Eine nutzungsbedingte Förderung der für die sommergrüne Laubwaldzone Mitteleuropas typischen Nebenbaumarten (z. B. Eiche, Linde, Hainbuche, Edellaubbäume, Erle, Tanne), Pionierbaumarten (z. B. Birke, Aspe, Salweide, Eberesche) und standörtlich enger eingemischten Begleitbaumarten (z. B. Elsbeere auf Trocken- und Erle auf Nassstandorten) kann sich demnach positiv auf die Arten- und Individuenvielfalt typischer Laubwälder auswirken. Gerade auch entsprechend bewirtschaftete Buchenwälder können diese Vielfalt der Mischbaumarten erhalten.

### Beispiel 1: Bayern

Ein überzeugender integrativer Ansatz ist das auf wissenschaftlichen Grundlagen (Müller 2005, Müller et al. 2005b, c, Winter 2005, Müller et al. 2007) basierende „Totholz- und Biotopbaumkonzept der BaySF“ (Neft 2006). Essentielle räumliche und zeitliche ökologische Nischen werden in die Waldnutzung integriert, den differenzierten Ausgangsbedingungen wird Rechnung getragen. Die in ihrer biologischen Vielfalt besonders hochwertigen Wälder der Klassen 1

und 2, d. h. (sehr) alt, mit Altbäumen und starkdimensioniertem Totholz, nehmen rund 5 % der Staatswaldfläche ein. Hiervon liegen ca. 4.000 ha in Naturwaldreservaten. Weitere bedeutende Flächen befinden sich in Natura-2000-Gebieten und Naturschutzgebieten.

### Beispiel 2: Brandenburg

Die Tieflandbuchenwälder Nordwestbrandenburgs befinden sich an der Südgrenze des Baltischen Buchenwaldareals. Sie stocken jedoch im Vergleich zum nördlichen Bundesland Mecklenburg-Vorpommern auf überwiegend sandigen und etwas nährstoffärmeren Substraten, wo die Buchenverjüngung nicht überall „von alleine“ läuft und die Buche insgesamt von Natur aus zu (klein-)flächigen Verjüngungskernen (gruppen- bis horstweise) neigt. Dies wird bei der Buchenbewirtschaftung u. a. durch die Orientierung auf die Zielstärkennutzung gefördert. Damit wird die vertikale Bestandsstruktur verbessert (Waldbau-Richtlinie 2004 „Grüner Ordner“ der Landesforstverwaltung Brandenburg). Weiter südöstlich (von Nordostbrandenburg bis in den Berlin/Potsdamer Raum) geht, klimatisch bedingt, dieser „reine“ Buchenwald in einen natürlichen und sehr baumartenreichen Buchenmischwald mit Winterlinde, Hainbuche, Esche, Vogelkirsche und Elsbeere auf den reicherer Standorten der Moränen und in Traubeneichen-Buchenmischwald auf den mittleren Sandstandorten über (Hofmann und Pommer 2005). Spezielle waldbauliche Maßnahmen fördern die seltenen Mischbaumarten und tragen zum Erhalt der hohen natürlichen Artenvielfalt dieser Buchenwaldtypen bei. Durch eine zweckmäßige Verteilung und Verbindung von in diesen Waldgebieten liegenden Schutzgebieten sowie begleitet durch verschiedene Naturschutzmaßnahmen (LFE 2007) wird ein erheblicher Beitrag zur Vielfalt der Buchenwälder geleistet.

### Buchenwälder in Nationalparks und Naturwaldreservaten

Zwar wäre es möglich, den aktuellen Status des Artenpools auch über eine sehr strikte naturnahe Bewirtschaftung zu fördern und zu erhalten; damit würde sich jedoch der Status der Entwicklung von Regionalendemiten nicht ändern, da keine Bewirtschaftungsform bislang von ausreichender Dauer ist, um evolutiv wirksam zu sein – besonders aktuell unterliegen forstliche Bewirtschaftungen dem (Klima-)Wandel. Wenn die Buche sich weiterhin in Ausbreitung befindet und aus dieser Sichtweise heraus mit einem relativ großen Artenspektrum vergesellschaftet ist (z. B. über 700 Arten bei den holzzeretzenden Pilzarten), dann werden Buchenwälder längerfristig – im evolutiven Sinn von mehreren Tausend Jahren – ein großes Potenzial an Spezialisierung aufweisen können. Besonders der (erzwungene) Habitatwechsel von Arten wird als ein wesentlicher Faktor für die Entstehung von Endemiten diskutiert. Als weitere Defizite von naturnahen Wirtschaftswäldern verbleiben

- die waldbauliche Selektion bei Durchforstungen, damit verbunden eine immer noch stattfindende Steuerung der Struktur und Einengung der genetischen Vielfalt,
- das Fehlen von Alters- und Zerfallphasen auf der Fläche des Wirtschaftswaldes,
- die Kleinflächigkeit, Zerschneidung und damit Fragmentierung von Wildtierpopulationen,
- das Fehlen von Groß-Carnivoren.

Die genannten Aspekte erfordern somit (auf Landesebene) auch für Buchenwälder und deren Begleitbaumarten ein durchdachtes System von kleineren und größeren Waldschutzgebieten und Prozessschutzflächen für die Untersuchung der biogeochemischen Kreisläufe und populationsdynamischen Fluktuationen und Sukzessionen.

Mit den Buchenwald-Nationalparks Jasmund (3.003 ha; davon 2.123 ha Wald), Müritz (Teilgebiet um Serrahn mit 6.200 ha), Hainich (7.500 ha), Eifel (10.700 ha), Kellerwald-Edersee (5.724 ha) wurde ein repräsentatives Nationalparknetz für buchengeprägte

Waldlandschaften verbessert. Dieses Nationalparknetz dient unter anderem der Erhaltung des nationalen Naturerbes und der Biodiversität, da eine ungestörte Naturentwicklung durch Nutzungsverzicht auf mindestens 50 % der jeweiligen Nationalparkfläche begünstigt wird.

Brandenburg, Hessen, Mecklenburg-Vorpommern und Thüringen haben mit Unterstützung des BMU die UNESCO-Weltnaturerbenominierung eines deutschen Buchenwaldclusters vorbereitet (Plachter et al. 2007, Großmann et al. 2009). Bei dem Cluster handelt es sich um ausgewählte Gebiete der Nationalparke Kellerwald-Edersee in Hessen, des Nationalparks Hainich in Thüringen und der Nationalparke Jasmund und Müritz in Mecklenburg-Vorpommern sowie um das Totalreservat Grumsiner Forst im Biosphärenreservat Schorfheide-Chorin in Brandenburg. Die Entscheidung für die Nominierung basiert auf den Ergebnissen einer entsprechenden Machbarkeitsstudie. Diese empfiehlt die Nominierung der o. g. Gebiete als transnationale Nominierung mit der Slowakei und der Ukraine. ([http://www.bfn.de/0310\\_steckbrief\\_welterbeindeu.html](http://www.bfn.de/0310_steckbrief_welterbeindeu.html)).

Über die Bundesrepublik verteilt sind 719 Naturwaldreservate mit einer Gesamtfläche von ca. 31.426 ha vorhanden, die seit bis zu 30 Jahren (teilweise auch länger) nicht mehr bewirtschaftet werden (<http://www.naturwaelder.de/>; Stand 1.5.2010). Buchenwälder und deren Begleitbaumarten sind darin gut repräsentiert, und zwar in etwa so, wie auch ihre Flächenbedeutung wäre. Nach Meyer et al. (2007) sind

- Buchenwälder bodensaurer Standorte in 34 %,
- Buchenwälder mäßig basenreicher Standorte in 15 %,
- Buchenwälder basen- bis kalkreicher Standorte in 8,3 % und
- Orchideen-Buchenwälder kalkreicher Hangstandorte in 0,6 % der Reservate als wichtigste Einheiten der potenziellen natürlichen Vegetation genannt.

Die vorgestellten Befunde über die biologische Vielfalt und über die Herkunft und Bindung der heimischen Buchenwaldarten unterschiedlicher Organismengruppen untermauern, dass der Prozessschutzflächenansatz nicht nur ein möglichst breites Standortspektrum der Buchenwaldlandschaften mit ihrer regionaltypischen Standort-, Baumarten- und Waldtypenausstattung beinhalten sollte. Darüber hinaus sollten aufgrund ihrer Biodiversität auch die anderen Waldtypen mit einer langen Biotoptradition und deren Begleitbaumarten durch Schutzbemühungen besonders berücksichtigt werden.

### Der Weg zum Schutz bei Nutzung des Waldes und seiner Arten

Der Weg zum Schutz bei Nutzung des Waldes und seiner Arten sollte immer die räumlich-statische und die dynamische Komponente einbeziehen. Die Schutzwürdigkeit der west-mitteleuropäischen Buchenwälder in ihrem aktuellen Status ist als relativ gering einzustufen, verglichen mit südosteuropäischen Buchenwäldern. Sie sind aufgrund ihrer jungen Entwicklungsgeschichte vergleichsweise arm an Endemiten bzw. Spezialisten. Ihr aktueller Artenbestand könnte auch über eine naturnahe Nutzung des Waldes erhalten werden. Allerdings kann eine naturnahe Bewirtschaftung für viele Artengruppen nicht die gleichen Entwicklungsmöglichkeiten schaffen wie naturbelassene Prozessschutzflächen. Dies bedeutet, dass in Buchenwäldern auch diejenigen Bedingungen herzustellen/zu ermöglichen sind, die das Entstehen von Endemiten/Spezialisten fördern, d. h. die Einrichtung von Prozessschutzgebieten in ausreichender Größe und breiter Streuung über die Fläche und ihre langfristige Sicherung über einen evolutiv wirksamen Zeitraum. Nur so ließe sich in einer zukünftig von der Buche dominierten Landschaft die Artneubildung unter weitgehend naturnahen Bedingungen ermöglichen. Die Biodiversitätskonvention hat nicht nur zum Ziel, den Artenschwund aufzuhalten, sondern auch, Bedingungen zu fördern, die Artneubildung ermöglichen.

In Deutschland erfordert die Verwirklichung der Ziele der Nationalen Strategie zur biologischen Vielfalt in Bezug auf Wald daher ein *integratives Gesamtkonzept abgestufter Nutzungs- und Schutzintensitäten*. Die Sicherung der biologischen Vielfalt in und von Wäldern erfordert sowohl gute fachliche Praxis in bewirtschafteten Wäldern als auch ein repräsentatives Netz von nutzungs-freien Schutzgebieten. Integration und Segregation sind zwei Seiten einer sich ergänzenden Gesamtstrategie. Ein solches Gesamtkonzept von Schutz und Nutzung sollte folgende Differenzierung der Waldfläche Deutschlands enthalten:

- *Wirtschaftswald* mit Bewirtschaftung gemäß den Prinzipien naturnaher und nachhaltiger Forstwirtschaft unter Berücksichtigung von Mindeststandards des Naturschutzes. Dies betrifft den absolut größten Flächenanteil der Wälder in Deutschland.
- *Wald mit spezifischem Schutzzweck* (Schutz bestimmter Arten, Erhaltung historischer Nutzungsformen wie Niederwald, Mittelwald, Waldweide etc.) in Schutzgebieten mit „Pflegenutzung“ und entsprechender Honorierung der Leistungen; dies betrifft Schutzgebiete, die nicht unter Naturwald fallen.
- *Naturwald* (ohne forstliche Nutzung) in Nationalparks und einer repräsentativen Auswahl möglichst großflächiger, dauerhaft gesicherter Naturschutzgebiete (vorrangig im Staatswald); hierfür gibt die „Nationale Strategie zur Biologischen Vielfalt“ (BMU 2007) 5 % der Waldfläche Deutschlands bis 2020 vor. Hier muss ungelentete Dynamik Vorrang vor allen Nutzungsansprüchen haben, d. h., es ist dauerhaft auf Nutzungen zu verzichten. Dies betrifft insbesondere auch Standorte und Waldtypen, die natürlicherweise nicht von der Buche beherrscht werden.

Der Schutz von Wäldern in anderen Ländern kann umso glaubwürdiger eingefordert werden, je beispielhafter der Schutz im eigenen Land praktiziert wird. Der Weg zum „Schutz bei Nutzung des Waldes und seiner Arten“ muss durch Erfolgskontrollen und aussagekräftige Sets von Indikatorarten abgesichert werden. Erst wenn z. B. „Mulmzielarten“ der FFH-Richtlinie wie der Eremit (*Osmoderma eremita*) und der Veilchenblaue Wurzelhalsschnellkäfer (*Limoniscus violaceus*) von ihrem „Wohnungsnotstand“ (Müller-Kroehling 2008) befreit sind und im FFH-Bericht auf „grün“ stehen, kann von einer erfolgreichen Umsetzung des integrativen Gesamtkonzeptes gesprochen werden. Bis dahin ist es, nicht nur wegen der langen Entwicklungszeiträume und der geringen Ausbreitungsfähigkeit dieser und vergleichbarer Arten, ein langer Weg.

## Danksagung

Für wertvolle Diskussionsbeiträge danken wir ganz herzlich den Herren Dr. Wolfram Adelman und Olaf Schmidt (LWF Freising), Herrn Dr. M. Bernhardt-Römermann (Universität Frankfurt), Herrn M. Großmann (NLP Hainich), Herrn Prof. Dr. H.-D. Knapp (BfN, Int. Naturschutzakademie Vilm), Herrn Dr. Christoph Moning (Freising), Herrn Dr. Jörg Müller (Nationalpark Bayerischer Wald) und Herrn Prof. Dr. Richard Pott (Universität Hannover). Kelaine Vargas hat freundlicherweise die Korrektur der englischen Textpassagen übernommen.

## Literatur

Abs C., Ewald J., Walentowski H., Winter S. 2008. Untersuchung der Schattentoleranz von Baumarten auf Grundlage der Datenbank bayerischer Naturwaldreservate. *Tuexenia* 28, 23-40

Anadón P., Moscardiello A., Rodríguez Lázaro J., Filippi M.L. 2006. Holocene environmental changes of Lake Geneva (Lac Léman) from stable isotopes (d13C, d18O) and trace element records of ostracod and gastropod carbonates. *Journal of Paleolimnology* 35, 593-616

Archäologisches Landesmuseum Baden-Württemberg 1997. Begleitband zur Ausstellung „Die Alamannen“. Stuttgart

Austerlitz F., Mariette S., Machon N., Gouyon P.-H., Godelle B. 2000. Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154, 1309-1321

Bährmann R. 2002. Die Mottenschildläuse *Aleyrodina*. Hohenwarsleben

Barkman J.J. 1958. Ecology and phytosociology of cryptogamic epiphytes. Assen

Barkman J.J. 1968. Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen. In: Tüxen R. (Hrsg.) Pflanzensoziologische Systematik. Ber. Int. Symp. 4, 21-53

Behre, K.-E. 2008. Landschaftsgeschichte Norddeutschlands. Neumünster

Belmonte J., Alarcon M., Avila A., Scialabba E., Pino D. 2008. Long-range transport of beech (*Fagus sylvatica* L.) pollen to Catalonia (north-eastern Spain). *Int. J. Biometeorol.* 52, 675-687

Bense U. 2001. Alpenbock (*Rosalia alpina*). In: Fartmann T., Gunnemann H., Salm P., Schröder E. (Hrsg.) Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. *Angewandte Landschaftsökologie* 42, 319-323

Bense U., Klausnitzer B., Bussler H., Schmidl J. 2003. *Rosalia alpina* (LINNAEUS, 1758). In: Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.) Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 69, 426-432

Bergmeier E., Dimopoulos P. 2001. *Fagus sylvatica* forest vegetation in Greece: syntaxonomy and gradient analysis. *Journal of Vegetation Science* 12, 109-126

BfN (Bundesamt f. Naturschutz) 2008. Beech Forests – a German contribution to the global forest biodiversity. Bonn

Birks H.J.B. 1983. British trees and insects: a test of the time hypothesis over the last 13,000 years. *Am. Nat.* 121, 294-300

Björkman L., Feurdean A., Wohlfarth B. 2003. Late-Glacial and Holocene forest dynamics at Stergoiu in the Gutaiului Mountains, Northwest Romania. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 124, 79-111

Blaschke M., Helfer W., Ostrow H., Hahn C., Loy H., Bußler H., Krieglsteiner L. 2009. Naturnähezeiger – Holzbewohnende Pilze als Indikatoren für Strukturqualität im Wald. *Natur und Landschaft* 84, 560-566

BMU (Bundesministerium f. Umwelt, Naturschutz u. Reaktorsicherheit) 2007. Nationale Strategie zur Biologischen Vielfalt. Berlin ([www.bmu.de/naturschutz\\_biologische\\_vielfalt/downloads/doc/4033.php](http://www.bmu.de/naturschutz_biologische_vielfalt/downloads/doc/4033.php))

Böhme J. 2001. Phytophage Käfer und ihre Wirtspflanzen in Mitteleuropa - ein Kompendium. Heroldsberg

Böhme J. 2005. Die Käfer Mitteleuropas, Band K-Katalog: Faunistische Übersicht. Heroldsberg

Bohn U., Gollub G. 2007. Buchenwälder als natürliche Vegetation in Europa. *Natur und Landschaft* 82, 391-397 [2008 auch in Engl.: Beech forests as natural vegetation in Europe. BfN-Skripten 233, 15-23]

Bohn U., Neuhäusl R., unter Mitarbeit von Gollub G., Hettwer C., Neuhäuslová Z., Schlüter H., Weber H. 2000/2003. Karte der natürlichen Vegetation Europas / Map of the Natural Vegetation of Europe. Maßstab / Scale 1 : 2 500 000. Teil 1: Erläuterungstext mit CD-ROM; Teil 2: Legende; Teil 3: Karten. Münster

Borcard D. 1982. Etude des communautes de Carabidae dans quelques associations forestieres de la region neuchatoise: aspects statistiques. *Bull. Soc. Entomologique Suisse* 55, 169-179

Brändle M., Brandl, R. 2001. Species richness of insects and mites on trees: expanding Southwood. *J. Animal Ecology* 70, 491-504

Brandmayr P. 1974. Aut- und synökologische Untersuchungen über die Carabiden zweier Vegetationseinheiten des slowenischen Küstenlandes: das *Carici (humilis)-Seslerietum juncifoliae* und das *Seslerio (autumnalis)-Fagetum* (Coleoptera, Carabidae). *Acta entomologica Jugoslavica* 10, 15-40

Brandmayr P. 1983. The main axes of the coenoclinical continuum from macroptery to brachyptery in Carabid communities of the temperate zone. Report 4<sup>th</sup> Symp. Carab. 1981, 147-149

Brandmayr P., Pizzolotto R., Scalercio S. 2003. Overview: Invertebrate diversity in Europe's alpine regions. In: Nagy L., Grabherr G., Körner C., Thompson D.B.A. (eds.) *Alpine biodiversity in Europe*. *Ecol. Studies* 167, 233-237

Brumme R., Khanna P. 2010. Functioning and Management of European Beech Ecosystems: Results from site specific long-term studies. *Ecol. Studies* 208. Berlin

Buiteveld J., Vendramin G.G., Leonardi S., Kamer K., Geburek T. 2007. Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *For. Ecol. Manage.* 247, 98-106

Bußler H., Müller J., Dorka V. 2005. *European natural heritage: The saproxylic beetles in the proposed Parcul National Defileul Jiului - Patrimoniul Natural European: Coleoptere saproxilice din Parcul National propus Defileul Jiului*. *Analele Forest Research and Management Institute (ICAS)* 1(48), 55-71

- Cernosvitov L. 1928. Die Oligochaetenfauna der Karpaten. Zool. Jahrb. Jena, Systematics 55, 1-28
- Cernosvitov L. 1932. Die Oligochaetenfauna der Karpaten. II. Die Lumbriciden und ihre Verbreitung. Zool. Jahrb., Jena, Systematics 62, 525-546
- Chumak V. 2004. Blattläuse der Ukrainischen Karpaten. Karpaten-Biosphärenreservat, Ushhorod
- Commamot B., Vigna Taglianti, A. 1990. Ground beetle communities in a Mediterranean area (Tofa Mountains, Central Italy). In: Stork N.E. (ed.) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept, Andover, 171-179
- Commarmot B., Bachofen H., Bundziak Y., Bürgi A., Ramp B., Shparyk Y., Sukhariuk D., Viter R., Zingg A. 2005. Structures of virgin and managed beech forests in Uholka (Ukraine) and Sihlwald (Switzerland): a comparative study. For. Snow Landsc. Res. 79, 45-56
- Comps B., Gömöry D., Letouzey J., Thiébaud B., Petit R.J. 2001. Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. Genetics 157, 389-397
- Connor E.F., Faeth S.H., Simberloff D., Opler P.A. 1980. Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees. Ecol. Entomol. 5, 205-211
- Csuzdi C., Pop V.V. 2007. [The Earthworms of the Carpathian Basin]. In: Forró L. (ed.) [Forming of the Carpathian Basin Fauna]. Ed. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 13-20 [in Hungarian]
- Csuzdi C., Zicsi A. 2003. Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta, Lumbricidae). In: Csuzdi C., Mahunka S. (eds.) Pedozoologica Hungarica I. Hungarian Natural History Museum, Budapest, 271
- Csuzdi C., Pop V.V., Pop A.A. (in press). A review of the earthworm fauna of the Carpathian Basin (Oligochaeta, Lumbricidae). Zootaxa, New Zealand
- Davis B.A.S., Brewer S., Stevenson A.C., Guiot J. 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. Quaternary Science Reviews 22, 1701-1716
- De Jong J. 1988. Climatic variability during the past three million years, as indicated by vegetational evolution in northwest Europe and with emphasis on data from The Netherlands. Phil. Trans. R. Soc. London B 318, 603-617
- Demesure B., Comps B., Petit R.J. 1996. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. Evolution 50, 2515-2520
- Denk T., Grimm G.W. 2009. The biogeographic history of beech trees. Rev. Palaeobot. Palynology 158, 83-100
- Denk T., Grimm G.W., Stögerer K., Langer M., Hemleben V. 2002. The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: Evidence from genes, morphology and the fossil record. Plant Syst. Evol. 232, 213-236
- Denk T., Grimm G.W., Hemleben V. 2005. Patterns of molecular and morphological differentiation in *Fagus* (Fagaceae): Phylogenetic implications. Amer. J. Bot. 92, 1006-1016
- Dennis R.W.G. 1981. British Ascomycetes. Vaduz
- Derbsch H., Schmitt J.A. 1987. Atlas der Pilze des Saarlandes, Band 2: Nachweise, Ökologie, Vorkommen und Beschreibungen. Saarbrücken
- Diekmann M., Eilertsen O., Fremstad E., Lawesson J.E., Aude E. 1999. Beech forest communities in the Nordic countries – a multivariate analysis. Plant Ecology 140, 203-220
- Dierschke H. 1982. Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. Tuexenia 2, 173-194
- Dierschke H. 1989a. Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 1, 107-147
- Dierschke H. 1989b. Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. Verh. Ges. f. Ökol. 17, 131-143
- Dierschke H. 1990. Species-rich beech woods in mesic habitats in central and western Europe: a regional classification into suballiances. Vegetatio 87, 1-10
- Dierschke H. 1998. Syntaxonomical survey of European beech forests: some general conclusions. Annali di Botanica (Roma) 55, 17-26
- Dierschke H. 2004. Sommergrüne Laubwälder (Quercus-Fageteta s. lat.) in Europa – Einführung und Übersicht. Tuexenia 24, 13-17
- Dierschke H., Bohn U. 2004. Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa. Tuexenia 24, 19-56
- Dorow W.H.O., Flechtner G. 1999. Ergebnisse umfassender Faunenuntersuchungen in montanen Buchenwäldern auf Basalt und Buntsandstein in Hessen. NUA-Serminarber. 4, 176-192
- Dupré C., Wessberg C., Diekmann M. 2002. Species richness in deciduous forests: effects of species-pool and environmental variables. Journal of Vegetation Science 13, 505-516
- Eber S., Brandl R. 1994. Ecological and genetic spatial patterns of *Urophora cardui* (Diptera: Tephritidae) as evidence for population structure and biogeographical processes. Journal of Animal Ecology, 63, 187-199
- Ebert G. 1994. Saturniidae (Pfauenspinner) u. Notodontidae (Zahnspinner). In: Ebert, G. (Hrsg.) Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Bd. 4 Nachfalter II. Stuttgart (Hohenheim)
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Auflage. Stuttgart
- Ewald J. 2003. The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? Folia Geobotanica 38, 357-366
- Falkner G., Kolling M., Kittel K., Strätz C. 2004. Rote Liste gefährdeter Schnecken und Muscheln (Mollusca) Bayerns. In: Bayer. Landesamt für Umweltschutz (Hrsg.) Rote Liste gefährdeter Tiere Bayerns. Schriftenr. Bayer. LfU 166, 337-347
- Finkeldey R., Ziehe M. 2004. Genetic implications of silvicultural regimes. For. Ecol. Manage. 197, 231-244
- Firbas F. 1949. Waldgeschichte Mitteleuropas. Jena
- Flade M. 1994. Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands. Grundlagen für den Gebrauch vogelkundlicher Daten in der Landschaftsplanung. Eching
- Franz H. 1975. Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Betrachtung. Wiesbaden
- Freude H. 1976. Carabidae (Laufkäfer). In: Freude H., Harde K.W., Lohse G.A. (Hrsg.) Die Käfer Käfer Mitteleuropas, Bd. 2. Krefeld
- Freude H., Harde K., Lohse G.A. 1964-1983. Die Käfer Mitteleuropas. Krefeld
- Freund H., Pott R. 2001. Spuren der Siedlungsgeschichte in der Vegetation heutiger Wälder. Siedlungsforschung: Archäologie – Geschichte – Geographie 19, 219-241
- Gailing O., Wuehlisch G. v. 2004. Nuclear markers (AFLPs) and chloroplast microsatellites differ between *Fagus sylvatica* and *Fagus orientalis*. Silvae Genetica 53, 105-110
- Gailing O., Wachter H., Schmitt H.-P., Curtu A.-L., Finkeldey R. 2007. Characterization of different provenances of Slavonian pedunculate oaks (*Quercus robur* L.) in Münsterland (Germany) with chloroplast DNA markers: PCR-RFLPs and chloroplast microsatellites. Allg. Forst- u. Jagdztg. 178, 85-90
- Gailing O., Wachter H., Heyder J., Rogge M., Finkeldey R. 2009. Chloroplast DNA analyses of very old, presumably autochthonous *Quercus robur* L. stands in North Rhine-Westphalia. Allg. Forst- u. Jagdztg. 180, 221-227
- Gercke H. 1986. Der Baum in Mythologie, Kunstgeschichte und Gegenwartskunst. Heidelberg
- Giesecke T., Hickler T., Kunkel T., Sykes M.T., Bradshaw R.H.W. 2007. Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L. J. Biogeogr. 34, 118-131
- Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. 1988. Handbuch der Vögel Mitteleuropas Bd. 1-14. Wiesbaden
- Graff O. 1953. Die Regenwürmer Deutschlands. Hannover
- Grimm G.W., Denk T., Hemleben V. 2007. Coding of intraspecific nucleotide polymorphisms: a tool to resolve reticulate evolutionary relationships in the ITS of beech trees (*Fagus* L., *Fagaceae*). Syst. Biodivers. 5, 291-309
- Großmann M. et al. 2009. Nomination of the „Ancient Beech Forests of Germany“ as extension to the world natural heritage „Primeval Beech Forests of the Carpathians“ (1133). Nomination dossier to the UNESCO for the inscription on the world heritage list ([http://weltnaturerbe-buchenwaelder.de/fileadmin/media/pdf/Nomination\\_Dossier\\_klein.pdf](http://weltnaturerbe-buchenwaelder.de/fileadmin/media/pdf/Nomination_Dossier_klein.pdf))
- Grüger E. 1983. Untersuchungen zur Gliederung und Vegetationsgeschichte des Mittelpleistozäns am Samerberg in Oberbayern. Geologica Bavarica 84, 21-40
- Hacker H. 1998. Schmetterlinge und Sträucher. In: Bayer. Forstverein (Hrsg.) Sträucher in Wald und Flur. Landsberg, 510-521
- Hansen L., Knudsen H. 2000. Nordic macromycetes, Vol. 1: Ascomycetes. Kopenhagen
- Härdtle W., Ewald J., Hölzel N. 2004. Wälder des Tieflandes und der Mittelebige. Stuttgart

- Hasel K., Schwartz E. 2006. Forstgeschichte. 3. Aufl. Remagen
- Hässlein L. 1960. Weichtierfauna der Landschaften an der Pegnitz - Ein Beitrag zur Ökologie und Soziologie niederer Tiere. Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg 29, 1-148
- Hässlein L. 1966. Die Molluskengesellschaften des Bayerischen Waldes und des anliegenden Donautales. Ber. Naturf. Ges. Augsburg 20, 1-177
- Hatziskakis S., Papageorgiou A.C., Gailing O., Finkeldey R. 2009. High chloroplast haplotype diversity in Greek populations of beech (*Fagus sylvatica* L.). Plant Biology 11, 425-433
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405, 907-913
- Hofmann G., Pommer G. 2005. Potentielle Natürliche Vegetation von Brandenburg und Berlin mit Karte 1:200.000. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe 14, 1-311
- Hölzel S. 1957. Die Bodenfauna eines während eines der Eiszeit persistierenden Buchenwaldes am Südhang der Koralle. Carinthia 2, 111-127
- Jalas J., Suominen J. 1976. Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 3. Salicaceae to Balanophoraceae. The Committee for Mapping the Flora of Europe und Societas Biologica Fennica Vanamo. Helsinki
- Jeschke L. 1964. Die Vegetation der Stubnitz (Naturschutzgebiet Jasmund auf der Insel Rügen). Natur u. Naturschutz Mecklenb. 2, 1-154
- Kennedy C.E.J., Southwood T.R.E. 1984. The number of species of insects associated with british trees: a reanalysis. J. Anim. Ecol. 53, 455-478
- Knapp H.D. 1979/80. Geobotanische Studien an Waldgrenzstandorten des herzynischen Florengbietes. Flora 168, 276-319; 468-510; Flora 169, 177-215.
- Knapp H.D. 1987. Waldvegetationsformen auf Mineralbodenstandorten im pleistozänen Tiefland der DDR. Wiss. Mitt. Inst. Geogr. Geoökol. Leipzig 24, 19-104
- Knapp H.D. 2008a. Gedanken über sommergrüne Breitlaubwälder. Feddes Repertorium 119, 526-542
- Knapp H.D. 2008b. Naturerbe Buchenwälder. Situationsanalyse und Handlungserfordernisse. BfN-Skripten 240, 1-49
- Knapp H.D., Nickel E., Plachter H. 2007. Buchenwälder – ein europäischer Beitrag zum Waldarbeitsprogramm der CBD. Natur und Landschaft 82, 386-390 [2008 auch in Engl.: Beech forests – a European contribution to the CBD's Expanded Programme of Work on Forest Biological Diversity. BfN-Skripten 233, 7-13]
- Kobel-Lamparski A., Lamparski F. 1989. Der Badische Regenwurm – *Lumbricus badensis* – und andere bemerkenswerte Regenwürmer aus dem Belchengebiet. Natur- u. Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ. 13, 891-905
- Koch K. 1989a. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie, Bd. 1, Carabidae bis Staphylinidae. Krefeld
- Koch K. 1989b. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie, Bd. 2, Pselaphidae bis Lucanidae. Krefeld
- Koch K. 1992. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie, Bd. 3, Cerambycidae bis Curculionidae. Krefeld
- Kochaniewicz G. 2006. Epiphytische Moose und Flechten auf Buche, Tanne und Fichte im Südschwarzwald unter dem Einfluss von Klima und Bewirtschaftung. Dissertation, Waldbau-Institut Universität Freiburg. <http://www.freidok.uni-freiburg.de/volltexte/4152/>
- Kölling C., Dietz E., Falk W., Mellert K.-H. 2009. Provisorische Klima-Risikokarten als Planungshilfe für den klimagerechten Waldumbau in Bayern. Forst und Holz 64, 40-47
- Koenigswald W. v. 2002. Lebendige Eiszeit - Klima und Tierwelt im Wandel. Darmstadt
- Konnert M., Ziehe M., Tröber U., Maurer W., Janßen A., Sander T., Hussen-dörfer E., Hertel H. 2000. Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland: Gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. Forst und Holz 55, 403-408
- Korpel S. 1992. Ergebnisse der Urwaldforschung für die Waldbewirtschaftung im Buchenökosystem. Allg. Forstz. 47, 1148-1152
- Köstler J. 1934. Geschichte des Waldes in Altbayern. München
- Krieglsteiner G.J. 2000. Die Großpilze Baden-Württembergs, Bd. 1. Stuttgart
- Krieglsteiner G.J. 2001. Die Großpilze Baden-Württembergs, Bd. 3. Stuttgart
- Krieglsteiner L. 1999. Pilze im Naturraum Mainfränkische Platten und ihre Einbindung in die Vegetation. Regensb. Mykol. Schr. 9, 1-905
- Küster H. 1998. Geschichte des Waldes. München
- Kutschera U., Elliott J.M. 2010. Charles Darwin's observations on the behaviour of earthworms and the evolutionary history of a giant endemic species from Germany, *Lumbricus badensis* (Oligochaeta: Lumbricidae). Applied and Environmental Soil Science 2010, Article ID 823047, 11 pages doi:10.1155/2010/823047
- Lamparski F. 1985. Der Einfluss der Regenwurmart *Lumbricus badensis* auf Waldböden im Südschwarzwald. Freiburger Bodenkundliche Abhandlungen 15, 1-205
- Lang G. 1990. Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. 2. Aufl. Stuttgart
- Lang G. 1994. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Jena
- Lawton J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Annual Review of Entomology 28, 23-40
- LFE (Landesforstanstalt Eberswalde) 2007. Naturschutz in den Wäldern Brandenburg, Eberswalder Forstliche Schriftenreihe 27, 103
- Liss B.M. 1988. Der Einfluss von Weidevieh und Wild auf die natürliche und künstliche Verjüngung im Bergmischwald der ostbayerischen Alpen. Forstwiss. Cbl. 107, 14-25
- Litt T., Schölzel C., Kühl N., Brauer A. 2009. Vegetation and climate history in the Westeifel Volcanic Field (Germany) during the past 11.000 years based on annually laminated lacustrine maar sediments. Boreas 38, 679-690
- Magri D. 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). Journal of Biogeography 35, 450-463
- Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömöry D., Latalowa M., Litt T., Paule L., Roure J.M., Tantau I., van der Knaap W.O., Petit R.J., de Beaulieu J.-L. 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. New Phytol. 171, 199-221
- Mai H.D. 1995. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Jena
- Mayewski P.A., Rohling E.E., Stager J.C., Karlén W., Maasch K.A., Meeker L.D., Meyerson E.A., Gasse F., van Kreveland S., Holmgren K., Lee-Thorp J., Rosqvist G., Rack F., Staubwasser M., Schneider R.R., Steig E.J. 2004. Holocene climate variability. Quaternary Research 62, 243-255
- Meinhardt U. 1986. Alles über Regenwürmer. Stuttgart
- Meyer P., Tabaku V., Lüpke B. v. 2003. Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder – Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. Forstw. Cbl. 122, 47-58
- Meyer P., Bücking W., Gehlhar U., Schulte U., Steffens R. 2007. Das Netz der Naturwaldreservate in Deutschland: Flächenumfang, Repräsentativität und Schutzstatus im Jahr 2007. Forstarchiv 78, 188-196
- Michaelsen W. 1903. Die geographische Verbreitung der Oligochaeten. Berlin
- Michaelsen W. 1907. Zur Kenntnis der deutschen Lumbricidenfauna. Mitt. Naturhist. Museum Hamburg 24, 191
- Moritz G. 2006. Thripse: Fransenflügler, Thysanoptera. Hohenwarsleben
- Mršić N., 1991. Monograph on earthworms (Lumbricidae) of the Balkans I-II, Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Ljubljana
- Müller J. 2005. Waldstrukturen als Steuerungsgröße für Artengemeinschaften in kollinen bis submontanen Buchenwäldern. Dissertation TU München, Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan, 1-235 (<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn:nbn:de:bvb:91-diss20060110-1333328043>)
- Müller J., Bußler H., Dorka V. 2005a. Pădurile din Carpați pot servi drept referință pentru pădurile virgine din Europa Centrală - o dovedesc coleopterele xilobionte. Sănătateaplantelor 81, 48-50
- Müller J., Bußler H., Bense U., Brustel H., Flechtner G., Fowles A., Kahlen M., Möller G., Mühle H., Schmid J., Zabransky P. 2005b. Urwald relict species – Saproxyllic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. Urwaldrelikt-Arten – Xylobionte Käfer als Indikatoren für Strukturqualität und Habitattradition. Waldökologie online 2, 106-113
- Müller J., Strätz C., Hothorn T. 2005c. Habitat factors for land snails in European beech forests with special focus on coarse wood debris. Eur. J. Forest Res. 124, 233-242
- Müller J., Bußler H., Utschick H. 2007. Wie viel Totholz braucht der Wald? Ein wissenschaftsbasiertes Konzept gegen den Artenschwund der Totholzzönosen. Naturschutz und Landschaftsplanung 39, 165-170
- Müller J., Pöllath J., Moshammer R., Schröder B. 2009. Predicting the occurrence of Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* on a regional scale, using forest inventory data. For. Ecol. Manage. 257, 502-509
- Müller T. 1989. Die artenreichen Rotbuchenwälder Süddeutschlands. Be-

- richte der Reinh.-Tüxen-Ges. 1, 149-163
- Müller T. 1992. *Fagion sylvaticae* Luquet 26. In: Oberdorfer E. (Hrsg.) Süd-deutsche Pflanzengesellschaften 4: Wälder und Gebüsch. Jena, 193-249
- Müller-Kroehling S. 2008. Ureinwohner mit Wohnungsnotstand: der Veilchenblaue Wurzelhals-Schnellkäfer (Serie FFH-Arten, Teil 12). AFZ/ DerWald 63, 195
- Müller-Kroehling, S. 2009. Endemische Laubwald-Laufkäfer in Bayerischen Buchenwäldern. LWF Wissen 61, 57-66
- Müller-Starck G. 1985. Genetic differences between „tolerant“ and „sensitive“ beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an environmentally stressed adult forest stand. *Silvae Genetica* 34, 241-247
- Neft R. 2006. Biotopbäume und Totholz im bayerischen Staatswald schützen, erhalten und fördern. Bayerische Staatsforsten stellen Totholz- und Biotopbaumkonzept vor. LWF aktuell 55, 28-30
- Nickel H. 2003. The leafhoppers and planthoppers of Germany (Hemiptera, Auchenorrhyncha): patterns and strategies in a highly diverse group of phytophagous insects. Sofia and Moscow
- Niggemann S., Mangini A., Richter D.K., Wurth G. 2003. A paleoclimate record of the last 17,600 years in stalagmites from the B7 cave, Sauerland, Germany. *Quaternary Science Reviews* 22, 555-567
- Paillé Y., Bergès L., Hjältén J., Ódor P., Avon C., Bernhardt-Römermann M., Bijlsma R.-J., De Bruyn L., Fuhr M., Grandin U., Kanka R., Lundin L., Luque S., Magura T., Matesanz S., Mészáros L., Sebastià M.-T., Schmid W., Standovář T., Tóthmérész B., Uotila A., Valladares F., Vellak K., Virtanen R. 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101-112
- Papageorgiou A.C., Vidalis A., Gailing O., Tsiripidis I., Hatziskakis S., Boutsiou S., Galatsidas S., Finkeldey R. 2008. Genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Rodopi (NE Greece). *Eur. J. Forest Res.* 127, 81-88
- Pasinelli G. 2000. Oaks (*Quercus* sp.) and only oaks? Relations between habitat structure and home range size of the middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*). *Biological Conservation* 93, 227-235
- Passarge H., Hofmann G. 1968. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. II. Pflanzensoziologie 16, 1-298
- Perel T.S. 1979. Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna. Moscow
- Petit R., Aguinagalde I., Beaulieu J., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Müller-Starck G., Demesure-Musch B., Palmé A., Martín, J.P., Rendell S., Vendramin G.G. 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300, 1563-1565
- Philippi G. 2007. Moosflora und Moosvegetation von Bannwäldern im Kraichgau und Stromberg (Südwestdeutschland). *Carolinea* 65, 15-43
- Pizolotto, R., Brandmayr, P. 1990. The carabid groupings of the Nebrodi mountains in Sicily: ecological and historical indicators. In: Stork, N.E. (ed.) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept, Andover, 201-207
- Plachter H., Hoffmann A., Panek N., Schmidt P.A. 2007. Europäische Rotbuchenwälder als Naturstätte auf der Welterbeliste der UNESCO. In: Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.) Natur und Landschaft 82, 446-450
- Plisko J.D. 1973. Lumbricidae. Dzdżownice (Annelida: Oligochaeta). Warszawa
- Pop A.A., Pop V.V., Wink M., Csuzdi C. 2008. Molecular taxonomy and phylogeny of the genera *Octolasion* Örley, 1885, *Octodrilus* Omodeo, 1956 and *Octodriloides* Zicsi, 1986 (Oligochaeta, Lumbricidae) based on nucleotide sequences of mitochondrial 16S and COI DNA genes. In: Pavlíček, T. und Cardet, P. (eds.) Advances in Earthworm Taxonomy III (Annelida: Oligochaeta). Nicosia, 109-128
- Pop A.A., Pop V.V., Csuzdi C., 2010. Significance of the Apuseni Mountains (the Carpathians) in the origin and distribution of the Central European earthworm fauna (Oligochaeta: Lumbricidae). In: Pavlíček T., Cardet P., Coşkun Y., Csuzdi C. (eds.) Advances in Earthworm Taxonomy IV (Annelida: Oligochaeta). Zoology in the Middle East, Supl. 2, 89-110
- Pop V. 1947. Die Lumbriciden der Ostalpen. *Anal. Acad. Romane, Mem. Sect. Srt., Ser 3, Tom, 22, Mem. 3, 1-47, 85-133*
- Pop V. 1948. [Regenwürmer Rumäniens]. *Anal. Acad. R. P. Romania, Sect. Geol. Geogr. Biol., Ser. A, 1, 1-124* [in Rumänisch]
- Pop V.V. 1982. On the Earthworm Fauna of the Carpathian Beech Forests. In: Preda V., Boscaiu N. (eds.) Les Hêtres carpathiques. Leur signification biohistorique et éco-protectrice. Cluj-Napoca: Academia R. S. Romania, Sous-commission pour la protection des monuments de la nature, 327-341
- Pop V.V. 1989. Studies on the genus *Octodrilus* Omodeo, 1956 (Oligochaeta, Lumbricidae) from the Apuseni Mountains (the Carpathians, Romania). I. Description of new taxa. *Trav. Mus. Hist. Nat. Gr. Antipa*, Bucharest. 30, 193-221
- Pop V.V. 1994. On speciation in the genus *Octodrilus* Omodeo, 1956 (Oligochaeta, Lumbricidae). *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.* 89, 37-46
- Pop V.V. 1997. Earthworm-Vegetation-Soil Relationships in the Romanian Carpathians. *Soil Biol. Biochem.* 29, 223-229
- Pop V.V. 2000. Endemische Regenwürmer (Lumbricidae, Oligochaeta) in Siebenbürgen. In: Heltmann H., Killyen H. v. (Hrsg.) Naturwissenschaftliche Forschungen über Siebenbürgen VI. Beiträge zur Geographie, Botanik, Zoologie und Paläontologie. Siebenbürgischer Archiv Band 36, 211-218
- Pop V.V., Pop A.A. 2004. A comprehensive study of the taxonomy and ecology of the lumbricid earthworm genus *Octodrilus* from the Carpathians. In: Edwards C.E. (ed.) Earthworm ecology. Second Ed. CRC Press Boca Raton, London, New York, Washington, D.C., 115-141
- Pott R. 2000. Die Entwicklung der europäischen Buchenwälder in der Nach-eiszeit. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* 18, 49-75
- Pott R. 2003. Biodiversität kulturhistorischer Wälder in Mitteleuropa. In: Colantonio-Venturelli R. (ed.) Paessaggio culturale e biodiversità, Menaggio, 17-45
- Puntillo D. 1996. I Licheni di Calabria. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, Monografie 22, 1-229
- Rassi P. 1993. Frequency score of Coleoptera in Finland 1.1.1960-1.1.1990. WWF Report no. 6, Helsinki
- Reif A., Walentowski H. 2008. The assessment of naturalness and its role for nature conservation and forestry in Europe. *Waldökologie online* 6, 63-76
- Renssen H., Seppä H., Heiri O., Roche D.M., Goosse H., Fichefet T. 2009. The spatial and temporal complexity of the Holocene thermal maximum. *Nature Geoscience* 2, 411-414
- Rizun V., Chumak V. 2003. Carabid Beetle Communities (Coleoptera, Carabidae) in virgin beech forests of the Ukrainian Carpathians. *Vestnik zoologii. Suppl.* N 16, 114-120
- Rodwell J.S. 1991. British plant communities. 1. Woodlands and scrub. Cambridge
- Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Mucina L., Pignatti S., Dring J., Moss D. 2002. The Diversity of European Vegetation. An overview of phytosociological alliances and their relationships to EUNIS habitats. *Rapp. EC-LNV 2002/054*, 1-168
- Röhe P. 2003. Naturnahe Buchenwirtschaft im Landeswald Mecklenburg-Vorpommern. *Forst und Holz* 58, 440-445
- Rosenzweig M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge
- Roth C. 1932. Beobachtungen und Aufnahmen in Buchen-Urwäldern der Wald-Karpaten. *Schweiz. Z. Forstwes.* 83, 1-13
- Rüetschi J. 1999. Weichtiere in Schweizer Eschenwäldern. *Umweltmaterialien* Nr. 102, Natur und Landschaft/Wald, 1-62
- Scherzinger W. 1996. Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. Praktischer Naturschutz. Stuttgart
- Schmidt W. 1998. Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder. Kritische Anmerkungen zum Mosaik-Zyklus-Konzept. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 30, 242-249
- Schmutterer H. 2008. Die Schildläuse: Coccina. Hohenwarsleben
- Schubert R. 1972. Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teils der DDR III. Wälder. *Hercynia* N.F. 9, 106-136
- Schuhwerk F. 1986. Kryptogamengemeinschaften in Waldassoziationen – ein methodischer Vorschlag zur Synthese. *Phytocoenologia* 14, 79-108
- Schulze E.D., Hessenmöller D., Seele C., Wäldchen J., Lüpke N. v. 2010. Die Buche: eine Kultur- und Wirtschaftsgeschichte. Biologie in unserer Zeit. Im Druck
- Schumacher H. 2005. Zum Einfluss forstlicher Bewirtschaftung auf die Avifauna von Rotbuchenwäldern im nordostdeutschen Tiefland. Diss. Georg-August-Universität Göttingen
- Seppä H., Birks H.J.B. 2001. July mean temperature and annual precipitation trends during the Holocene in the Fennoscandian tree-line area: pollen-based climate reconstructions, *The Holocene* 11, 527-539
- Sitte P., Weiler E.W., Kadereit J.W., Bresinsky A., Körner C. 2002. Strasburger – Lehrbuch der Botanik. Heidelberg
- Southwood T.R.E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30, 1-8
- Spangenberg A. 2001. *Carpino-Fageteta*. In: Berg C., Dengler J., Abdank A.

- (Hrsg.) Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung, Tabellenband. Jena, 257-270
- Spangenberg A. 2004. *Carpino-Fageteta* Passarge und G. Hofmann 1968. Edellaubholz- und Buchen-Wälder mäßig nährstoffarmer bis nährstoffreicher Standorte. In: Berg C., Dengler J., Abdank A., Isermann M. (Hrsg.) Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung, Textband. Jena, 477-492
- Strong D.R., Lawton J.H., Southwood R. 1984. Insects on plants. Oxford
- Šustek Z. 1984. The bioindicative and prognostic significance of sex ration in Carabidae (Insecta, Coleoptera). *Ekológia (CSSR) Bratislava* 3, 3-22
- Suza J. 1933. Ozeanische Züge in der epiphytischen Flechtenflora der Ostkarpaten (CSR) bzw. Mitteleuropas. *Věstník Královské České Společnosti Nauk. Trída 2*, 1-43
- Suza, J. 1943. [Zur Kenntnis des Vorkommens und der Verbreitung einiger Flechten-Epiphyten in den Karpaten]. *Věstník Královské České Společnosti Nauk. Trída matemat.-přírodověd.*, 1-59 [in Tschechisch]
- Tabaku V., Meyer P. 1999. Lückmuster albanischer und mitteleuropäischer Buchenwälder unterschiedlicher Nutzungsintensität. *Forstarchiv* 70, 87-97
- Tinner W., Lotter A.F. 2003. Holocene Expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quaternary Science Reviews* 25, 526-549
- Velle G., Larsen J., Eide W., Peglar S.M., Birks J.H.B. 2005. Holocene environmental history and climate of Råtåsjøen, a low-alpine lake in south-central Norway. *J Paleolimnol* 33, 129-153
- Vettori C., Vendramin G.G., Anzidei M., Pastorelli R., Paffetti D., Giannini R. 2004. Geographic distribution of chloroplast variation in Italian populations of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Theor. Appl. Genet.* 109, 1-9
- Vigna Taglianti A., De Felici S. 1994. Ground beetle communities in Central Apennines beech woods. In: Desender K., Dufrière M., Loreau M., Luff M.L., Maelfait J.-P. (eds.) *Carabid beetles: ecology and evolution*. Dordrecht, 71-78
- Voigt R., Grüger E., Baier J., Meischner D. 2008. Seasonal variability of Holocene climate: a palaeolimnological study on varved sediments in Lake Jues (Harz Mountains, Germany). *Journal of Paleolimnology* 40, 1021-1052
- Vornam B., Decarli N., Gailing O. 2004. Spatial distribution of genetic variation in a natural beech stand (*Fagus sylvatica* L.) based on microsatellite markers. *Conservation Genetics* 5, 561-570
- Wachmann E., Melber A., Deckert J. 2004-2008. Wanzen Band 1-4. Die Tierwelt Deutschlands. Kelttern
- Walentowski H., Winter S. 2007. Naturnähe im Wirtschaftswald – was ist das? *Tuexenia* 27, 19-26
- Walentowski H., Zehm A. 2010. Reliktische und endemische Gefäßpflanzen im Waldland Bayern – eine vegetationsgeschichtliche Analyse zur Schwerpunktsetzung im botanischen Artenschutz. *Tuexenia* 30, 59-81
- Walentowski H., Ewald J., Fischer A., Kölling C., Türk W. 2006. Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns, 2. Aufl. Freising
- Wanner H., Beer J., Büttikofer J., Crowley T.J., Cubasch U., Flückiger J., Goussé H., Grosjean M., Joos F., Kaplan J.O., Küttel M., Müller S., Prentice I.C., Solomina O., Stocker T.F., Tarasov P., Wagner M., Widmann M. 2008. Mid- to late-Holocene climate change – an overview. *Quat. Sci. Rev.* 27, 1791-1828
- Weiss S. 2003. Erlenwälder als bisher unbeachteter Lebensraum des Mittelspechts *Dendrocopos medius*. *Vogelwelt* 124, 177-192
- Wilcke D.E. 1967. Oligochaeta. In: Brohmer P. (Hrsg.) Die Tierwelt Mitteleuropas. Band I/7. Leipzig
- Willis K.J. 1994. The vegetational history of the Balkans. *Quat. Sci. Rev.* 13, 769-788
- Willner W. 2002. Syntaxonomische Revision der südmitteleuropäischen Buchenwälder. *Phytocoenologia* 32, 337-453
- Willner W., Grabherr G. 2007. Die Wälder und Gebüsche Österreichs. Ein Bestimmungswerk mit Tabellen. 1. Textband, 2. Tabellenband. München
- Willner W., Moser D., Grabherr G. 2004. Alpha and beta diversity in Central European beech forests. *Fitosociologia* 41, suppl. 1, 15-20
- Willner W., Di Pietro R., Bergmeier E. 2009. Phytogeographical evidence for post-glacial dispersal limitation of European beech forest species. *Ecography* 32, 1-8
- Wilmanns O. 1958. Zur standörtlichen Parallelisierung von Epiphyten- und Waldgesellschaften. Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland 17, 11-19
- Wilmanns O. 1962. Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland 21, 87-164
- Winter S. 2005. Ermittlung von strukturellen Indikatoren zur Abschätzung des Einflusses forstlicher Bewirtschaftung auf die Biozönosen von Tief- und Buchenwäldern. Dissertation TU Dresden
- Winter S., Flade M., Schumacher H., Kerstan E., Möller G. 2005. The importance of near natural stand structures for the biocoenosis of lowland beech forests. *For. Snow Lansc. Res.* 79, 127-144
- Wirth V. 2008. Rote Liste und Artenverzeichnis der Flechten Baden-Württembergs. *Naturschutz-Praxis, Artenschutz* 13, 1-64
- Wirth V., Hauck M., De Bruyn U., Schiefelbein U., John V., Otte V. 2009. Liste der in Deutschland vorkommenden Flechten mit Verbreitungsschwerpunkt im Wald. *Herzogia* 22, 79-107
- Wrzesinsky, T., Thalmann, E., Burkard, R., Eugster, W., Klemm, O. 2001. Fog deposition of nutrients and pollutants to a montane forest site. Proceedings of the Second International Conference on Fog and Fog Collection, St. John's, Canada, 15-20 July 2001, 169-172
- Zajonc, I. 1965. Beitrag zur Frage der endemischen Arten von Regenwürmern (Oligochaeta, Lumbricidae) in Karpatengebiet. Informationsbericht d. Landw. Hochschule, Nitra Biol. Grundlagen d. Landw. 1-4, 73-87
- Zajonc I. 1967. Contribution à l'étude de la dynamique saisonnière et la biologie de l'activité soliforme des lombrics dans les bois de hêtre des Carpathes. *Acta Fytotechnica, Univ. Agr. Nitra, Czechoslovakia* 15, 141-153
- Zajonc I. 1981. Dazdoky (Oligochaeta: Lumbricidae) Sloveska. Bratislava
- Zicsi A. 1968. Zusammenfassendes Verbreitungsbild der Regenwürmer auf Grund der Boden- und Vegetationsverhältnisse Ungarns. *Opuscula Zoologica, Budapest* 8, 99-164
- Zicsi A. 1969. Neue Regenwurm-Arten (Lumbricidae) aus den österreichischen Karawanken. *Opuscula Zoologica Budapest* 9, 359-370
- Zicsi A. 1971. Regenwürmer aus dem Tessin sowie Bemerkungen über die meroandrischen Formen der Untergattung *Octodrilus* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 17, 219-231
- Zicsi A. 1986. Über die taxonomischen Probleme der Gattung *Octodrilus* Omodeo, 1956 und *Octodriloides* gen. n. (Oligochaeta: Lumbricidae). *Opuscula Zoologica Budapest* 22, 103-112
- Zicsi A. 1994. Die Regenwürmer Österreichs (Oligochaeta: Lumbricidae) mit Bestimmungstabellen der Arten. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich*, 131, 37-74
- Zicsi A., Pop V.V. 1984. Neue Regenwürmer aus Rumänien (Oligochaeta, Lumbricidae). *Acta Zool. Hungarica* 30, 241-248

