©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen
Band 20/21, S. 275–337, 1995

Biozönotische Untersuchungen in Hudelandschaften Nordwestdeutschlands – Grundlagen und erste Ergebnisse –+

Thorsten Aßmann & Anselm Kratochwil[1]
unter Mitarbeit von Anja Niemann und Elke Vossel

Kurzfassung: Hudelandschaften stellen im nordwestdeutschen Tiefland Lebensräume besonders hoher biologischer Diversität dar. Während einer über lange Zeiträume andauernden extensiven Bewirtschaftung durch den Menschen entstand ein vielfältiges Mosaik unterschiedlicher Vegetationseinheiten. Die von geobotanischer Seite gut untersuchten Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe bieten sich als Objekte biozönologischer Forschung an. Von besonderer wissenschaftlicher Bedeutung ist das Studium von Reliktarten-Gemeinschaften alter Wälder. Unter den Carabiden, Chilopoden und Limaciden können Reliktarten benannt werden. Freilandexperimente zum Ausbreitungsverhalten und populationsgenetische Untersuchungen an Carabiden wurden durchgeführt, um Unterschiede zwischen einer Reliktart und einer weit verbreiteten Art untersuchen zu können. Strukturreiche, ehemalige Hudewälder besitzen im Vergleich zu den strukturarmen Wirtschaftshochwäldern unterschiedliche Artengemeinschaften an Chilopoden, Diplopoden und Carabiden. Die Hudelandschaften weisen eine Reihe von Teil-Lebensräumen auf, die heute landesweit hochgradig gefährdet sind. Hierzu gehören z.B. die Tot- und Altholzbestände, die durch besonders typische Zersetzer-Gemeinschaften unter den Arthropoden charakterisiert sind; auch diese sind Gegenstand unserer biozönologischen Untersuchungen. Ein Schwerpunkt unserer Forschung liegt in der Charakterisierung einzelner Zoo-Taxozönosen (Coleoptera, Lepidoptera, Diptera, Orthoptera) auf der Basis des pflanzensoziologischen Rasters. Im Bereich der Ornithofauna haben wir uns bisher intensiver mit den Meisen-Gemeinschaften ausgewählter Hudegebiete befaßt und die verschiedenen Bindungsgrade an spezifische Ressourcen der Standorte analysiert. Im Rahmen dieser Arbeit wird gezeigt, daß die Erforschung von Biozönosen unter Landschaftsbezug und unter Berücksichtigung von Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexen wichtige Ergebnisse liefert. Im Falle der Hudelandschaften kommt auch kulturgeschichtlichen Zusammenhängen eine große Bedeutung für das Verständnis des Aufbaues solcher Ökosysteme zu.

Abstract: In North-West Germany grazed woodland landscapes represent ecosystem complexes of especially high biological diversity. Owing to a long-lasting extensive management, a diverse mosaic of different vegetation structures has developed. Plant communities and vegetation complexes which have been well investigated by geobotanists are suitable subjects for biocoenological research. The study of relic communities of ancient woodlands is of particular scientific importance. Among Carabidae, Chilopoda, and Limacidae, relic species can be named. Outdoor experiments concerning spreading characteristics as well as population genetical investigations were performed to study differences between a relic species and a wide-spread species. Former grazed woodlands diverse in structures possess different coenoses in Chilopoda, Diplopoda, and Carabidae, contrary to the economically used high forests which are poor in structures (planted even-aged stands). The grazed woodland landscapes contain a number of species and biotopes which are today extremely endangered throughout the country. One example for this is the stock of dead and old wood which is characterized by particularly typical decomposing communities among the Arthropoda; this is also investigated by us. One main focus of our research lies in the characterisation of specific zoo-taxocoenoses (Coleoptera, Lepidopt-

Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für Biologisch-Ökologische Landeserforschung, ABÖL, Nr. 109, Münster. Gefördert mit Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen.
Meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. G. Osche, Freiburg gewidmet.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

era, Diptera, Orthoptera) on the basis of the phytosociological system. In the field of ornithofauna, we have dealt more intensively with the titmouse communities of selected grazed woodland areas and have analysed the different levels of binding to specific resources of the sites. In the frame of this work we show that the analysis of biocoenoses – in view of the landscape, plant communities and vegetation complexes – leads to important results. In the case of woodland pasture landscapes, the historico-cultural influences are highly important in order to comprehend the structure of such ecosystems.

Key words: grazed woodland ecosystems, relation fauna/vegetational complexes, research concept, ancient woodlands, relict fauna, Coleoptera, enclosure, power of dispersal, Chilopoda, Diplopoda, titmouses

Autoren:
Dr. Th. Aßmann, Prof. Dr. A. Kratochwil, Fachgebiet Ökologie, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück, Barbarastraße 11, D-49069 Osnabrück.

Inhalt

1	Einleitung.	277
2	Einige grundsätzliche Anmerkungen zur biozönologischen Arbeitsweise	279
3	Vegetationskomplexe in den untersuchten Hudelandschaften	281
3.1	Die potentielle natürliche Vegetation und die hudebedingten Ersatzgesellschaften	281
3.2	Der Eichen-Birkenwald-Vegetationskomplex	282
3.3	Der Buchen-Eichenwald-Vegetationskomplex	285
3.4	Der Eichen-Hainbuchen-Vegetationskomplex.	286
3.5	Auen-Vegetationskomplexe.	287
4	Fragestellung und Zielsetzung unserer Forschung in den Hudelandschaften Nordwestdeutschlands	287
5	Biozönologische Untersuchungen in Hudelandschaften.	289
5.1	Reliktarten und Reliktarten-Gemeinschaften alter Wälder	289
5.1.1	Beispiele für Reliktarten alter Wälder	289
5.1.2	Reliktarten-Gemeinschaften von Hudewald-Standorten im Vergleich zum Wirtschaftshochwald	303
5.2	Coleopteren-Zönosen charakteristischer Landschafts-Strukturen	311
5.2.1	Xylobionten-Synusien.	311
5.2.2	Coleopteren-Zönosen unterschiedlicher Offenland-Standorte	312
5.3	Hudelandschaften, ihre Bedeutung für die Ornithofauna.	315
5.3.1	Einführung	315
5.3.2	Die Bindung der Weiden- und Schwanzmeise (*Parus montanus*, *Aegithalos caudatus*) an den Wacholder (*Juniperus communis*).	318
5.3.3	Die Bedeutung hudespezifischer Baumarten und -strukturen für Ganzhöhlenbrüter	323
5.3.4	Die unterschiedlichen Nahrungshabitate in verschiedenen Landschaften	325
6	Ausblick und Dank.	329
	Literatur.	330

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

1 Einleitung

Im nordwestdeutschen Tiefland zählen Hudelandschaften zu den Lebensräumen höchster biologischer Diversität, dies gilt sowohl auf Artniveau (α-Diversität) als auch auf Zönosen-Ebene (β-Diversität). Ihre Entstehung verdanken sie der langen, teilweise über mehrere Jahrtausende währenden extensiven Bewirtschaftung durch den Menschen, im wesentlichen seiner Weide- (= Hude-) Wirtschaft. Nach pollenanalytischen Befunden dürfte sich die Dauer der Waldhude allein über einen Zeitraum von ca. 5000 Jahren erstreckt haben (Pott & Hüppe 1991). Somit geben in ihrem besonderen Strukturreichtum und ihrem charakteristischen Pflanzen- und Tierartengefüge viele, heute unter Naturschutz stehende Gebiete mit Hudelandschafts-Charakter (Pohl 1975, 1983, Runge 1992) ein Abbild und ein Zeugnis der landschaftsgestaltenden Wirkung dieser für Nordwestdeutschland kulturhistorisch bedeutsamen Form der Landnutzung.

Das Landschaftsbild, wie es sich uns heute zeigt, spiegelt die unterschiedliche Art und Weise, Dauer und Intensität extensiver Nutzung wider. Besonders typisch ist der sich dem Besucher vermittelnde Eindruck einer „Parklandschaft" (Abb. 1). Sie setzt sich zusammen aus einem Mosaik vegetationsfreier oder -armer Dünen, grasreicher offener Triften, aus Staudensäumen, reichgegliederten Waldmänteln, eingesprengt sind dazwischen Einzelbäume und Baumgruppen unterschiedlicher Ausdehnung.



Abb. 1: Die „Haselünner Kuhweide"erweckt in besonders bezeichnender Art und Weise den Charakter einer „Parklandschaft". Auf Querco-Ulmetum-Standorten finden sich heute großflächig Weide-Gesellschaften, eingesprengt sind Wacholder-Gebüsche, die in einigen Bereichen des Gebietes besonders großflächige Bestände bilden. Kulissenartig stocken lückige Eichenwäldchen, vorgelagert sind Strauchmäntel. Tiefer liegende lehmige und feuchte Flutmulden verzahnen sich hier mosaikartig mit höher gelegenen sandigen Terrassen. Foto Kratochwil.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

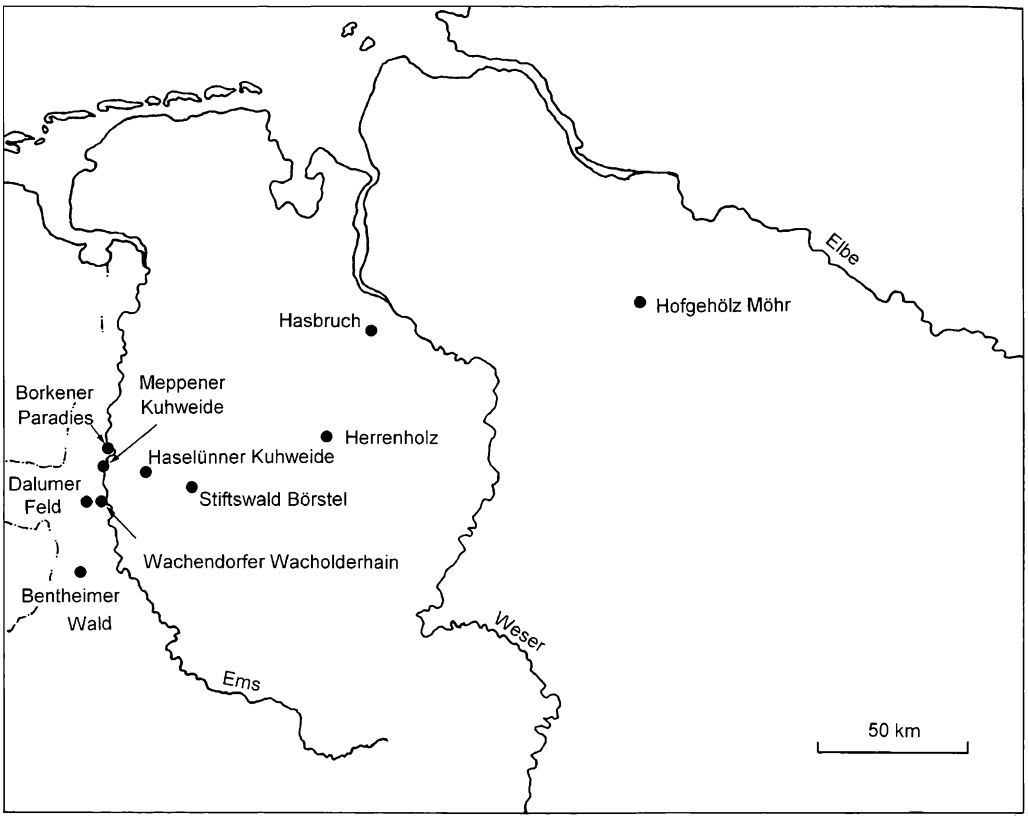


Abb. 2: Lage unserer Untersuchungsgebiete in Nordwestdeutschland.

Bezeichnend sind ferner lückige Waldgesellschaften mit einem hohen Anteil besonders charakteristischer Baum-Individuen, die häufig Zeichen und Merkmale der einstigen Hude tragen: Kappungsformen, Schneitelmale, Verbißmarken und Verbißteller (s. Burrichter 1984, Burrichter & Pott 1983, vgl. auch Kap. 5.1.2).

Die große biologische Vielfalt der Hudelandschaften Nordwestdeutschlands ist aus geobotanischer und landschaftsökologischer Sicht durch Untersuchungen von Burrichter und seinen Schülern inhaltsreich dokumentiert worden (z.B. Burrichter 1970, 1977, 1988, Burrichter et al. 1980, Pott 1983, 1990, Pott & Burrichter 1983). Eine umfassende Monographie über die „Hudelandschaften Nordwestdeutschlands" legten Pott & Hüppe (1991) vor. Auf der Basis einer solchen grundlegenden Analyse, wie sie von geobotanischer Seite vorgenommen wurde, kann auch eine erfolgversprechende biozönologische Forschung einsetzen. Wir beschränken uns hierbei zunächst nur auf Tiefland-Standorte und klammern die von Pott & Hüppe (1991) randlich berücksichtigten Mittelgebirgslagen (westfälische Hügel- und Berglandschaften, Ravensberger Hügelland, das Weser- und Wiehengebirge sowie die Sand- und Kalkstein-Züge des Teutoburger Waldes und des Eggegebirges) aus. Die von uns untersuchten und im Text erwähnten Gebiete sind in der Abb. 2 dargestellt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Im folgenden seien zunächst einige grundsätzliche Gesichtspunkte zur biozönologischen Arbeitsweise vorangestellt. Da das Grundmuster der Vegetationszusammensetzung einschließlich ihres Entwicklungspotentials durch die jeweils herrschenden Standortsbedingungen vorgegeben ist, bieten sich als Gliederungsschema oder Matrix für biozönologische Zusammenhänge am besten die pflanzensoziologisch charakterisierten Vegetationskomplexe an, die als eindeutig unterscheidbare Landschaftstypen präzise voneinander differenziert werden können (Kratochwil 1987, 1991, Schwabe 1988, 1990). Sie sind der Schlüssel für viele biozönologische Gesetzmäßigkeiten, wie wir sie auch hier am Beispiel einzelner Zoozönosen in Hudelandschaften zeigen möchten. Aus diesem Grund werden zunächst in einem eigenen Kapitel diejenigen Landschaftstypen vorgestellt, in denen unsere biozönologischen Untersuchungen durchgeführt wurden.

In Anschluß daran seien Fragestellungen und Zielsetzungen unserer Forschung in Hudelandschaften vorgestellt. Es folgen dann ausgewählte Beispiele zu den Themen:

- Reliktarten und Reliktarten-Gemeinschaften unter ausgewählten Tiergruppen (Carabidae, Chilopoda, Limacidae, Amphibia); Kap. 5.1.1.
- Die Struktur von Hudewald-Standorten und ihr Einfluß auf die Zusammensetzung von Zönosen (Carabidae, Chilopoda, Diplopoda); Kap. 5.1.2.
- Coleopteren-Zönosen charakteristischer Hudewald-Strukturen (Xylobionten-Gemeinschaften, Käfergemeinschaften an Offenland-Standorten); Kap. 5.2.
- Hudelandschaften, ihre Bedeutung für die Ornithofauna (das Beispiel der Meisen); Kap. 5.3.

2 Einige grundsätzliche Anmerkungen zur biozönologischen Arbeitsweise

(s. ausführlich bei Kratochwil 1987, 1991)

Biozönosen setzen sich zusammen aus Phytozönosen, den Pflanzengesellschaften, aus Zoozönosen, den Tiergemeinschaften, und bestimmte, durch Pflanzen- oder Tierarten aufgebaute Synusien. Synusien sind ökologisch und symmorphologisch einander nahestehende und unter annähernd gleichen kleinstandörtlichen Bedingungen lebende Artengruppen, z.B. Moos- oder Flechtensynusien innerhalb von Pflanzengesellschaften. Sehr reichhaltig ist die Anzahl der verschiedenen Tiersynusien, z.B. die Zersetzergemeinschaft eines Holzstubbens oder einer Tierleiche.

Die Basis für die Erfassung einer Biozönose sollte immer die pflanzensoziologische Charakterisierung des zu untersuchenden Lebensraumes sein. Hierdurch wird präzise die einheitliche Standortsbeschaffenheit eines Geländeausschnittes ausgedrückt. Besonders mit pflanzensoziologischen Methoden erfaßte Vegetationskomplexe sind für die Charakterisierung von Tierhabitaten, sowohl auf der Ebene der Einzelart (Schwabe & Mann 1990, Schwabe et al. 1992), als auch auf der Ebene von Zoo-Taxozönosen und Gilden besonders genaue Bezugseinheiten (Kratochwil 1984, 1989a, 1989b, Kratochwil & Klatt 1989, Schwabe & Kratochwil 1984). Hierbei werden Pflanzengesellschaften aufgrund ihres regelmäßigen gemeinsamen Vorkommens zu landschaftsbezogenen Einheiten, eben den Vegetationskomplexen zusammengestellt. Vegetationskomplexe stellen – wie die Pflanzengesellschaften auch – typisierbare Einheiten in ökologischer, struktureller, dynamischer, arealkundlicher und evolutionsbiologischer Sicht dar.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Der 1. Schritt einer biozönologischen Bestandsanalyse muß immer die Charakterisierung der räumlichen Strukturvielfalt sein (Kratochwil 1987), wobei in der Regel verschiedene Strukturtypen unterschieden werden können, die jeweils auch eigene tierische, zum Teil aber auch pflanzliche Artengruppen beherbergen. In Anlehnung an Tischler (1947) sind 3 Strukturtypen, denen eigene Zönosen zugeordnet werden können, voneinander abgrenzbar (s. Tab. 1). Für diese Bereiche können charakteristische Tiergruppen (Zoo-Taxozönosen) oder bestimmte ökologische Gilden ausgewählt werden.

Der 2. Schritt besteht in der Festlegung von Charakterarten. Hierzu gehören nur die euzönen Arten (stenöke Standorts-Spezialisten). Innerhalb dieser Gruppe sind 2 Typen voneinander zu unterscheiden, zum einen die zönobionten (spezifischen) Arten, die ausschließlich oder nahezu ausschließlich in einer bestimmten Zönose vorkommen, zum anderen die zönophilen (präferenten) Arten, die sich in einer bestimmten Zönose optimal entwickeln, aber auch in anderen vorkommen. Diese euzönen Arten stellen die Charakterarten einer Zönose dar. Keine Charakterarten sind die tychozönen, azönen und xenozönen Arten. Zu den tychozönen Arten gehören solche, die aufgrund ihrer großen ökologischen Amplitude in vielen verschiedenen Zönosen vorkommen können (euryöke Arten). Für die Charakterisierung von Zoozönosen können tychozöne Arten eine große Bedeutung als Differentialarten haben. Azöne Arten (Ubiquisten) zeigen keine erkennbare Bindung an eine Zönose, zu den

Tab. 1: Die verschiedenen Raumstruktur-Typen innerhalb eines Biotops (in Anlehnung an Tischler 1947).

TOPISCHE EINHEIT	BIOTISCHE EINHEIT	BEISPIELE
STRATOTOP horizontale Strukturen	*STRATOZÖNOSE*	Kronenschicht Strauchschicht Krautschicht Streuschicht Krautschicht
CHORIOTOP eigenständige vertikale Strukturen des gesamten Raumes oder Teile des Stratotopes	*CHORIOZÖNOSE*	Baum Baumstumpf Strauch Tierleiche Exkremente Ameisenhaufen Vogelnest
MEROTOP Struktur-Element innerhalb eines Strato- oder Choriotopes	*MEROZÖNOSE*	Blattbewohner Holzbewohner Rindenbewohner Blütenbewohner Blütenbesucher

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

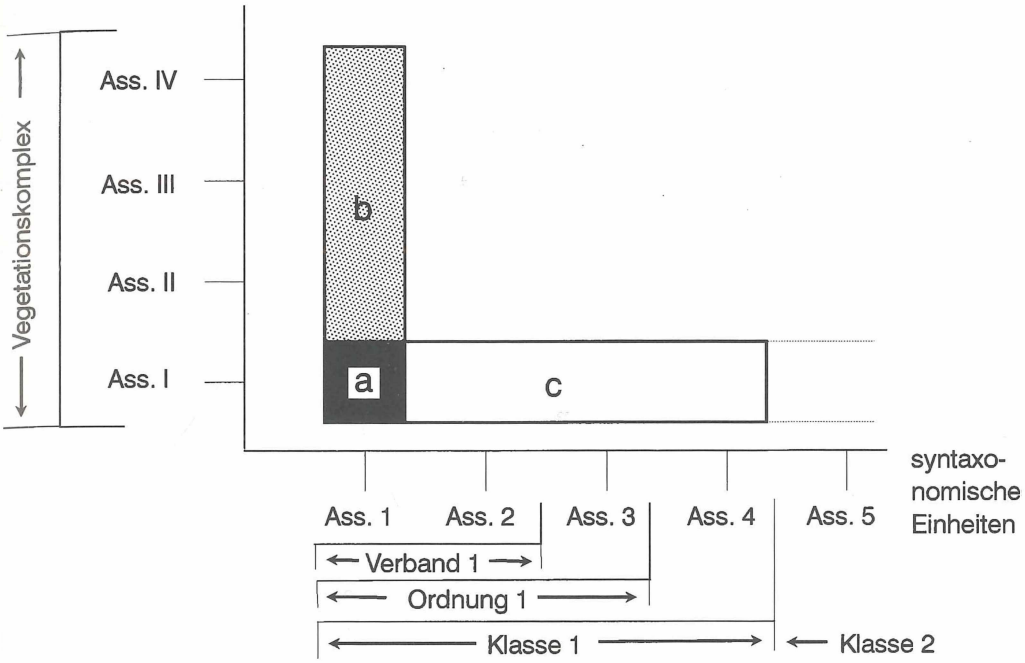


Abb. 3: Unterschiedliche Bindungsgrade von Tierarten und Tierarten-Gruppen an verschiedene pflanzensoziologische Einheiten: a) Assoziations-spezifische Tierarten und Tierarten-Gruppen, b) Vegetationskomplex-spezifische Arten und Artengruppen, c) Verbands-, Ordnungs- oder Klassen-spezifische Arten- und Artengruppen.

xenozönen Arten gehören zufällig in der betreffenden Zönose auftretende Arten. Solche Irrgäste können unter Umständen Charakterarten anderer Zönosen sein.

Tiere müssen keinesfalls wie im Falle a des Diagramms (Abb. 3), in dem auf der Abszisse verschiedene pflanzensoziologisch-syntaxonomische Einheiten, auf der Ordinate Vegetationskomplexe schematisiert aufgetragen sind, nur an eine Assoziation gebunden sein. Dies ist der seltenere Fall. Für die meisten Tierarten ist ein Mosaik bestimmter Pflanzengesellschaften als Lebensraum notwendig (Fall b). Das Aufsuchen verschiedener Pflanzengesellschaften bedeutet dabei nicht, daß solche Tierarten euryök sein müssen. Das Gegenteil ist häufig der Fall: Gerade bestimmte Requisiten und Ressourcen sind es, die in Kombination nur in ganz bestimmten Vegetationskomplexen vorhanden sind (Beispiele s. Kratochwil 1991).

Der 3. Schritt besteht in der Abgrenzung gemeinsam vergesellschafteter Artengruppen, in der Regel von Stratotop-, Choriotop- oder Merotop-spezifischen Zoo-Taxozönosen.

3 Vegetationskomplexe in den untersuchten Hudelandschaften

3.1 Die potentielle natürliche Vegetation und die hudebedingten Ersatzgesellschaften

Maßgeblicher Faktor für die naturräumliche Gliederung der Vegetation eines Gebietes sind die verschiedenen Einflüsse der Ausgangsgesteine und des Bodens. Neben die-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

sen primären Faktoren und Faktorengruppen treten mit dem Menschen und seinen Siedlungs- und Wirtschaftsweisen jedoch sekundäre Faktoren und Faktorengruppen hinzu, die mit besonderer Nachhaltigkeit das Vegetationsbild einer Landschaft prägen können. Ausgehend von einer mehr oder weniger geschlossenen Laubwald-Landschaft hat der Mensch, so auch im nordwestdeutschen Tiefland, seit dem Neolithikum (Atlantikum) den Wald zunehmend zurückgedrängt und für halbnatürliche bis hin zu stark anthropogen bedingten Vegetationseinheiten Lebensraum geschaffen. Dieser bis heute andauernde Einfluß des Menschen (und seiner Weidetiere) verläuft parallel mit der Großklima-bedingten Sukzession der Vegetationsabfolge (Mitteleuropäische Grundfolge der Waldentwicklung), die ebenfalls einen besonders starken Einfluß auf die Dynamik und Genese der Vegetationszusammensetzung genommen hat (postglaziale Wärmezeit, mittlere und späte Wärmezeit, Atlantikum, Subboreal, Subatlantikum). Beide Prozesse zueinander in Beziehung zu setzen, ist ein Schlüssel zum Verständnis der heutigen potentiellen natürlichen Vegetation (Burrichter et al.1988). Somit existiert die ursprüngliche natürliche Vegetation seit dem jüngeren Atlantikum im Gebiet nicht mehr (Pott & Hüppe 1991).

Die potentielle natürliche Vegetation des näheren Untersuchungsgebietes (s. Abb. 2) bilden einerseits bodensaure Eichen-Mischwälder (Quercion robori-petraeae) auf den Sandflächen, im Bereich der stau- und grundwasserbeeinflußten Standorte mit Lehmböden Eichen-Hainbuchenwälder (Stellario-Carpinetum). Hinzu treten auf nassen und zeitweise überstauten Böden Bruchwälder (im wesentlichen Carici elongatae-Alnetum und Betuletum pubescentis). Entlang größerer Fließgewässer wird die potentielle natürliche Vegetation durch den Eschen-Ulmen-Auenwald (Querco-Ulmetum) repräsentiert.[2]

Mit Bezug zur Intensität des anthropozoogenen Einflusses sind zwei Epochen voneinander zu unterscheiden: ein erster Abschnitt, der von der vorgeschichtlichen Zeit über das Mittelalter bis zu Beginn der Neuzeit reicht (Epoche der Extensiv-Wirtschaft), und ein 2. Abschnitt seit dem 18./19. Jahrhundert (Epoche der Intensiv-Wirtschaft) (Pott & Hüppe 1991).

Umfang und Intensität des anthropo-zoogenen Einflusses variieren. Zu alten Waldstandorten zählen die zu Beginn des 12. und 13. Jahrhunderts und in darauffolgenden Jahrhunderten in herrschaftlichen Bann gelegten, ehemaligen Allmend-Wälder, die z.T. seither ununterbrochen bei extensiver Hude- und Schneitelnutzung Wald tragen. Als Beispiele seien der Bentheimer Wald, der Neuenburger „Urwald“ oder der „Hasbruch“ bei Delmenhorst angeführt. Hierbei handelt es sich um ganz besonders wichtige biozönologische Untersuchungsobjekte, wie wir noch sehen werden. Im folgenden werden die für unsere Untersuchungen zugrundegelegten Vegetationskomplexe detaillierter vorgestellt.

3.2 Der Eichen-Birkenwald-Vegetationskomplex (Abb. 4, Tab. 2)

Innerhalb der bodensauren Eichen-Mischwälder (Unterverband Quercenion roboris), die artenarme, acidophytische Wälder umfassen, und die im wesentlichen eine an die Geest gebundene, nordwesteuropäische Verbreitung besitzen, stockt auf reinen Quarzsanden, z.T. durch Podsolierungsvorgänge gekennzeichnet, der Eichen-Birkenwald, das Betulo-Quercetum roboris. Unter

[2] Die pflanzensoziologischen Bezeichnungen folgen im wesentlichen Pott (1992).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 4: Eichen-Birkenwald-(Betulo-Quercetum-) Vegetationskomplex im „Wachendorfer Wacholderhain": Dicrano-Juniperetum und Genisto-Callunetum mit eingesprengten Birken (*Betula pendula*) als Relikte des Betulo-Quercetum. Foto Kratochwil.

Waldweide lichtet sich der Bestand des Betulo-Quercetum auf und ein Wacholderbusch, das „anspruchslose" und Acidophyten-reiche Dicrano-Juniperetum communis dringt als Weide-Gesellschaft in die Bestände ein (s. auch Tüxen 1974). Unter den hier behandelten Waldgesellschaften ist die „Widerstandskraft" gerade des Betulo-Quercetum gegen Beweidung am geringsten. Schon Ellenberg (1954) wies daraufhin, daß das Betulo-Quercetum besonders anfällig gegenüber Beweidung ist und eine „Öffnung" des Waldes durch den anthropozoogenen Einfluß ohne Mühe erfolgte. Somit erklärt sich auch die Koinzidenz zwischen Betulo-Quercetum-Gebiet und den Altsiedel-Landschaften (Ellenberg, ebd.).

Im Betulo-Quercetum-Gebiet finden wir als hudebedingte Ersatzgesellschaften Sandginster-Heiden (Genisto pilosae-Callunetum). Sie bilden häufig mosaik- und kulissenartige Komplexe mit dem Dicrano-Juniperetum. Auf wechselfeuchten Quarzsandböden können sich sekundär im Bereich des Betulo-Quercetum molinietosum auch *Erica*-Heiden entwickeln. Dort, wo offene Flugsande anstehen, kommt als Pioniergesellschaft die Frühlingsspark-Silbergrasflur, das Spergulo vernalis-Corynephoretum canescentis, vor und bildet je nach Standortsdynamik recht unterschiedliche Ausbildungen.

Auf zur Ruhe gekommenen, festgelegten, schwach humosen Sanden finden sich oft nur kleinflächig Kleinschmielenrasen, so z.B. die Gesellschaft des Frühen Schmielenhafers, das Airetum praecocis, auf sauren, stark verdichteten Gleypodsolen die Borstgrasrasen-Gesellschaft der Sparrigen Binse,

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 2: Übersichtstabelle: Betulo-Quercetum- und Lonicero-Fagetum-Vegetationskomplexe als Elemente der Quercenion roboris-Landschaft unter Berücksichtigung der hudebedingten Ersatzgesellschaften. Die Reihenfolge der Anordnung folgt der zunehmenden Öffnung des Waldes und der steigenden Intensität des menschlichen Einflusses.

Quercenion roboris-Vegetationskomplex (Landschaft) Unterverband: Bodensaure Eichen-Mischwälder		
„Primärwald“	**Betulo-Quercetum roboris** (Eichen-Birkenwald)	**Lonicero-Fagetum** (Buchen-Eichenwald)
ehemaliger Weidewald, heute z.T. Bannwälder	**beweidetes Betulo-Quercetum** z.T. im Komplex mit dem **Dicrano-Juniperetum** (Wacholder-Gebüsch)	**beweidetes Lonicero-Fagetum:** Fazies mit **Pteridium aquilinum, Ilex aquifolium**-Vorkommen, Komplex mit **Sarothamnus scoparius**-Gebüschen
Hudewaldreste und hudebedingte Ersatzgesellschaften im Gebiet des Quercenion roboris-Vegetationskomplexes:		
Wald-fragmente	**Betulo-Quercetum roboris Hudewaldreste**	**Lonicero-Fagetum Hudewaldreste**
Heiden	**Genisto pilosae-Callunetum** (Sandginster-Heide) im Komplex mit dem **Dicrano-Juniperetum** z.T. **Erica tetralix**-Heiden	reichere **Calluna vulgaris**-Bestände und **Juniperus communis**-Gebüsche
Vormäntel, Säume		**Sarothamnus scoparius**-Vormantel, **Teucrium scorodonia**-Säume
Sand-Trockenrasen	**Spergulo-Corynephoretum** (Frühlingsspark-Silbergrasflur)	**Diantho-Armerietum** (Grasnelken-Flur)
Pionierfluren	**Thero-Airion**-Gesellschaften: **Airetum praecocis** (Ges. d. Frühen Schmielenhafers)	**Thero-Airion**-Gesellschaften: **Filagini-Vulpietum myurus** (Federschwingel-Rasen)
Borstgras-rasen	**Nardo-Juncetum squarrosi** (Ges. d. Sparrigen Binse)	
Grasland	**Lolio-Cynosuretum luzuletosum**	**Lolio-Cynosuretum typicum**

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 5: Das Lonicero-Fagetum als Element des Buchen-Eichenwald-Vegetationskomplexes; etwa 200 Jahre alter Buchenbestand im Gebiet des „Wachendorfer Wacholderhains". Foto Niemann.

das Nardo-Juncetum squarrosi. Eine magere Ausbildung der Weidelgras-Weißklee-Weide (Lolio-Cynosuretum luzuletosum) schließt bei intensiverer Beweidung in der Vegetationsentwicklung an.

3.3 Der Buchen-Eichenwald-Vegetationskomplex (Abb. 5, Tab. 2)

Ebenfalls zu den bodensauren Eichen-Mischwäldern (Unterverband Quercenion roboris) zählt der im Vergleich zum Betulo-Quercetum auf nährstoffreicheren, anlehmigen Sandböden vorkommende Buchen-Eichenwald, das Lonicero-Fagetum (früher als Fago-Quercetum bezeichnet). Im Lonicero-Fagetum förden Weidetiere die Verbißtoleranten Pflanzenarten, einerseits solche, die aufgrund bestimmter Inhaltsstoffe gemieden werden, z.B. der Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*), andererseits die bewehrten Arten, z.B. die Hülse (*Ilex aquifolium*) und der Besenginster (*Sarothamnus scoparius*).

Die Ersatzgesellschaften des Lonicero-Fagetum vermitteln von der Physiognomie und vom Artenspektrum her ein anderes Bild als die des Betulo-Quercetum. Analog treten hier Heiden mit *Calluna vulgaris*, ebenso Wacholderbüsche (*Juniperus communis*) auf. Die wüchsigeren Standorte bieten jedoch im Vergleich zum Betulo-Quercetum eine „Lizenz" für reichstrukturiertere Standorte. Als Relikt des lichten Hudewaldes bildet der Besenginster (*Sarothamnus scoparius*) Vormantel-Gesellschaften aus, davor wachsen Saum-Gesellschaften, u.a. mit dem Salbei-Gamander (*Teucrium scorodonia*).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Ein bezeichnendes Element ist die Grasnelken-Flur (Diantho deltoidis-Armerietum elongatae) auf leicht anlehmigen trockenen Sandböden, dichte blumenbunte Rasen mit einem für die Region hohen Anteil an submediterran (z.B. *Ranunculus bulbosus*) und subkontinental verbreiteten Pflanzenarten (z.B. *Veronica spicata*). Standörtlich vikariiert zu dem Airetum praecocis des Betulo-Quercetum-Vegetationskomplexes im Lonicero-Fagetum-Vegetationskomplex der Federschwingelrasen, das Filagini-Vulpietum myurus, analog wird das Lolio-Cynosuretum luzuletosum durch das Lolio-Cynosuretum typicum, letzteres auf stärker humosen, anlehmigen Standorten ersetzt.

3.4 Der Eichen-Hainbuchenwald-Komplex (Abb. 6, Tab. 3)

Die zweite große Hudewald-Landschaft, hier als Carpinion-Landschaft bezeichnet, wird durch den Eichen-Hainbuchenwald-Vegetationskomplex geprägt. Das Stellario-Carpinetum stockt hier als azonale Vegetation auf nährstoffreichen und stau- und grundwasserfeuchten vergleyten Lehmböden. Die Hudewälder sind auch hier besonders strauchreich mit bewehrten Arten, so z.B. mit der Hülse (*Ilex aquifolium*). Ebenso existieren auch hier – hudebedingt – Ersatzgesellschaften. Kennzeichnend ist z.B. das nur auf anspruchsvolleren Standorten vorkom-

Tab. 3: Übersichtstabelle: Carpinion-Vegetationskomplex unter Berücksichtigung der hudebedingten Ersatzgesellschaften. Die Reihenfolge der Anordnung folgt der zunehmenden Öffnung des Waldes und der steigenden Intensität des menschlichen Einflusses.

Carpinion-Vegetationskomplex (Landschaft) (Eichen-Hainbuchenwälder)	
„Primärwald“	**Stellario-Carpinetum** (Sternmieren-Eichen-Hainbuchenwald)
ehemaliger Hudewald	**Stellario-Carpinetum** **Ilex aquifolium-** und Strauch-reich
Hudewaldreste und hudebedingte Ersatzgesellschaften im Gebiet des Carpinion-Vegetationskomplexes:	
Hudewald-Reste	**Stellario-Carpinetum**
Heiden	**Roso-Juniperetum** (Rosen-Wacholderbusch)
Mantel-Gesellschaften	**Corno-Prunetum** (Prunetalia) (Schlehenbusch)
Hochstauden-Gesellschaft	**Artemisietea Alliarion**
Grasland	**Lolio-Cynosuretum typicum**

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 6: Stellario-Carpinetum als Element des Eichen-Hainbuchenwald-Komplexes. Das Stellario-Carpinetum (hier: periclymenetosum) ist hudebedingt reich an Hülse (*Ilex aquifolium*). Die Hainbuchen (*Carpinus betulus*) tragen Zeichen ehemaliger Schneitelnutzung, heute sind einzelne Stämme aus den ehemaligen Schneitelbereichen des Baumes ausgewachsen (Bentheimer Wald). Foto: Kratochwil.

mende Roso-Juniperetum (s. dazu Barkman 1968). Besonders ausgeprägt sind Mantel-Gesellschaften, z.B. das Corno-Prunetum. Diese Wuchsorte des Stellario-Carpinetum sind besonders reich an anspruchsvolleren Dornensträuchern, so z.B. der Schlehe (*Prunus spinosa*). Reichhaltig vertreten sind auch nitrophytische Saumgesellschaften und Staudensäume der Artemisietea oder Säume des Alliarion. Letztlich schließt auch hier unter Beweidung das Lolio-Cynosuretum typicum an.

3.5 Auen-Vegetationskomplexe

In den z.T. übersandeten Talbereichen der Ems finden sich im periodischen Überschwemmungsbereich Auenwälder (Querco-Ulmetum), die Anklänge an das Stellario-Carpinetum zeigen (Trautmann & Lohmeyer 1962, Pott & Hüppe 1991), und Galeriewälder des Pruno-Fraxinetum. Die hudebedingten Ersatzgesellschaften entsprechen denen der Carpinion-Landschaft (Corno-Prunetum, Roso-Juniperetum).

4 Fragestellung und Zielsetzung unserer Forschung in den Hudelandschaften Nordwestdeutschlands

Extensive und seit dem Neolithikum praktizierte Formen der Landnutzung haben zu einer starken parklandschaftsartigen Dif-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ferenzierung der ehemals von Wäldern und Mooren beherrschten Naturlandschaft Nordwestdeutschlands geführt. Ein so entstandenes Mosaik unterschiedlichster anthropo-zoogen-bedingter Vegetationsstadien von Offenland bis hin zu Waldstandorten stellt einen Lebensraum von hoher kleinräumlicher und zeitlicher Variabilität dar. Er weist im Vergleich zur Urlandschaft bezogen auf eine bestimmte Raumeinheit eine weitaus größere Faunen- und Florenmannigfaltigkeit auf.

Die Landschaftsgenese folgt dem Prinzip der „variety in space" (hoher Grad des ständigen räumlichen Wechsels der Faktoren-Konstellationen, s. v. Leuwen 1966); somit entstehen Ökosysteme, die sich durch hohe Kontinuität in der Erhaltung des Mosaik-Charakters auszeichnen. Der Stabilisator und systemerhaltende Faktor sind in diesem Falle nicht die von Remmert (1991) für Waldökosysteme postulierten natürlichen Faktoren, sondern gerade die anthropo-zoogenen Einflüsse, zumal sich diese seit dem Neolithikum auf die Vegetationsentwicklung und natürlich auch auf die Tierwelt ausgewirkt haben. Ziel unserer Forschung muß es vor allem sein, solche Extensiv-Biozönosen in ihrem Mosaik-Charakter, in ihrer Dynamik (Wechsel von Degradations- und Regenerationskomplexen, s. Pott & Hüppe 1991), in ihrer landschaftsräumlichen Bindung und gesetzmäßig wiederkehrenden Artenkombination und Vergesellschaftung zu erfassen und zu typisieren.

Die in den vergangenen Jahrzehnten durch land- und forstwirtschaftliche Intensivierung erfolgten Landschaftsveränderungen haben ein Überleben „extensiver" Lebensgemeinschaften nur noch an wenigen Standorten, so z.B. in solchen Hudelandschaften ermöglicht. Somit sind sie zu besonders wichtigen Refugialräumen bedrohter Tier- und Pflanzenarten sowie deren Gemeinschaften geworden. Aber auch in diesen Landschaftstypen blieben Veränderungen nicht aus. So haben während der vergangenen Jahre eine Aufgabe tradierter Nutzungsformen sowie der Einfluß einer intensiven Agrar- und Forstwirtschaft auch in Hudegebieten zum sukzessiven Umbau bezeichnender Biozönosen geführt, z.B. über Strukturnivellierung, Eutrophierung, Ruderalisierung u.a. Ein langfristiger Schutz dieser Lebensräume und Lebensgemeinschaften ist deshalb nur möglich, wenn umfassende Kenntnisse über Phyto- und Zoozönosen in ihrem „biozönotischen Miteinander", d.h. in ihrer funktionalen Verknüpfung, vorliegen, und wenn Wirkungsweisen und -mechanismen gegenwärtiger Störgrößen und Stressoren auf die bezeichnenden Zönosen und ihre Einzelglieder bekannt sind.

Die von uns durchgeführten und auch in Zukunft geplanten Untersuchungen haben daher zum Ziel, anhand ausgewählter Beispiele typische Biozönose-Umwelt-Beziehungen in Hudelandschaften beschreiben und erklären zu können. Sie verstehen sich somit einerseits als Beitrag zum Schutz von wissenschaftlich besonders bedeutsamen Ökosystem-Typen, andererseits als Beitrag zur Erhaltung aus der Sicht des Natur- und Kulturschutzes besonders wertvoller Lebensgemeinschaften. Vor dem skizzierten Hintergrund gehören aufbauend auf den vorliegenden geobotanischen und landschaftsökologischen Untersuchungen biozönologische Fragen zu den wesentlichen Forschungszielen:

- eine Erfassung einzelner und für Hudelandschaften besonders bezeichnender Zoozönosen (Schutzwürdigkeit);
- eine Analyse der Strukturpräferenzen und der Strukturbindung bestimmter Zoozönosen;

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

- eine Analyse und Bewertung ehemaliger und gegenwärtiger Einflußgrößen auf Biozönosen der Hudelandschaften;
- Untersuchungen zum Indikatorwert bestimmter Organismengruppen;
- Analysen zum Flächenbedarf einzelner Zoozönosen im Hinblick auf deren Stabilität und den Möglichkeiten ihres Schutzes unter gegenwärtig wirksamen Einflußgrößen (Schutzfähigkeit).

Daraus lassen sich Pflege-Empfehlungen sowie Forderungen an eine Naturschutzplanung ableiten (s. auch Pott & Hüppe 1994). Im folgenden werden nun unter der Berücksichtigung der unterschiedlichen Landschaftstypen (Betulo-Quercetum-Landschaft, Lonicero-Fagetum-Landschaft, Carpinion-Landschaft, Querco-Ulmetum-Landschaft) ausgewählte biozönologische Fragestellungen behandelt.

5 Biozönologische Untersuchungen in Hudelandschaften

5.1 Reliktarten und Reliktarten-Gemeinschaften alter Wälder

5.1.1 Beispiele für Relikarten alter Wälder

Von besonderer Bedeutung für die Wissenschaft und den Naturschutz sind die zu Beginn des 12. und 13. Jahrhunderts und in der Folgezeit mit einem herrschaftlichen Bann belegten Wälder. Zwar wurden auch sie stets genutzt, dennoch tragen sie in vielen Fällen mindestens seither, z. T. wahrscheinlich aber ununterbrochen seit dem Postglazial Wald. Damit stellen sie „Reliktstandorte" für Pflanzen und Tiere dar. Unter anthropo-zoogenem Einfluß haben sich dort Biozönosen primärer Waldstandorte auch in ihrem Artengefüge erhalten können.

Bis zur Mitte des 18. Jahrhunderts nahmen Wälder nur einen Bruchteil ihres potentiellen Wuchsgebietes ein (Brüning 1961, Hesmer & Schroeder 1963). Diese Situation wird für das Weser-Ems-Gebiet auch durch Kartenmaterial belegt, das unter Leitung des preußischen Generalmajors von LeCoq (1797–1813) erstellt wurde (von LeCoq 1805). Für das östliche Niedersachsen ist eine frühere kartographische Aufnahme verfügbar (Kurhannoversche Landesaufnahme 1764–1786). Die Abb. 7 zeigt beispielhaft für die nördliche Ankumer Höhe einen Vergleich der zu Zeiten von LeCoq vorhandenen Waldgebiete sowie die heutige Situation.

Das Ausmaß der historischen Waldverwüstung hatte im nordwestdeutschen Tiefland ein unterschiedliches Ausmaß: Während im Weser-Ems-Gebiet nur wenige, kleine Reliktwälder erhalten blieben, war im Weser-Elbe-Gebiet der relative Anteil an Wald erheblich größer. Im Hügelland und in den Mittelgebirgen Niedersachsens entsprach vor ca. 200 Jahren die Ausdehnung der Waldfläche fast dem aktuellen Zustand.

Die verbliebenen Waldflächen wurden auf vielfältige Weise genutzt. Nicht allein durch Holzgewinnung, sondern vor allem durch andere Nutzungsformen (Waldhude, Schneitel-, Fallaub- und Plaggenwirtschaft) kam es zu einer drastischen Veränderung und oft Übernutzung der Wälder. In diesen aufgelichteten Beständen waren die Lebensbedingungen für viele Waldarten sicherlich viel ungünstiger als in geschlossenen Hochwäldern. Man sollte deshalb erwarten, daß viele Reliktarten alter Wälder nur lokal bis in die Zeiten mit planmäßiger forstlicher Nutzung überleben konnten. Dies könnte eine Erklärung für die spärliche Verbreitung vieler Reliktarten sein.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 7: Ausschnitt der nördlichen Ankumer Höhe mit dem Stift Börstel. Abb. 7a: Um 1800 (von LeCoqsche Landesaufnahme), die Endmoräne ist fast völlig entwaldet und trägt überwiegend eine Heidevegetation, nur in der Umgebung des Stiftes ist ein Hudewald erhalten geblieben. Im Norden dehnt sich das Hahnenmoor aus. Kartengrundlage: Vergrößerung der Karte von Nordwestdeutschland von v. LeCoq (1797–1813), Section IX. Vervielfältigt mit Erlaubnis des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes – Landesvermessung – B5-664/95.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 7b: Heutige Situation (Ausschnitt aus den TK 50 3312 Berge und 3412 Fürstenau, ungefähr um 1/3 verkleinert), die ehemaligen Heideflächen sind durch Aufforstungen völlig verschwunden. Das Hahnenmoor ist weitgehend entwässert und zumindest im östlichen Teil (Hahlener Moor) überwiegend von einem Birkenbruch bedeckt. Kartengrundlage: Verkleinerung der Topographischen Karte 1 : 50 000, L 3312 (1994), L 3512 (1994). Vervielfältigt mit Erlaubnis des Niedersächsischen Landesverwaltungsamtes – Landesvermessung – B5-664/95.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Insbesondere während der Höhepunkte der mittelalterlichen und frühneuzeitlichen Waldverwüstungsphasen stellten Bannwälder der Inseln in einer ansonsten vom Menschen fast völlig entwaldeten Landschaft dar (s. Darstellungen bei Pott 1993, 1994). Viel kleinflächiger waren die intensiver genutzten Hofgehölze und Bauernwäldern. Heute ist der Inselcharakter dieser Wälder oftmals durch die nach 1800 erfolgten Aufforstungen verloren gegangen. Besonders häufig erfolgten die Aufforstungen auf Heideflächen. Durch die zusätzliche Anlage von Hecken führte man damit – aus der Sicht des heutigen Naturschutzes – schon vor langer Zeit eine „Biotopvernetzung" durch.

Alte Wälder sind hervorragende Objekte für ökologische und evolutionsbiologische Studien an Reliktarten und Relikt-Biozönosen. Erste grundlegende Untersuchungen hierzu fanden auf den Britischen Inseln statt, wo aufgrund der günstigen urkundlichen Situation die kontinuierliche Präsenz von Wäldern oft bis ins 16. Jahrhundert zurückverfolgt werden kann. Floristische und vegetationsökologische Fragen bearbeiteten besonders Peterken (1977, 1993) und Peterken & Game (1981, 1984). Erste zoologische Untersuchungen erfolgten bereits in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts (Boycott 1934). Viele der von Boycott (l.c.) für alte Wälder angeführten Mollusken gelten auch heute als charakteristische Arten von „ancient woodlands" und können z. T. als Reliktarten auch für das niedersächsische Tiefland bestätigt werden. Weitere Angaben über Mollusken und Chilopoden finden sich bei Paul (1975, 1978) und Barber & Keay (1988). Epigäische Coleopteren wurden in England bisher wenig bei entsprechenden Untersuchungen berücksichtigt. Nur Terrell-Nield (1990) beschäftigte sich mit vergleichbaren Fragestellungen wie die anderen Autoren. Allerdings nennt er keine Arten, sondern versucht ausschließlich über die Artenzahl in unterschiedlich alten Wäldern die Zönosen zu beschreiben. Dabei stellt er fest, daß alte Wälder sich durch eine höhere Artenzahl an Carabidenarten von jungen Wäldern unterscheiden. Eine Nennung von Reliktarten unterbleibt leider.

In Mitteleuropa blieben entsprechende Fragestellungen lange unberücksichtigt. Nur wenige ältere Arbeiten liegen von Botanikern vor (z. B. Runge 1959). Sporadisch finden sich auch in der malakozoologischen Literatur Hinweise auf Reliktarten alter Wälder (z. B. Ant 1963). Erst in den letzten Jahren erlangten diese Themen auch bei uns vermehrt Beachtung (für die Botanik: Pott 1994, Wulf & Kelm 1994, Zacharias 1994, für die Zoologie: Aßmann 1994, 1995).

Seit 1981 wurden von einem der Autoren Laufkäfer im nordwestdeutschen Raum sowohl in alten (29 Lokalitäten) als auch in jungen Wäldern (32 Lokalitäten) mit jeweils mindestens 10 Barber-Fallen pro Fangstelle (3 x für ca. 20 Tage/Jahr oder Ganzjahresfallen) untersucht (Aßmann 1994). Diese Untersuchungen zeigen, daß unter den Carabiden einige Arten nur lokal und dabei fast ausschließlich an alten Waldstandorten auftreten:

Arten mit einer Präferenz für alte Wälder vom Typ des Lonicero-Fagetum

Abax ovalis (Col., Carabidae) – Verbreitungskarte bei Aßmann (1994)

Abax ovalis besiedelt in Norddeutschland unterschiedlichste Waldtypen, die vom Carici-Fagetum bis zu humusreichen Buchenwäldern der Endmoränen reichen. Im Norddeutschen Tiefland werden ausschließlich wasserzügige, sandige Böden bewohnt. Gleichzeitig kommt die Art nicht nur in Laubwäldern, sondern auch in Coniferen-Forsten vor. *Abax ovalis* ist zwar nicht nur, aber vorwiegend auf alte Wälder

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

beschränkt und kann somit als „Reliktart" eingestuft werden. Von den 15 bekannten Fundpunkten im niedersächsischen Tiefland liegen 13 in alten Wäldern. Auch die Verbreitungsangaben aus den Niederlanden lassen dort ein ähnliches Verhalten der Art vermuten (Turin et al. 1977, Turin & Heijermann 1988).

Carabus glabratus (Col., Carabidae) – Verbreitungskarte bei Aßmann (1994)

Wälder und Forsten unterschiedlicher Ausprägung (Buchen- und Eichenbestände, Fichten-, Kiefern- und Lärchenforsten) sind die Lebensräume von *Carabus glabratus* im Norddeutschen Tiefland. Im nördlichen Europa und in den Hochlagen der Mittelgebirge werden auch baumfreie Lebensräume besiedelt (Tundren, z. T. mit Permafrostböden, Hochheiden). Die Vorkommen in der niedersächsischen Tiefebene beschränken sich weitgehend auf alte Wälder. Populationen außerhalb alter Wälder sind aus dem Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide" bekannt, wo alte Wälder heute in kontinuierlich aufgeforsteten, angrenzenden Bereichen liegen. Gebiete, die an alte Wälder grenzen, konnten in den letzten 200 Jahren von *Carabus glabratus* wieder besiedelt werden. Einen erst jetzt bekannt gewordenen Fundpunkt stellt ein Wald südlich von Ankum (Ldkr. Osnabrück) dar: das „Rüsseler Holz" Dieses Waldgebiet wird bei den kartographischen Aufnahmen von LeCoq zwar nicht aufgeführt, allerdings ist auch hier ein langfristiges Überdauern möglich, da das angrenzende Gut „Starten" vermutlich in historischer Zeit über ein Hofgehölz verfügt haben dürfte. In Hofgehölzen der Lüneburger Heide konnten Reliktarten überleben (s. unten). Noch nicht bei Aßmann (1994) wurde ein Reliktvorkommen im nördlichen Bereich der Ankumer Höhe (Stiftswald bei Börstel) angeführt. Auf dieses Beispiel wird später noch intensiver eingegangen.

Limax cinereoniger und *Malacolimax tenellus* (Mollusca, Limacidae)

Auf die bemerkenswerte Standortstreue und den ausgeprägten Reliktarten-Charakter vieler Mollusken haben bereits englische Malakozoologen hingewiesen (z. B. Boycott 1934, Paul 1975, 1978). Die Schnegel-Arten *Limax cinereoniger* und *Malacolimax tenellus* zeigen vermutlich auch in Norddeutschland eine reliktäre Verbreitung in alten Wäldern. Erste von uns im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide" durchgeführte Untersuchungen ergaben ausschließlich Funde in Bannwäldern (z. B. „Hainköpen" bei Wilsede) und in einem kleinen, aber alten Hofgehölz (Hof Möhr bei Schneverdingen), das auch auf der ersten kartographischen Bearbeitung bereits verzeichnet ist (Kurhannoversche Landesaufnahme 1764–1786).

Arten mit einer Präferenz für alte Wälder vom Typ des Carpinion

Abax parallelus (Col., Carabidae) – Verbreitungskarte bei Aßmann (1994)

Diese stenotope Art ist auf feuchte Wälder beschränkt, im Norddeutschen Tiefland sind 21 Populationen bekannt. Im Norddeutschen Tiefland werden überwiegend Stellario-Carpineten besiedelt (z. B. „Urwald Hasbruch", „Urwald Herrenholz", Bentheimer Wald, „Clemenswerther Gehölz"). Die bereits von Barner (1954) hervorgehobene Bevorzugung lehmiger Böden hängt vielleicht mit der Brutfürsorge der Weibchen zusammen: Wenige Tage vor der Eiablage wird eine Brutkammer im Boden angelegt. Das Weibchen bleibt in diesem Hohlraum, bis die Larven geschlüpft sind (Löser 1970, Brandmayr 1977). Die Anlage solcher Brutkammern ist nur dort möglich, wo Lehmböden existieren.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Lithobius curtipes (Lithobiomorpha, Lithobiidae)

Der Chilopode *Lithobius curtipes* kann mit hoher Wahrscheinlichkeit als Charakterart alter Wälder angesehen werden, wie bereits Barber & Keay (1988) für die Britischen Inseln hervorheben. Vossel (1994) konnte *L. curtipes* im Bentheimer Wald nachweisen. Außerdem tritt die Art im Herrenholz bei Vechta auf. Jeekel (1964) nennt noch eine weitere Population aus dem „Forst Beimoor" in Schleswig-Holstein. „Forst Beimoor" stellt einen alten Waldstandort dar, der bei der „Varendorf-Kartierung" (Landesaufnahme des Herzogtums Holstein 1789–1796) und bei der „Preußischen Landesaufnahme" von 1878, die während der maximalen Waldverwüstung in Schleswig-Holstein durchgeführt wurde, verzeichnet ist.

Vermutlich kommen nicht nur im Norddeutschen Tiefland, sondern auch in anderen Regionen Reliktarten alter Wälder vor. Ant et al. (1984) konnten für den „Hambacher Forst" (Niederrhein) *Trichotichnus laevicollis* und *Abax ovalis* als Reliktvorkommen feststellen. Der Reliktcharakter dieser Vorkommen wird auch dadurch gestützt, daß beide Arten in der betreffenden Faunistik für den Niederrhein nicht aufgeführt werden (Koch 1968). Das gleiche gilt auch für *Carabus glabratus*, der vor wenigen Jahren durch Scharf (mündl. Mitt.) in einem Wald am Niederrhein („Diersfordter Forst") nachgewiesen wurde. Hier konnte bisher *Abax ovalis* nicht gefunden werden.

Salamandra salamandra (Amphibia, Salamandridae)

Der Feuersalamander stellt im Norddeutschen Tiefland ebenfalls eine „exklusive" Charakterart alter Wälder dar. Für die Westfälische Bucht wurde das ausschließliche Auftreten in alten Wäldern bereits von Westhoff (1893) erkannt. Auch bei neueren großflächigen Kartierungen konnte dieses Ergebnis bestätigt werden (Feldmann 1981). Am Nordwestrand des Verbreitungsgebietes im Weser-Ems-Gebiet ist *Salamandra salamandra* noch spärlicher verbreitet als im Westfälischen Tiefland. Viele Fundpunkte sind bereits seit langem bekannt und liegen alle in alten Wäldern (z. B. „Urwald Hasbruch", vgl. Borcherding 1887). Trotzdem wurden in den letzten Jahren auch noch bisher unbekannte Populationen entdeckt, die ausschließlich mit alten Wäldern in Beziehung stehen (z. B. zwei Populationen in der Umgebung des „Hasbruches" bei Delmenhorst, Stegink mdl. Mitt.). Während die Oldenburger und Zevener Geest besiedelt sind, fehlt die Art in der von Moor- und Flußniederungen eingeschlossenen Osterholzer Geest. Offenbar hat *S. salamandra* wie auch der Bergmolch (*Triturus alpestris*) diese Gebiete postglazial nicht erreicht (Nettmann 1991). Im südwestlichen Niedersachsen ist der Feuersalamander ausgesprochen selten. Eine Überprüfung von faunistischen Nachweisen aus dem Tiefland ergab auch hier eine Kongruenz mit alten Waldstandorten (z. B. „Stiftswald" bei Börstel, Ldkr. Osnabrück, vgl. Schreiber & Wellinghorst 1991).

Kausalanalytische Untersuchungen zur Frage der Reliktvorkommen von Carabiden

Während sich die oben vorgestellten Carabidenarten nicht oder nur unwesentlich in den letzten 200 Jahren ausgebreitet haben, sind andere Arten heute in Wäldern weit verbreitet. Als Beispiel möge an dieser Stelle der Vergleich der Verbreitung von *Carabus glabratus* und *Carabus problematicus* im nördlichen Teil der Ankumer Höhe dienen (Abb. 8 und 9). Dieses Gebiet wurde hinsichtlich seiner Waldentwicklung von der ersten kartographischen Bearbeitung (um 1800) bis heute bereits in Abb. 7 vorgestellt. Deutlich ist zu erkennen, daß sich *Carabus*

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

glabratus praktisch nicht ausgebreitet hat und heute noch im „Stiftswald" vorkommt, während *Carabus problematicus* auch in jungen Wäldern weit verbreitet ist (Abb. 9). Eine ähnliche Verteilung der beiden Arten findet sich auch im südlichen Hümmling (-Aßmann 1994).

Angesichts der Unterschiede im Verbreitungsbild beider Arten stellt sich die Frage, warum *Carabus glabratus* nur Reliktvorkom-

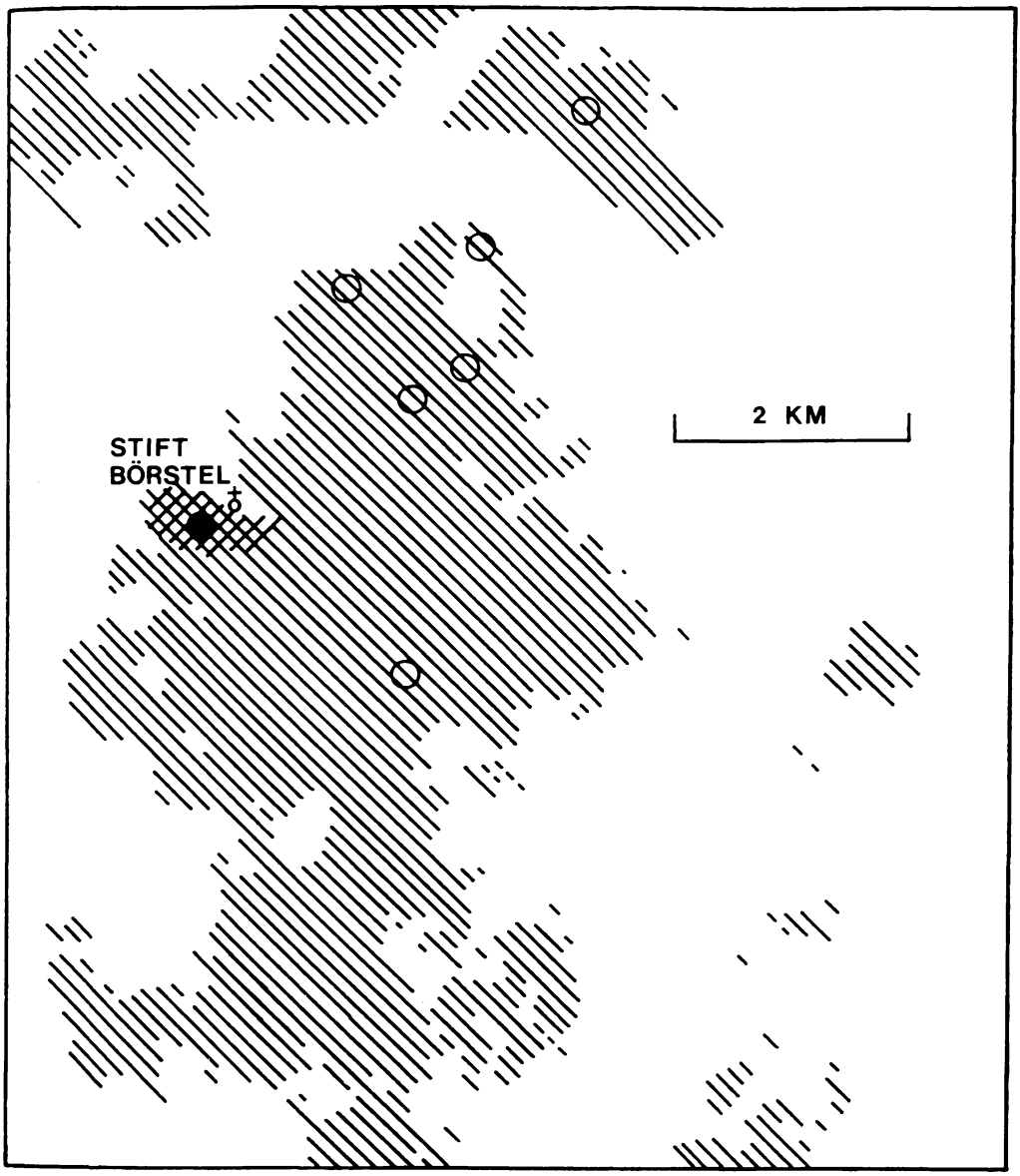


Abb. 8: Verbreitung von *Carabus glabratus* im nördlichen Teil der Ankumer Höhe (vgl. auch Abb. 7). Kreuzschraffiert sind alte Waldgebiete, einfach schraffiert neuzeitliche Aufforstungen und Birkenbestände auf entwässertem Hochmoorboden. Gefüllte Kreise kennzeichnen Nachweise, offene Kreise Fangstellen, an denen die Art nicht nachgewiesen werden konnte.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

men aufweist, während *Carabus problematicus* sich in Norddeutschland nach den Wiederaufforstungen großflächig ausbreiten konnte. In der modernen Biogeographie werden zwei alternative Hypothesen zur Erklärung unterschiedlicher Verbreitungsbilder angeführt (vgl. Endler 1982):

1) ökologische Gründe: Aufgrund einer spezifischen Habitatbindung ist das Vorkommen an alte Wälder gebunden. Außerhalb

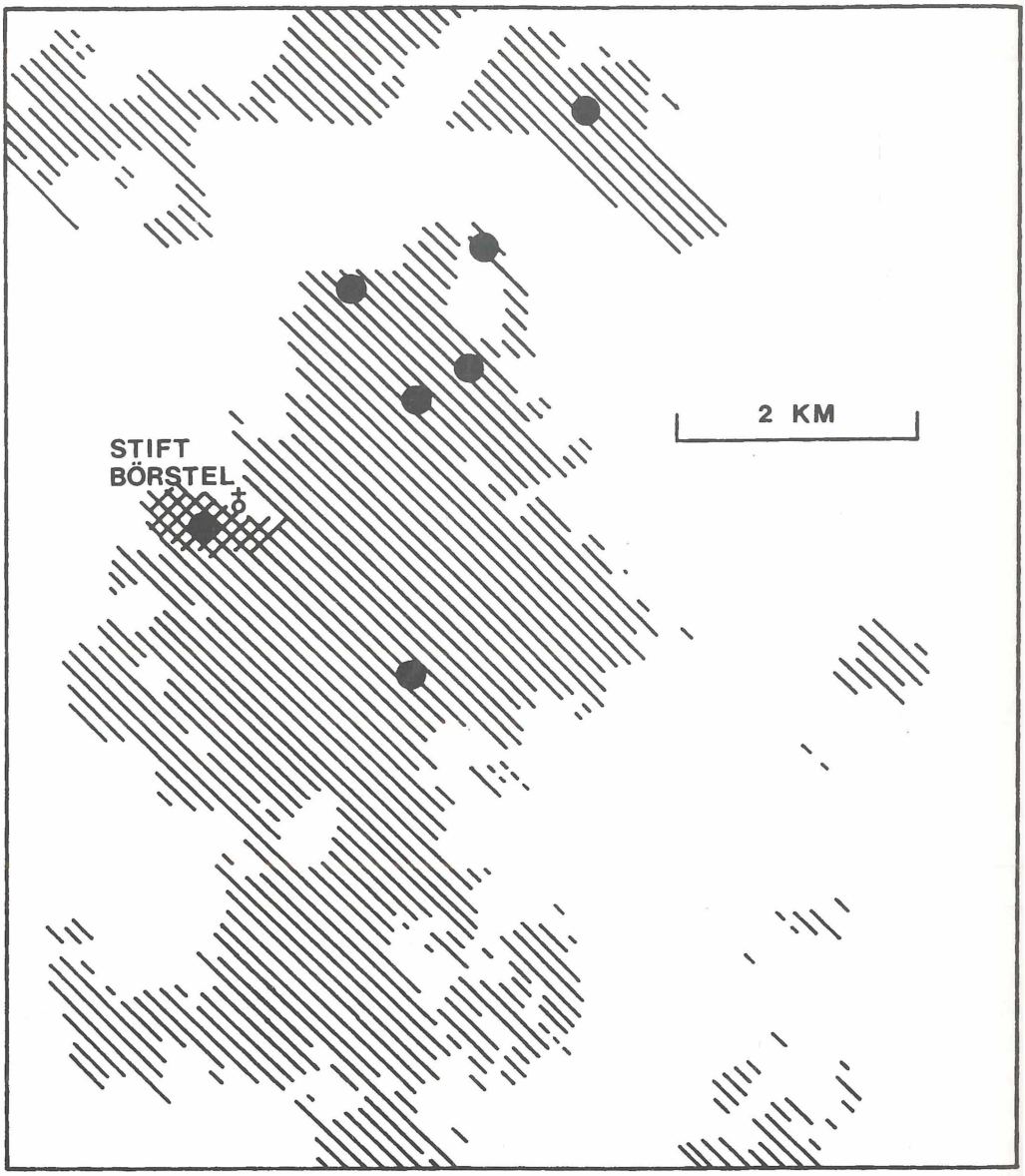


Abb. 9: Verbreitung von *Carabus problematicus* im nördlichen Teil der Ankumer Höhe (vgl. auch Abb. 7). Kreuzschraffiert sind alte Waldgebiete, einfach schraffiert neuzeitliche Aufforstungen und Birkenbestände auf entwässertem Hochmoorboden. Gefüllte Kreise kennzeichnen Nachweise, offene Kreise Fangstellen, an denen die Art nicht nachgewiesen werden konnte.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 10: Rund„enclosure" im Hofgehölz Möhr (Lüneburger Heide bei Schneverdingen). Foto Aßmann.

solcher Habitate kann *Carabus glabratus* nicht überleben.

2) historische Gründe: *Carabus glabratus* kann außerhalb alter Wälder leben, hat junge Wälder aber noch nicht erreicht.

zu 1) ökologische Gründe

Ökologische Gründe können in der Regel nur für solche Arten als verbreitungsbestimmend angenommen werden, bei denen Hinweise auf eine enge Habitatbindung vorliegen; bei zahlreichen Carabiden sind ökologische Gründe wahrscheinlich für ihre Verbreitungen (vgl. Angaben zur Bindung an biotische und abiotische Parameter bei Thiele 1977). Auch für *Abax parallelus* können ökologische Gründe bestimmend für die lokalen Vorkommen in alten Wäldern sein. Bei einer so eurytopen Art wie *Carabus glabratus* erscheinen diese unwahrscheinlich, wenn sie auch bei aktuellem Kenntnisstand nicht mit letzter Sicherheit ausschließbar sind. Aufschluß können zu diesem Faktor nur „enclosure"-Versuche mit ausgesetzten *Carabus glabratus*-Gruppen geben. Dazu müssen in Gebieten, die zuvor nicht von dieser Art besiedelt waren, Tiere in einem solchen „Gehege" ausgesetzt werden. Im Verlauf von mehreren Jahren kann die Populationsdynamik dieser Tiere dann verglichen werden mit derjenigen im natürlichen Habitat.

zu 2) historische Gründe

Falls *Carabus glabratus* aufgrund der Umweltparameter auch in jungen Wäldern vorkommen kann, liegt die Annahme nahe, daß das Ausbreitungspotential der Art, verglichen mit dem von *Carabus problematicus,* gering ist. Diese Annahme läßt sich u. a. durch Orientierungsversuche in Rund„enclosures" (Rundgehegen), andererseits durch Radaruntersuchungen überprüfen.

Im Hofgehölz Möhr (östlich von Schneverdingen, Lüneburger Heide) konnte ein Rund„enclosure" errichtet werden (Durchmesser 20 m, Folie 40 cm tief in den Waldboden eingegraben, ca. 50 cm über den Boden emporragend) (Abb. 10). In einem Abstand von 10 m befanden sich an der Innenseite der Folie ebenerdig eingegra-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

bene Bodenfallen. Pro Nacht wurden die Fallen mehrmals (mindestens dreimal) geleert und die Tiere, individuell mit einer Schleifmarke auf den Elytren markiert, in der Mitte des „enclosures" wieder ausgesetzt.

Sowohl bei *Carabus glabratus* als auch bei *Carabus problematicus* konnten Phasen mit gerichteter und ungerichteter Laufaktivität voneinander unterschieden werden, d. h. es können Phasen mit häufigen Wiederfängen in benachbarten Fallen von Phasen mit zufällig gestreuten Fängen voneinander differenziert werden (Abb. 11 und 12). Diese Verhaltensmuster wurden erstmalig von Baars (1979) für *Poecilus versicolor* und *Calathus melanocephalus* beschrieben. Er bezeichnete die Bewegungsmuster mit einer konstanten Einhaltung einer Laufrichtung als „directed movement" und das nicht gerichtete Laufverhalten als „random walk" Auch andere *Carabus*-Arten zeigen diese beiden Verhaltensmuster. Ausführlich wurden sie bei *Carabus auronitens* von Hockmann et al. (1989) und bei *Carabus nemoralis* von Hockmann et al. (1992) beschrieben.

Große Unterschiede bestehen hingegen bei beiden Arten in den durchschnittlichen Wiederfangraten pro Nacht und Tier (Tab. 4): Die durchschnittliche Wiederfangrate pro Nacht und Tier ist bei *Carabus problematicus* deutlich größer als bei *Carabus glabratus*. *Carabus problematicus* ist damit laufaktiver als *Carabus glabratus*. Dies Phänomen wird auch deutlich, wenn man jeden Fang als Vektor (Mittelpunkt des Rund„enclocures" bis zur Falle) auffaßt und eine Vektoraddition durchführt. Die so ermittelte Wegstrecke (resultierender Vekor) entspricht wahrscheinlich nur einem Minimalwert für die Laufaktivität, da für die Tiere die Folie des „enclosures" eine Barriere darstellt, ohne die vermutlich größere Wegstrecken zurückgelegt worden wären. Auch die jeweils langsamsten und schnellsten Individuen (maximaler resultierender Vektor, minimaler resultierender Vektor) von *Carabus*

Tab. 4: Wiederfangergebnisse im Rund„enclosure" von *Carabus glabratus* und *Carabus problematicus*. n: Anzahl untersuchter Individuen, Wiederfänge: Summe der Wiederfänge, w: Weibchen, m: Männchen. Berücksichtigt wurden nur Tiere, die mindestens 10 mal wiedergefangen wurden.

enclosure					
n	Wiederfänge	durchschn. Wiederfangrate pro Tier und Nacht	durchschn. result. Vektorlänge (m/Tier.Nacht)	max. result. durchschn. Vektorlänge (m/Tier.Nacht)	min. result. durchschn. Vektorlänge (m/Tier.Nacht)
Carabus glabratus					
17 (10w, 7m)	319	0,82	2,21	4,00	0,30
Carabus problematicus					
8* (5w, 3m)	306	2,73	8,24	15,27	3,40
* nur 1 Tier während aller 23 Untersuchungsnächte					

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

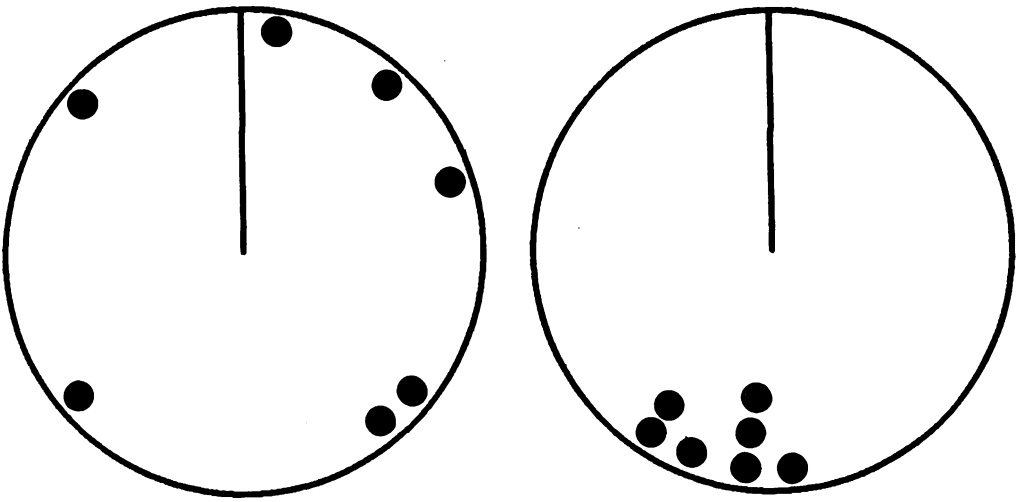


Abb. 11: Wiederfänge von einem *Carabus problematicus*-Weibchen (Tier Nr. 1) in dem Rund„enclosure", links: vom 30. 7. bis 3.8.1994, rechts: vom 12.8. bis 14.8.1994.

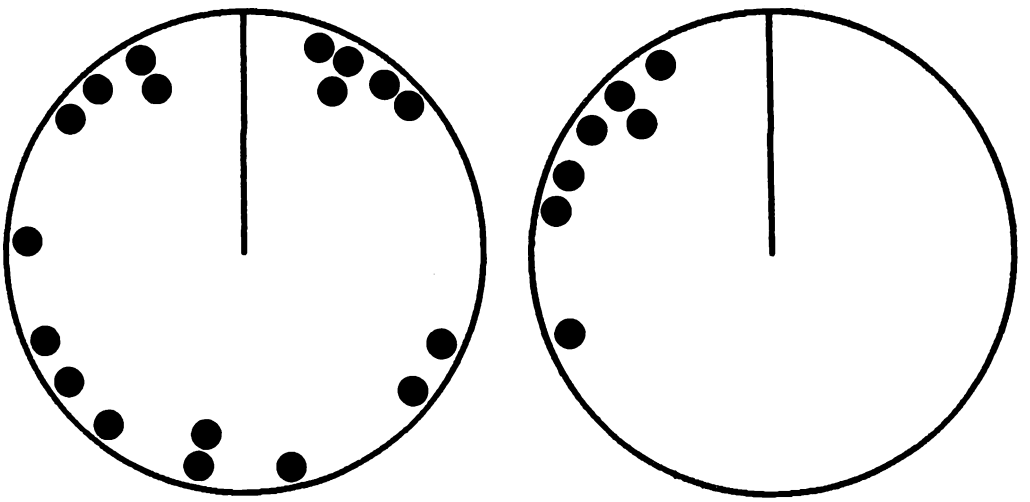


Abb. 12: Wiederfänge von einem *Carabus glabratus*-Weibchen (Tier Nr. 12) in dem Rund„enclosure", links: vom 29.7. bis 8.8.1994, rechts: vom 10.8. bis 14.8. 1994.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

glabratus legen pro Zeiteinheit kürzere Strecken zurück als die entsprechenden *Carabus problematicus*-Individuen.

Mit Hilfe des „harmonic radar" ist eine Positionsbestimmung von Carabiden im natürlichen Habitat möglich. Das benutzte System wird bei Wallin & Ekbom (1988), Mascanzoni & Wallin (1989) und Hockmann et al. (1989) ausführlich beschrieben. Es besteht aus einer Diode, die mit einer angelöteten, ca. 5 cm langen Antenne (Gesamtgewicht ca. 150 mg) auf den Elytren des Käfers befestigt wird, einem Sender und einem Empfänger. Die Reichweite zur Lokalisierung des Käfers erreichte unter günstigsten Bedingungen maximal 8 Meter. Mehrmals pro Nacht wurde die Position der untersuchten Käfer bestimmt und durch Fähnchen markiert. In Abb. 13 sind exemplarisch die zurückgelegten Strecken von je einem *Carabus problematicus*- und einem *Carabus glabratus*-Weibchen wiedergegeben. Auch hier fallen die beiden unterschiedlichen Bewegungsmuster auf, die sich auch bei den „enclosure"-Versuchen zeigten. Bei dem *Carabus problematicus*-Individuum begann das „directed movement" in der Nacht vom 9.8. auf den 10.8.1994. Allein in dieser Nacht legte das Tier eine Strecke von 132 m zurück. In der folgenden Nacht konnte das Tier nur noch einmal geortet werden. Ein weiteres Verfolgen des Tieres mit dem Radargerät war aufgrund der geringen Reichweite des Senders bzw. der Schwäche des reflektierten Signals leider nicht möglich. Während des „random walks" vom 29.7 bis 9.8.1994 war das Tier in vier Nächten nicht aktiv (Nächte 2.8./3.8., 4.8./5.8., 5.8/6.8., 6.8./7.8.). Das *Carabus glabratus*-Individuum zeigte vom 3.8. bis 21.8. ein ausgeprägtes „random walk", das Aktivitätsmuster in den beiden Nächten zuvor (1.8. bis 3.8.) kann besser als „directed movement" bezeichnet werden. Die Tab. 5 gibt zusammenfassend Auskunft über die zurückgelegten Wegstrecken. Während die Anzahl der Nächte

Tab. 5: Parameter der durch Radarbeobachtungen ermittelten Wegstrecken von *Carabus glabratus* und *Carabus problematicus*. n: Anzahl untersuchter Individuen, w: Weibchen, m: Männchen. Berücksichtigt wurden nur Tiere, die mindestens 7 Nächte verfolgt werden konnten.

Radarbeobachtungen						
n	durchschnitt. Anzahl an Beobachtungsnächten pro Tier	durchschn. Anzahl Nächte ohne Aktivität/10 Beobachtungsnächte	durchschn. zurückgelegte Strecke (m/Tier. Nacht)	durchschn. result. Vektorlänge (m/Tier. Nacht)	max. result. durchschn. Vektorlänge (m/Tier. Nacht)	min. result. durchschn. Vektorlänge (m/Tier. Nacht)
Carabus glabratus						
7 (4w, 3m)	10,71	2,0	4,19	1,8	4,57	0,80
Carabus problematicus						
3 (2w, 1m)	9,66	2,1	17,27	13,74	21,70	10,23

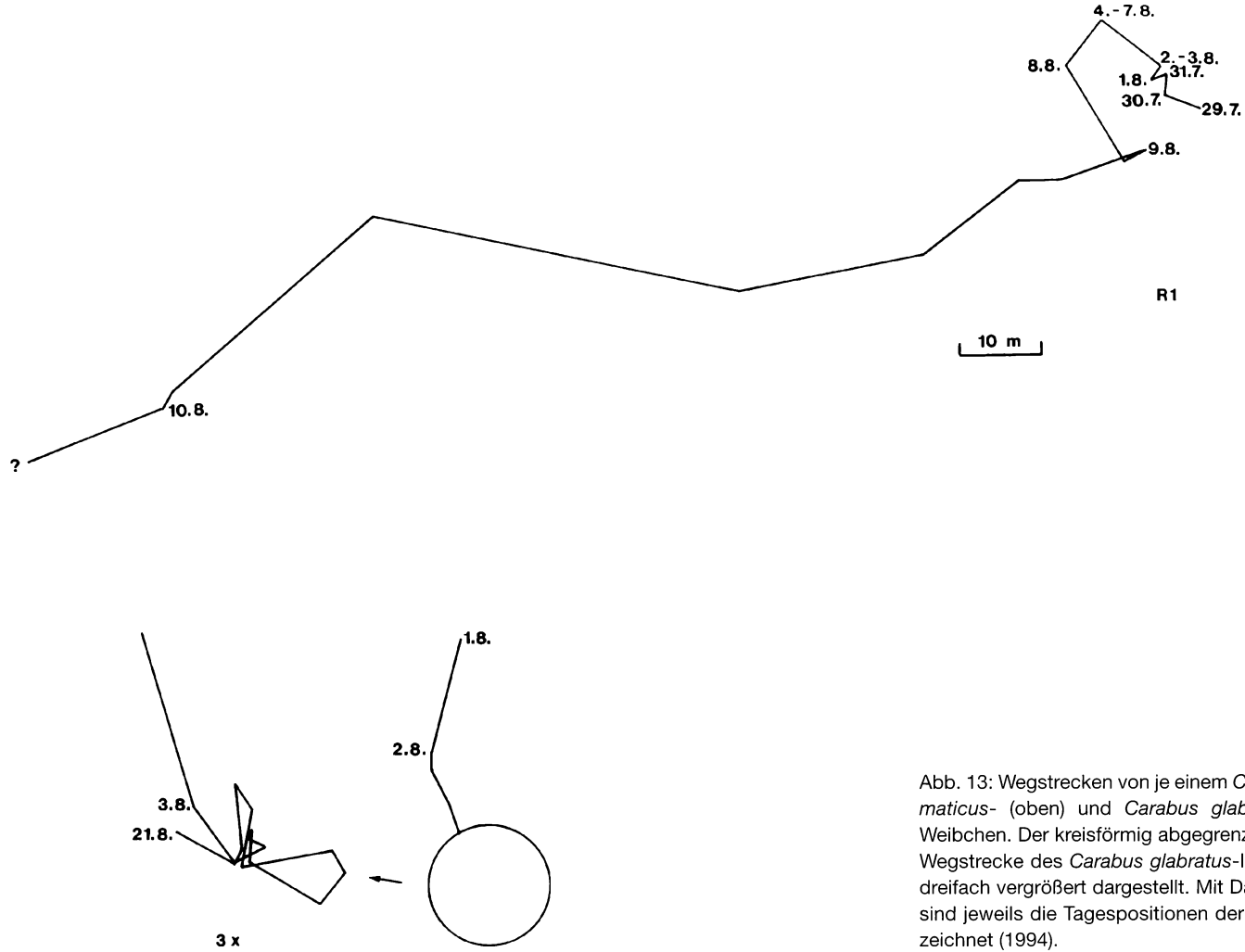


Abb. 13: Wegstrecken von je einem *Carabus problematicus*- (oben) und *Carabus glabratus*- (unten) Weibchen. Der kreisförmig abgegrenzte Bereich der Wegstrecke des *Carabus glabratus*-Individuums ist dreifach vergrößert dargestellt. Mit Datumsangaben sind jeweils die Tagespositionen der Tiere gekennzeichnet (1994).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ohne Aktivität bei den beiden Arten weitgehend übereinstimmt, weicht das Ausmaß der zurückgelegten Strecken stark voneinander ab. Auch bei dieser Methode erweist sich *Carabus problematicus* als die laufaktivere Art.

Nach den Rund„enclosure"- und Radarergebnissen ist die Laufaktivität beider Arten unterschiedlich: Die Reliktart *Carabus glabratus* legt im Durchschnitt kürzere Strecken zurück als *Carabus problematicus*. Diese Verhaltensunterschiede können eine wichtige Komponente des Ausbreitungspotentials darstellen und damit zu den unterschiedlichen Verbreitungsbildern beitragen.

Populationsgenetische Untersuchungen

Die Bedeutung populationsgenetischer Befunde für Fragen des Natur- und Artenschutzes wird zunehmend erkannt (z. B. Soule & Wilcox 1980, Soule 1987, Soule & Kohm 1989, Vogler et al. 1993, Vogler & DeSalle 1994). Oft stehen bei entsprechenden Untersuchungen Fragen zur genetischen Variabilität sowie solche nach „evolutionary significant units (ESU)", die eines vordringlichen Schutzes bedürfen, im Vordergrund. Uns interessieren hingegen populationsgenetische Ergebnisse als Hinweise auf populationshistorische Prozesse, die durch Flaschenhals-Effekte und andere Allelhäufigkeits-Veränderungen bei manchen Tierarten deutlich werden. Als Beispiel sei hier nur *Carabus auronitens* angeführt, dessen Ausbreitung um die Jahrhundertwende südwestlich von Münster durch einen Allelhäufigkeits-Gradienten an einem Hämolymphesterase-Gen im Zusammenhang mit faunistischen Daten erkannt wurde (Terlutter 1991). Mit Hilfe „elektrophoretischer Daten" konnte bei dieser Art auch die postglaziale Ausbreitung südfranzösischer Refugialpopulationen bearbeitet werden (Aßmann et al. 1994). Angesichts dieser Ergebnisse erscheinen besonders Untersuchungen an der Reliktart *Carabus glabratus* sehr interessant, dessen Populationen zum Teil sicherlich mindestens seit dem Hochmittelalter voneinander getrennt sind.

Zur Differenzierung und Variabilität an zwei Enzymen, einer Gewebeesterase (ESTX) und der 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD)[3], liegen erste populationsgenetische Daten vor, die mit Hilfe von Allozym-Elektrophoresen in Polyacrylamid-Gelen gewonnen wurden (Vogt & Aßmann 1995, Vogt 1995). Acht Populationen aus dem südlichen Teil des Naturschutzgebietes „Lüneburger Heide" und eine Population aus dem Weser-Ems-Gebiet (Hudewald beim Stift Börstel) wurden untersucht (Gesamtzahl untersuchter Individuen: 368). Für EST-X konnten fünf, für 6-PGD zwei Elektromorphen nachgewiesen werden. Die Populationen aus der Lüneburger Heide unterscheiden sich am 6-PGD-Locus nicht signifikant und am EST-X-Locus auf dem 5 %-Niveau voneinander. Das Ausmaß der Differenzierung ist an beiden Genen sehr gering. Folgen einer extremen genetischen Verarmung, wie sie bei langanhaltenden „Flaschenhälsen" („bottlenecks") mit sehr wenigen Individuen auftreten, sind für die untersuchten *Carabus glabratus*-Populationen nicht nachweisbar. Bemerkenswert sind die geringen Unterschiede in den Allelfrequenzen besonders deshalb, weil die untersuchten Populationen vermutlich aus unterschiedlichen Reliktarealen stammen. Vielleicht liegt damit auf genetischer Ebene ein Hinweis für die langfristige Existenz individuenreicher Populationen in dieser Landschaft vor. – Große Unterschiede in den Allelfrequenzen bestehen zu der Population aus dem Hudewald bei Börstel.

Weitere 7 untersuchte Enzyme erwiesen sich als nicht polymorph.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

5.1.2 Die Struktur von Hudewald-Standorten und ihr Einfluß auf die Zusammensetzung ausgewählter Zönosen

Hudewälder sind im Vergleich zu Wirtschaftshochwäldern reicher strukturiert: Tab. 6 gibt in Anlehnung an Pott & Burrichter (1983) die wesentlichen Strukturunterschiede wieder (s. auch Abb. 14 und 15).

Im folgenden interessiert uns die Frage, welche Rolle diese Hudewald-Strukturen auf die Zusammensetzung einzelner Zoozönosen spielen. Besitzt ein Hudewald eigene Zoozönosen und, wenn ja, lassen sich Gründe für das spezifische Vorkommen einzelner Arten und Artengruppen benennen? Vossel (1994) hat versucht, diese Frage an ausgewählten Arthropoden-Gruppen (Chilopoda, Diplopoda, Carabidae) des ehemaligen Hudewaldes Bentheimer Wald (Bad Bentheim) zu beantworten. Die Untersuchungsflächen liegen zum einen in einem Stellario-Carpinetum periclymenetosum, das noch eine alte Hude- und Schneitelwald-Struktur zeigt, zum anderen in einem Stellario-Carpinetum periclymenetosum, das in einen Wirtschaftshochwald überführt wurde. Solche Bestände bilden im Gebiet z.T. Übergänge zum Lonicero-Fagetum (nähere Angaben zum Untersuchungsgebiet s. Pott & Burrichter (1983), Pott & Hüppe 1991). Angewandt wurde einerseits die Barber-Fallenmethode, andererseits die Hitze-Extraktion von Bodenproben mit der Kempson-Apparatur (Firma Behre).

Insgesamt konnten in den Untersuchungsflächen in einem Zeitraum von Anfang April bis Ende September 11 Chilopoden- (Tab. 7), 8 Diplopoden- (Tab. 7) und 32 Carabiden-Arten (Tab. 8) nachgewiesen werden. Als Ergebnis ist dabei festzuhalten, daß die ehemaligen Hudewald-Flächen



Abb. 14: Stellario-Carpinetum mit Hudewald-Struktur (Bad Bentheim). Foto Aßmann.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 15: Stellario-Carpinetum mit Wirtschaftshochwald-Struktur (Bad Bentheim). Foto Aßmann.

artenreicher an Chilopoden, Diplopoden und Carabiden sind als die Wirtschaftshochwald-Fläche. Diese Beziehung läßt sich auch mit dem Rarefaction-Verfahren (Vergleich von Fangergebnissen unterschiedlicher Individuenzahl bzw. unterschiedlicher Erfassungseinheit) beschreiben (s. dazu Achtziger et al. 1992). Die Darstellung der Ergebnisse erfolgte in Shinozaki-Kurven (Shinozaki 1963, zitiert nach Achtziger et al. 1992) bzw. über Preston-Verteilungen (Preston 1949).

Tab. 6: Strukturvergleich: Hudewald und Wirtschaftshochwald (in Anlehnung an Pott & Burrichter 1983).

Ehemaliger Hude- und Schneitelwald	**Wirtschaftshochwald**
verschiedenaltriger und ungleichmäßiger Bestandsaufbau Wechsel von lichten und schattigen Partien	gleichaltriger und gleichmäßiger Bestandsaufbau
ausgeprägte und unregelmäßig verteilte Strauchschicht	gering ausgebildete Strauchschicht
überwiegend bewehrte Sträucher (z.B. *Ilex aquifolium*)	wenig bewehrte Sträucher
unregelmäßig verteilte Krautflora mit stark unterschiedlichen Deckungsgraden	relativ gleichmäßig verteilte Krautflora

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 7: Durch Bodenfallen ermitteltes Artenspektrum an Chilopoden und Diplopoden in 2 Hudewald-Bereichen und an einem Standort des Wirtschaftshochwaldes (je 8 Fallen über einen Zeitraum von April bis September).

Stellario-Carpinetum periclymenetosum	**Hudewald-fläche 1**	**Hudewald-fläche 2**	**Wirtschafts-Hochwald**
Artenzahl: Chilopoda	10	9	5
Artenzahl: Diplopoda	8	6	4
Chilopoda			
Lithobius agilis	×	–	–
Necrophloeophagus flavipes	×	–	–
Lithobius curtipes	×	×	–
Strigamia acumunata	×	×	–
Schendyla nemorensis	×	×	–
Lithobius calcaratus	–	×	–
Lithobius dentatus	×	×	×
Lithobius crassipes	×	×	×
Lithobius forficatus	×	×	×
Lithobius piceus	×	×	×
Brachygeophilus truncorum	×	×	×
Lithobius sp./juv. indet.	–	×	×
Diplopoda			
Tachypodoiulus niger	×	–	–
Cylindroiulus nitidus	×	–	–
Julidae juv. indet.	×	–	–
Craspedosoma rawlinsii	×	×	–
Ophyiulus pilosus	×	×	–
Glomeris marginata	×	×	×
Julus scandinavicus	×	×	×
Polydesmus denticulatus	×	×	×
Cylindroiulus punctatus	×	×	×

Die Shinozaki-Kurven für Chilopoden, Diplopoden und für Carabiden belegen, daß die Artenzahlen im Bereich der beiden Hudestandorte H1 und H2 wesentlich höher liegen als die des Wirtschaftshochwaldes (Abb. 16). Im Falle der Carabiden wurde in einer der beiden Hudewald-Flächen die höchste Diversität mit 27 Arten erreicht, in der anderen mit 21 Arten, gegenüber nur 16 Arten des Wirtschaftshochwaldes. Eine asymptotische Annäherung der Kurven ist in den meisten Fällen noch nicht erfolgt, dies belegt, daß mit dieser Methode und mit dem zugrundegelegten Erfassungsaufwand wahrscheinlich noch nicht alle vorhandenen Arten festgestellt wurden. Innerhalb der Shinozaki-Kurven kann ein Sättigungswert (4 Arten bei 5 Barber-Fallen) nur für die Diplopoden im Wirtschaftshochwald belegt werden.

Das Verhältnis Artenzahl zu Individuenzahl steht in einem Lebensraum in einem spezifischen Verhältnis. Nicht jeder Lebensraum lizenziert das Vorkommen besonders

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 8: Durch Barber-Fallen ermitteltes Artenspektrum und mittlere Fangraten der Carabiden (berechnet auf einen Zeitraum von 14 Tagen) in 2 Hudewald-Bereichen und an einem Standort des Wirtschaftshochwaldes (je 8 Fallen über einen Zeitraum von April bis September). Die ökologische Eingruppierung erfolgte nach Barner (1937, 1949, 1954), Lindroth (1945), Giers (1973) und Marggi (1992); in Klammer Arten, die in unmittelbarer Umgebung der Fangstellen nachgewiesen wurden.

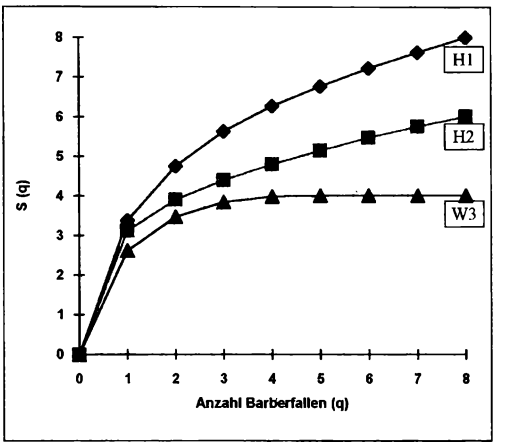
Stellario-Carpinetum periclymenetosum	**Hudewald-fläche 1**	**Hudewald-fläche 2**	**Wirtschafts-Hochwald**
Artenzahl	21	27	16
stenotope Waldarten			
Abax parallelus	1,3	1,0	–
Platynus assimilis	0,1	2,9	–
Notiophilus rufipes	–	–	0,1
eurytope Waldarten	–		
Abax parallelepipedus	32,0	32,2	27,2
Carabus problematicus	22,0	18,4	33,8
Carabus purpurascens	12,6	6,1	9,4
Pterostichus oblongopunctatus	58,4	78,5	71,9
Cychrus caraboides	0,5	–	0,3
Notophilus biguttatus	3,6	6,5	1,4
Leistus rufomarginatus		0,9	0,2
Arten mit Schwerpunktvorkommen in Wäldern			
Pterostichus niger	33,7	24,9	13,6
Carabus coriaceus	0,9	0,1	0,3
Harpalus quadripunctatus	–	0,1	0,5
hygrophile Arten			
Pterostichus rhaeticus	0,2	5,6	–
Pterostichus strenuus	0,2	1,4	–
Loricera pilicornis	0,1	0,1	–
Pterostichus nigrita	–	4,0	–
Patrobus atrorufus	–	0,3	–
Pterostichus diligens	–	0,2	–
Leistus terminatus	–	(0,3)	–
Bembidion mannerheimi	–	(0,24)	
Patrobus atrorufus	–	(0,24)	
heliophile Arten			
Amara communis	0,1	–	–
Amara similata	0,1	0,2	–
Bembidion lampros	0,7	0,2	0,1
Harpalus latus	0,1	0,1	–
Pterostichus melanarius	–	5,2	–
Clivina fossor	–	0,1	–
Poecilis versicolor	–	–	0,1
ausgesprochen euytop			
Nebria brevicollis	2,9	2,6	0,1
Carabus nemoralis	1,7	1,7	0,9
Carabus granulatus	0,2	0,1	0,3

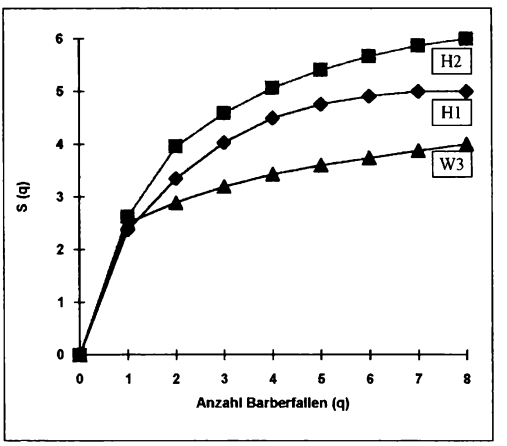
©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

vieler Arten oder Arten, die in hoher Dominanz vorkommen. Sehr übersichtlich stellt die Preston-Verteilung (Preston 1949) das Verhältnis: seltene/häufige Arten in einem Lebensraum dar (s. dazu Kratochwil 1991). In der Regel überwiegen in einem artenreichen Lebensraum die seltenen Arten. In einem solchen Lebensraum spiegelt diese Verteilung oft auch die des Anteils stenöker zu euryöker Arten wider. Der Anteil seltener zu häufigen Arten ist nicht nur Tiergruppenspezifisch, sondern auch vom jeweiligen Lebensraum abhängig.

Auch die in Abb. 17 dargestellten Erwartungskurven nach Preston (1949) belegen für die Carabiden eine höhere Diversität in den Hudewald-Flächen und einen höheren Anteil von seltenen Arten. Aufgrund der niedrigen Arten- und Individuenzahlen bei den Chilopoden und Diplopoden ist die Berechnung von Preston-Verteilungen bei diesen Taxa nicht sinnvoll.

Von hoher Aussagekraft ist eine genaue qualitative Analyse der in den einzelnen Untersuchungsflächen auftretenden Arten. Aufgrund der höheren Artenzahl und des besseren Kenntnisstandes über die Habitatbindung der Arten werden im folgenden hier nur die Carabiden berücksichtigt. Nur an den Hudewald-Standorten kommen stenotope Waldarten vor, die wie *Abax parallelus* auch als Reliktarten eingestuft werden können. Zwei weitere Arten-Blöcke werden einerseits durch eurytope Waldarten, andererseits durch Arten mit einem Schwerpunktvorkommen in Wäldern charakterisiert.





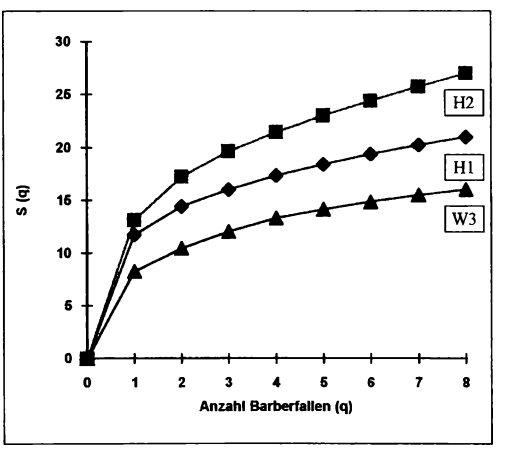
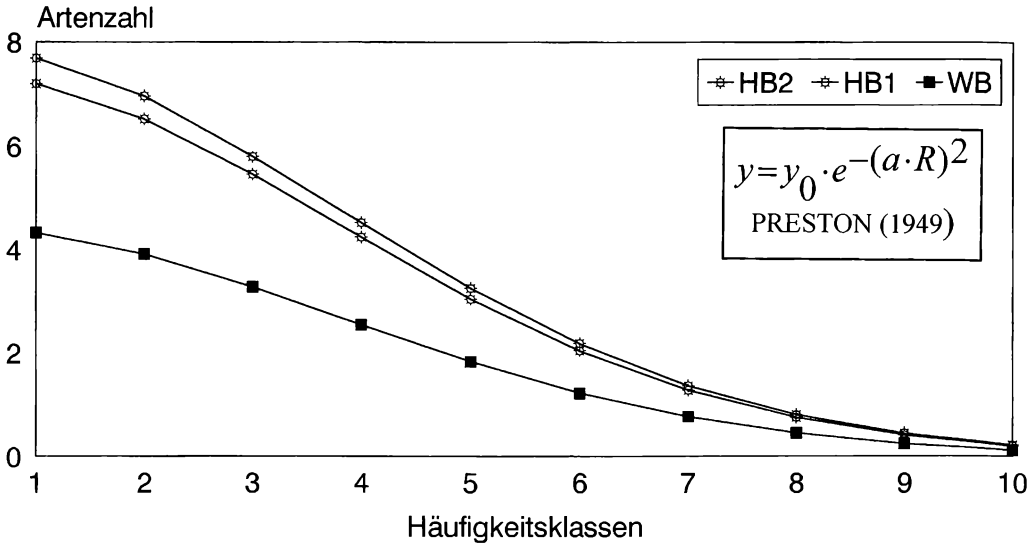
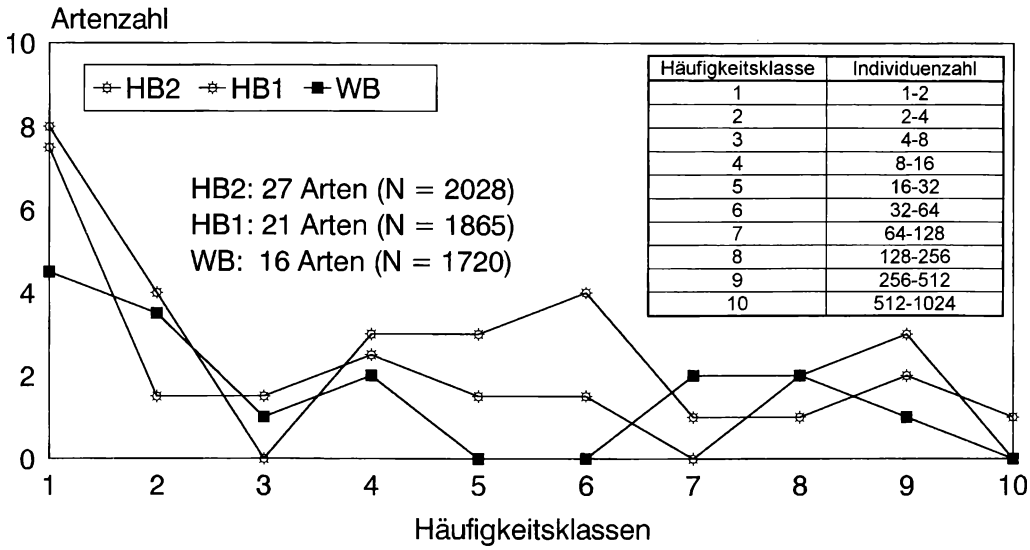


Abb. 16: Die Shinozaki-Kurven der Chilopoden (oben), Diplopoden (mitte) und Carabiden (unten) in den Untersuchungsflächen des Stellario-Carpinetum periclymenetosum anhand von Barber-Fallen-Fängen. H1 und H2 stellen Bereiche mit Hudewald-Struktur dar, bei der Fläche W1 handelt es sich um einen Wirtschaftshochwald.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.





Häufigkeitsklasse	Individuenzahl
1	1-2
2	2-4
3	4-8
4	8-16
5	16-32
6	32-64
7	64-128
8	128-256
9	256-512
10	512-1024

Abb. 17: Die Erwartungskurven (oben) nach Preston (1949) in den Untersuchungsflächen des Stellario-Carpinetum periclymenetosum anhand von Barber-Fallen-Fängen (H1 und H2: Bereiche mit Hudewald-Struktur; Fläche WB: Wirtschaftshochwald). Auf der Ordinate ist die Artenzahl, auf der Abszisse sind Häufigkeitsklassen, die Oktaven darstellen, abgetragen. In der Häufigkeitsklasse 1 sind nur Arten berücksichtigt, die mit 1–2 Individuen gefangen wurden, Häufigkeitsklasse 2 mit 2–4, 3 mit 8–16 usw. Die Originalkurven (unten) nach Preston (1949).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Bemerkenswert sind nun zwei Arten-Blöcke, die gegenüber dem Wirtschaftshochwald signifikant differenzieren: einerseits eine Gruppe mit hygrophilen Carabiden-Arten, andererseits eine mit heliophilen Vertretern.

Die hygrophilen Carabiden-Arten indizieren feuchtere Standortsbedingungen im Hudewald als im Wirtschaftshochwald (Tab. 8). *Abax parallelus* und *Platynus assimilis* stellen stenöke Waldarten mit einem ausschließlichen Vorkommen in feuchten Laubwäldern dar (z.B. Barner 1954). *Pterostichus rhaeticus*, *Pterostichus strenuus*, *Loricera pilicornis*, *Pterostichus nigrita*, *Patrobus atrorufus*, *Pterostichus diligens*, *Leistus terminatus* und *Bembidion mannerheimi* sind hygrophile Arten, dies belegen auch Angaben aus anderen Untersuchungsgebieten (Literatur s. Text zu Tab. 8).

Der Ausfall hygrophiler Arten kann auf Entwässerungsmaßnahmen an solchen Standorten im Gebiet zurückgeführt werden, die im Zusammenhang mit der Überführung des Hudewaldes in einen Wirtschaftshochwald von forstlicher Seite zu sehen sind. Doch lassen die Boden- und Grundwasserverhältnisse (Pseudogleye, echte Gleye) nur bedingt und nicht an allen Stellen eine Entwässerung der Standorte zu. Einen nicht zu unterschätzenden Einfluß stellt im Hochwald die erhöhte Interzeption und Transpiration dar, wodurch der Standort dort wesentlich trockener wird. Bei einer Hudewald-Nutzung spiegelt sich ein ähnliches analoges Phänomen wie nach einem Kahlschlag eines Waldes wider: der Standort wird feuchter, der Grundwasserspiegel steigt an.

Auch das ausschließliche Vorkommen des hygrophilen Chilopoden *Lithobius curtipes* belegt diesen Zusammenhang; zur Hygrophilie dieser Art s. u.a. Verhoeff (1925) und Jeekel (1964). Unter den Diplopoden können als hygrophile Arten *Ophyiulus pilosus* (Schubart 1934), *Craspedosoma rawlinsii* (Schubart 1934, Thiele 1959, Blower 1985) und *Cylindroiulus nitidus* (Thiele 1959) angeführt werden.

Das Vorkommen von heliophilen Arten unter den Carabiden beruht auf den mosaikartig auftretenden lichten Stellen, wo die Sonnenstrahlung aufgrund des geringen Kronenschlusses in einem Hudewald direkt bis auf den Boden trifft. In der Regel handelt es sich dabei auch um Arten (s. Tab. 8), die ihren Vorkommensschwerpunkt an Kulturstandorten haben, so in Gärten, Parkanlagen, Wiesen (s. Lindroth 1945, Barner 1949, 1954, den Boer 1977, Chiverton 1987, Marggi 1992). Auch unter den Chilopoden sind Zeigerarten solcher Standorte zu benennen: *Lithobius agilis*, *L. calcaratus*. Beide Arten sind für besonnte und trockene Standorte charakteristisch (s. dazu auch Verhoeff 1937, Rabeler 1947, 1957, Eason 1964)

Abb. 18 zeigt ein Ähnlichkeits-Diagramm, ermittelt nach den Werten der Renkonen-Zahl für die bisher untersuchten Carabiden-Zönosen des Stellario-Carpinetum. Die Renkonen-Zahl stellt hierbei ein Maß für die Übereinstimmung zweier Organismen-Bestände in den Dominanz-Verhältnissen dar (s. z.B. Schaefer 1992). Ein solches Verfahren und eine solche Darstellungsweise hat sich beim Zönosen-Vergleich bewährt, zumal Koinzidenzen der Renkonen-Zahl mit bestimmten Umweltparametern gut aufgezeigt werden können (Koth 1974, Koth & Weber 1979). Bezogen auf die Renkonen-Zahl differenzieren die Zönosen der beiden Hudestandorte deutlich gegenüber denen des Wirtschaftshochwaldes (Abb. 18).

Interessant ist der Vergleich mit dem Hudewald „Hasbruch“ bei Delmenhorst. Hier hat Janssen (1982) Carabiden einerseits in einem Stellario-Carpinetum typicum (Wirtschaftshochwald), andererseits in ei-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

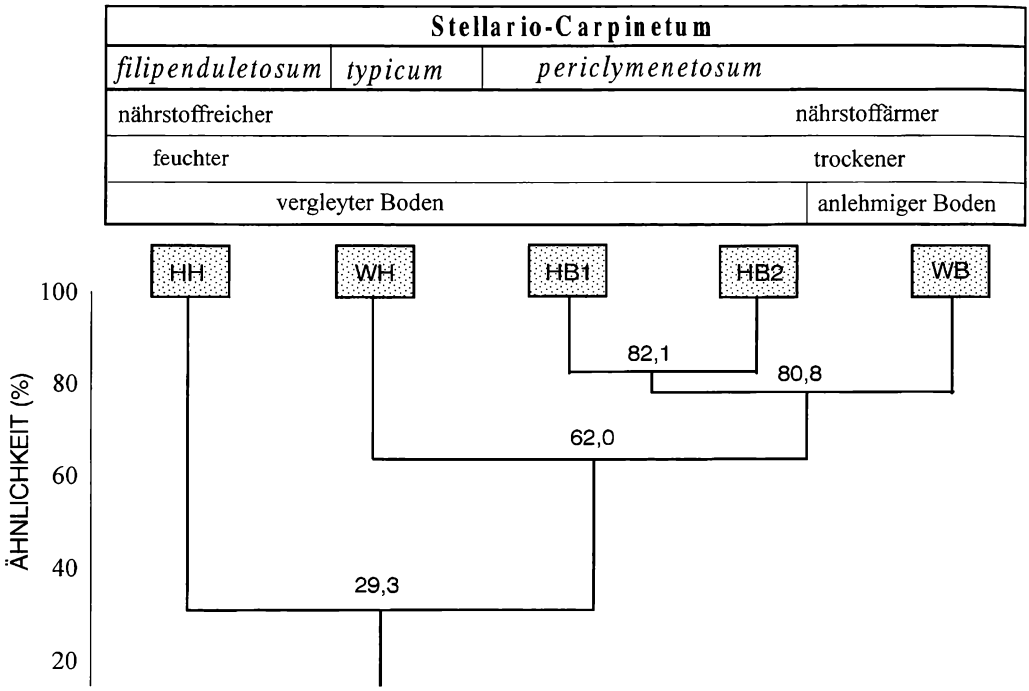


Abb. 18: Ähnlichkeits-Dendrogramm der Carabidenfauna von 3 Hudewald-Bereichen (HB1, HB2: Bentheimer Wald, nach Vossel 1994; HH: Hasbruch, nach Janssen 1982) und 2 Standorten des Wirtschaftshochwaldes (WB: Bentheimer Wald, nach Vossel 1994, WH: Hasbruch, nach Janssen 1982). Die Dendrogramm-Darstellung erfolgte in der UPGMA-Form (unweighted pair group method using arithmetic averages) nach Sneath & Sokal (1973). Weitere Erläuterungen s. Text.

nem Hudewald-Bestand eines Stellario-Carpinetum filipenduletosum erfaßt. Seine in das Dendrogramm eingearbeiteten Daten ergeben eine Übereinstimmung im Rahmen des Vergleiches von Carabiden-Zönosen von Hudewald- und Wirtschaftswald-Standorten.

Ein völlig identisches Ergebnis erhält man bei Verwendung des Wainstein-Index, bei dem die gemeinsam auftretenden Arten und ihre relativen Häufigkeiten Berücksichtigung finden. Er beinhaltet sowohl die Renkonen-Zahl als auch den Jaccard-Index, der die Artenidentität aufzeigt.

Das in Abb. 18 dargestellte Dendrogramm entspricht in seiner Anordnung der Reihenfolge der einzelnen Standorte hinsichtlich bestimmter Umweltgradiente (Feuchtigkeit, Nährstoff-Gehalt, Boden-Typ).

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Hudestandorte bedingt u.a. auch aufgrund ihrer besonderen Struktur durch eigene Zoo-Taxozönosen charakterisiert werden können. Diese Ergebnisse belegen u.a. auch, welche große Bedeutung der pflanzensoziologischen Standortsansprache für die Interpretation der faunistischen Analyse zukommt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

5.2 Coleopteren-Zönosen charakteristischer Landschafts-Strukturen

5.2.1 Xylobionten-Synusien

Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands weisen eine Reihe von besonderen Teillebensräumen auf, die in der umgebenden heutigen Kulturlandschaft fast ausnahmslos verschwunden sind. Zu diesen Habitattypen gehören Tot- und Altholz-Bestände, die von vielen xylobionten Käferarten bewohnt werden. In einigen Faunistiken finden sich verstreut Angaben zum Vorkommen dieser Arten (z. B. Schnellkäfer, Elateridae, s. Zeising & Sieg 1978). Da die meisten Arten sehr differenzierte Ansprüche an ihren Entwicklungsort stellen, z.B. günstige Exposition oder Rindenverletzung, sind unterschiedliche Synusien bei den vielgestaltigen Wuchsformen der Mast- und Solitär-Eichen zu erwarten. Über erste stichprobenhafte Handaufsammlungen an Hudeeichen ließen sich eine Reihe stark gefährdeter Arten nachweisen, z.B. der Tetratomide *Tetratoma desmaresti*, der in norddeutschen Faunistiken entweder nicht oder nur in Einzelexemplaren genannt wird. So war die Art im Niederelbe-Gebiet und in Schleswig-Holstein über 100 Jahre verschollen, bis 1978 ein Neufund gelang (Lohse 1986). Im NSG „Borkener Paradies" lebt diese Art in verpilzten Eichenzweigen (leg. W. Starke). – Auch in Buchen der emsländischen Hudelandschaften leben bemerkenswerte Xylobionte: So besiedelt *Sinodendron cylindricum* die weißfaulen Holzpartien der „Reiserbuchen", die für das „Tinner Loh" so charakteristisch sind.

Zu den charakteristischen Sträuchern nordwestdeutscher Hudelandschaften muß man den Wacholder (*Juniperus communis*) rechnen (Pott & Hüppe 1991, Pott 1993, Hüppe 1995). Aufgrund seiner aromatischen Bitterstoffe und der stacheligen Nadeln findet ein Verbiß durch Weidevieh nur selten statt, so daß sich die Bestände lokal zu Gruppen oder sogar dichten Gebüschen entwickeln konnten, in deren Schutz dann auch Bäume heranwachsen. Entomofaunistisch wurde der Wacholder bisher nur in England intensiv untersucht (Ward 1977, Ward & Lakhani 1977). Aus Nordwestdeutschland liegen nur wenige verstreute faunistische Angaben vor. Deshalb interessierte uns die Verbreitung der beiden Coleopteren, die bei uns ausschließlich am Wacholder auftreten: der Borkenkäfer *Phloeosinus thujae* und der Bockkäfer *Phymatodes glabratus*. Mehrere hundert Bohrlöcher des Scolytiden pro älterem Wacholder-Individuum konnten in der „Haselünner Kuhweide" von uns gezählt werden. *Phymatodes glabratus* entwickelt sich zumindest in Mitteleuropa ausschließlich in älterem Wacholderholz. Erst vor wenigen Jahrzehnten wurde diese Art aus Nordwestdeutschland nachgewiesen: Lüneburger Heide (Lohse leg. 1963), Bockholter Berge, „Haselünner Kuhweide" (Stöver 1965, 1972). Überraschend waren deshalb einige Nachweise dieses seltenen Käfers. Neben dem in den 60er Jahren bekannt gewordenen Vorkommen in der „Haselünner Kuhweide" (Stöver 1965), das bisher als nordwestlichstes Vorkommen angesehen wurde, konnte die Art nun auch in einigen anderen Hudelandschaften nachgewiesen werden („Meppener Kuhweide", „Wacholderhain Börger"). Auch für das Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide" ist diese Art erneut festgestellt worden („Totengrund" bei Sellhorn).

In biozönologischen Studien blieben diese Gruppen bisher unberücksichtigt, obwohl gerade hier Untersuchungen – besonders aus der Sicht des Naturschutzes – dringend notwendig sind. Etwa 60 % aller xylobionten Käferarten der Bundesrepublik Deutschland

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

werden derzeit auf der Roten Liste der gefährdeten Tiere geführt (Geiser 1984).

5.2.2 Coleopteren-Zönosen unterschiedlicher Offenland-Standorte

Einen wesentlichen Schwerpunkt unserer Arbeiten bilden auch hier Untersuchungen einzelner Taxozönosen auf der Basis des pflanzensoziologischen Rasters. Abb. 19 zeigt exemplarisch die Fangfrequenzen charakteristischer Arten innerhalb eines Transektes von einem Spergulo-Corynephoretum typicum über ein Spergulo-Corynephoretum cladonietosum zu einem Diantho-Armerietum bis hin zu einem Lolio-Cynosuretum typicum auf. Das Corynephoretum ist besonders durch 4 Arten charakterisiert; die ersten 3 Arten sind Laufkäfer, *Morychus aenaeus* ist ein Pillenkäfer (Byrrhidae). Daß diese Arten im Diantho-Armerietum und im Lolio-Cynosuretum fehlen, hat sicherlich mikroklimatische Gründe. Bemerkenswert ist auch hier die präzise Zuordnungsmöglichkeit zu unterschiedlichen Subassoziationen: im „typicum" treten *Calathus ambiguus* und *Harpalus neglectus*, im cladonietosum *Harpalus smaragdinus* und *Morychus aenaeus* auf.

Eine ähnliche Carabidenfauna wie die Corynephoreten weist auch das Genisto-Callunetum auf. Die xerophilen *Calathus*-Arten kommen zum Beispiel in beiden Gesellschaften vor. In *Cladonia*-reichen Heiden und Sandtrockenrasen lebt auch der seltene Carabide *Cymindis macularis* (Lindroth 1945, Aßmann & Starke 1990). Diese Art konnte vor über 10 Jahren von Herrn Suntrup, Göttingen, und 1993 von uns im Dalumer Feld (westlich des „Wachendorfer Wacholderhains") nachgewiesen werden. In einem Mosaik aus Hudebäumen, Säumen, Mänteln und Sandtrockenrasen gelang der Nachweis des an *Carex arenaria* monophag lebenden Buprestiden *Aphanisticus pusillus*. Diese Art konnte in den großflächigen Corynephoreten mit ausgedehnten Beständen der Futterpflanze nicht gefunden werden. Offensichtlich ermöglichen die lokalklimatisch günstigen Bedingungen eines Hudemosaiks das Überleben dieser thermophilen Art am Nordrande seiner Verbreitung. *Aphanisticus pusillus* stellt damit ein gutes Beispiel für die Bedeutung von ineinander verzahnten Landschaftsstrukturen für den Artenschutz dar.

Ökologisch bedeutsam sind ferner aus Coleopteren aufgebaute Zersetzer-Synusien, die an die Exkremente von Weidetieren gebunden sind. Viele dieser koprophilen Arten sind nicht nur an eine bestimmte Form von Faeces gebunden, sondern zudem von der Raum-Zeit-Stabilität ihres Substrates abhängig. Nur über lange Epochen durch Großvieh beweidete Flächen – wie in diesen Hudelandschaften der Fall – können einen großen Artenreichtum aufweisen, der auf anderen Weideplätzen nicht mehr gegeben ist. Leider wurde auch diesen Arten der Hudegebiete bis heute keine intensivere Studie gewidmet, obwohl erste faunistische Aufnahmen besondere und in Niedersachsen fast ausgestorbene Arten wie zum Beispiel den Kotkäfer *Copris lunaris* aufwiesen.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

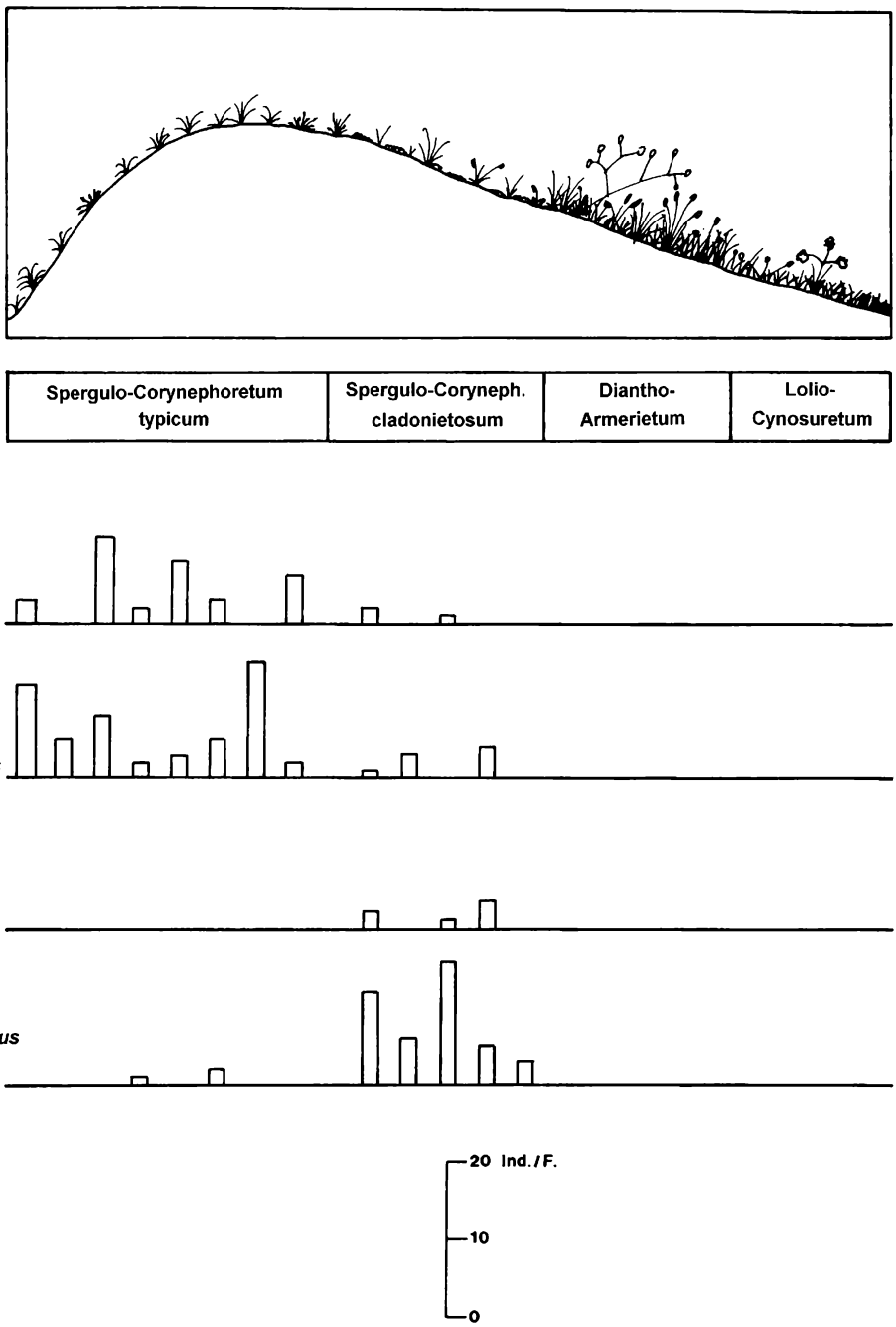
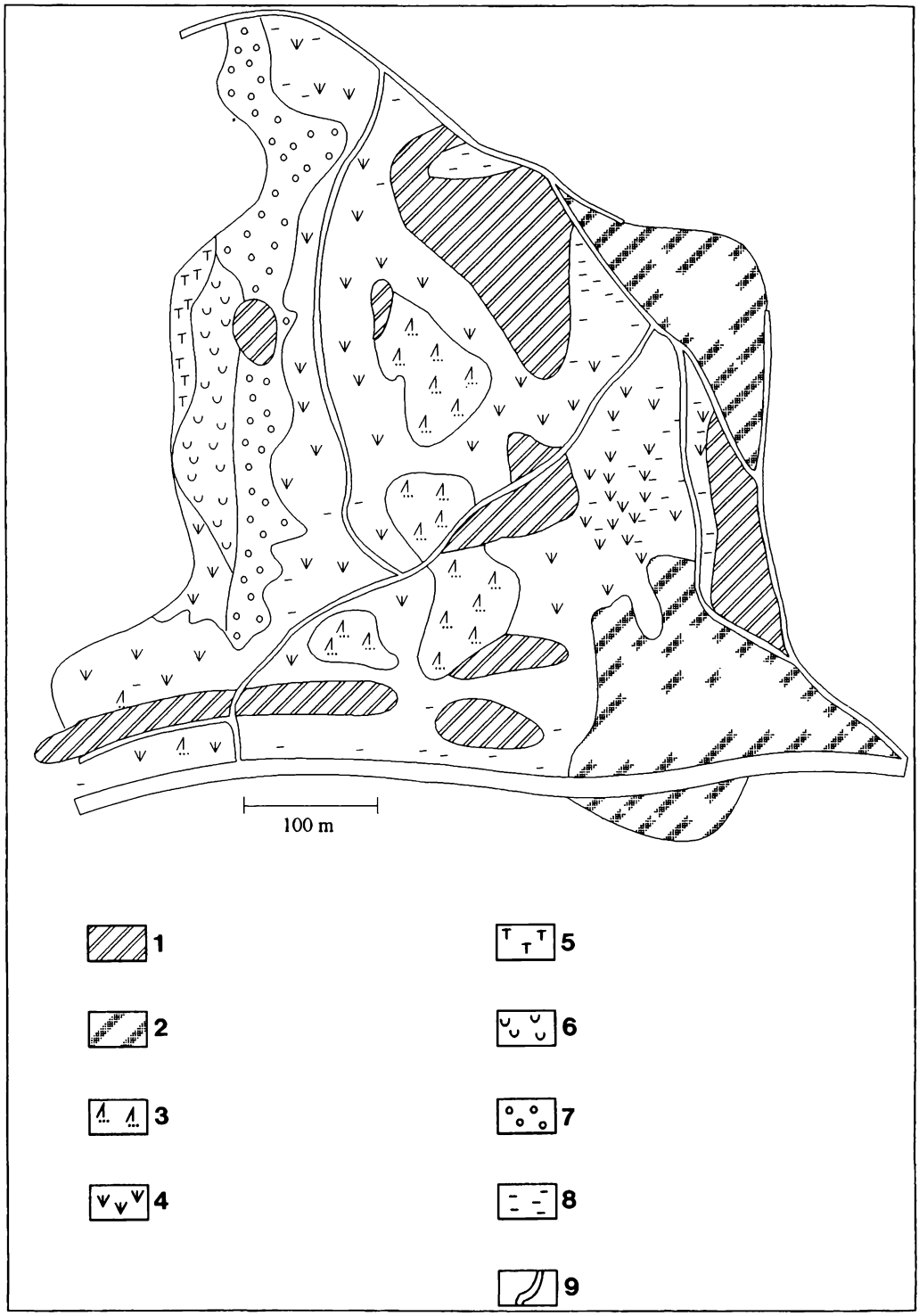


Abb. 19: Häufigkeiten von vier charakteristischen Käferarten in einem Transekt, der für Hudelandschaften charakteristische Triftgesellschaften enthält: Spergulo-Corynephoretum typicum (8 Fallen), Spergulo-Corynephoretum cladonietosum (5 Fallen), Diantho-Armerietum (5 Fallen), Lolio-Cynosuretum typicum (5 Fallen). „Borkener Paradies", 1993. Angegeben sind die Fangzahlen (Individuen/Falle).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

5.3 Hudelandschaften, ihre Bedeutung für die Ornithofauna

5.3.1 Einführung

Aufgrund ihrer hohen Struktur-Diversität bieten sich Hudelandschaften auch für avifaunistische Untersuchungen an. Gerade die durch Hude- und Schneitelwirtschaft geprägten alten Baumbestände sollten für Höhlenbrüter geeignete Lebensräume darstellen. Aus diesem Grund hat Niemann (1994) Bestandsgrößen, Habitatwahl und Habitatnutzung von Meisen (Paridae und Aegithalidae) in den Hudegebieten „Wacholderhain Wachendorf" und „Meppener Kuhweide" untersucht. Analog zu unseren Untersuchungen an Arthropoden wird auch hier aufbauend auf pflanzensoziologisch charakterisierten Vegetationskomplexen Bezug zu den Landschafts-Typen (Betulo-Quercetum-, Lonicero-Fagetum-, Querco-Ulmetum- und Carpinion-Landschaft) genommen.

Der auf einer Düne der Emsterrasse gelegene „Wacholderhain Wachendorf" wird im wesentlichen durch die hudebedingten Ersatz-Gesellschaften des Betulo-Quercetum charakterisiert (Abb. 20, 21). Heute finden sich hier großflächig und dominierend Heidekrautbestände (Genisto-Callunetum). Sehr fragmentarisch stockt an einzelnen Stellen noch ein lichter Stieleichen-Birkenwald. Einzelbäume wie Birken (*Betula pendula*), Kiefern (*Pinus sylvestris*) und Eichen (*Quercus robur*) geben dem Gebiet ein parkartiges Aussehen, letztere tragen fast alle Zeichen der früheren Hudewirtschaft (Kappungsformen, Schneitel- und Verbiß-Male). An Windanrissen wächst das Spergulo-Corynephoretum canescentis in unterschiedlichen Ausbildungen (typicum, cladonietosum, agrostietosum). Große Bereiche sind mit dem Wacholderbusch bestanden (Dicrano-Juniperetum), der zu Hunderten übermannshoch die Physiognomie dieser

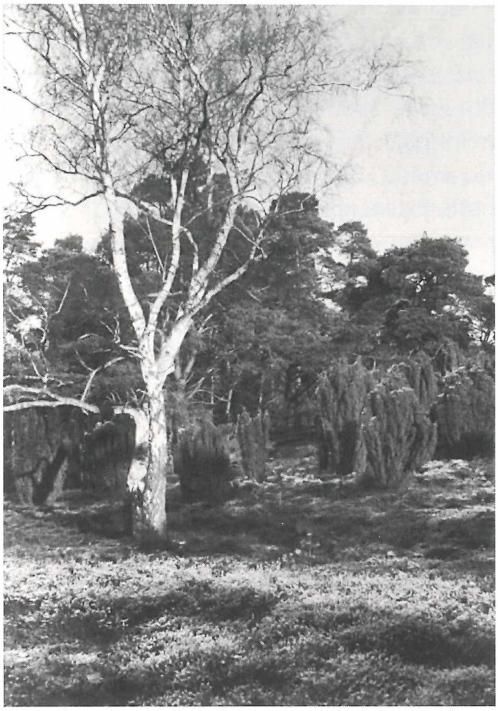
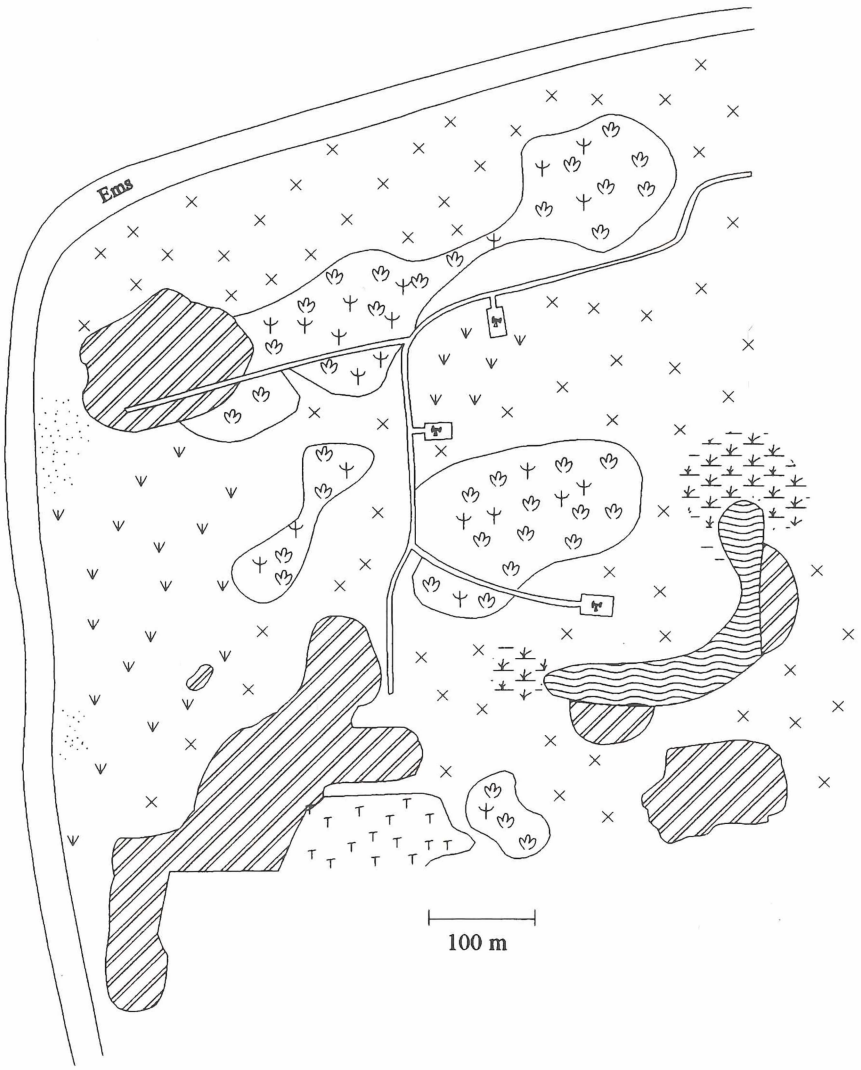


Abb. 21: Betulo-Quercetum-Vegetationskomplex „Wacholderhain Wachendorf". Foto Kratochwil..

Abb. 20: Vereinfachte Vegetationskarte des Untersuchungsgebietes Wacholderhain „Wachendorf" (Niemann 1994 in Anlehnung an Pott & Hüppe 1991). 1: Fichtenbestand (Betulo-Quercetum fragm.), 2: Eichen-Buchenbestand (Fago-Quercetum fragm.), 3: Kiefernforst, 4: Heidebestand mit vereinzelten Wacholdergruppen (Genisto-Callunetum typicum und Fragm., Subass. von *Molinia coerulea* Var. mit *Empetrum nigrum*), 5: Drahtschmielenflur (Genisto-Callunetum mit Degenerationsstadien von *Deschampsia flexuosa*), 6: Wacholder-Pfeifengrasbestände (Dicrano-Juniperetum molinietosum), 7: Wacholder-Kiefernbestand (Dicrano-Juniperetum mit *Pinus sylvestris* und *Quercus robur*), 8: Gesellschaften der Molinio-Arrhenatheretea, zum Teil ruderal beeinflußt, 9: Weg.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Heide prägt. Der „Wacholderhain Wachendorf" repräsentiert somit par excellence das Bild einer anthropo-zoogen überformten Betulo-Quercetum-Landschaft. Angrenzend an diesen Landschaftstyp wächst ein über 200-jähriger Buchenbestand, ein fragmentarisch ausgebildetes, aus einer Pflanzung im 15.–16. Jahrhundert hervorgegangenes Lonicero-Quercetum. Eine ausführliche Gebietsbeschreibung und eine genaue pflanzensoziologische Charakterisierung dieses Gebietes geben Pott & Hüppe (1991).

Auch die „Meppener Kuhweide", die in einer Emsschleife liegt, zeigt ein reichhaltiges Vegetationsmosaik aus Sandtrockenrasen (Spergulo-Corynephoretum canescentis, Diantho-Armerietum, Agrostis coarctata-Gesellschaft), Flutmulden (Agropyro-Rumicion-Gesellschaften, z.B. das Ranunculo-Agropyretum), Eichen-Hudewald-Komplexen und Wacholder-, Eichen- und Schlehenbeständen (Abb. 22, 23). Charakteristisch sind der Wacholderbusch, das Roso-Juniperetum und der Schlehen-Hainbuchen-Busch, das Pruno-Carpinetum. Weite Flächen bilden Weiden, die dem Lolio-Cynosuretum zuzuordnen sind. Die potentielle natürliche Vegetation stellt in weiten Bereichen einen Eichen-Auenwald (Querco-Ulmetum) im Komplex mit dem Lonicero-Fagetum dar. Im Eichen-Auenwald ist in der Baumschicht mit hohem Anteil die Hainbuche (*Carpinus betulus*) vertreten, wodurch eine vermittelnde Situation zum Carpinion auftritt (s. auch Trautmann & Lohmeyer 1962). Die meisten Ersatzgesellschaften gehören dem Lonicero-Fagetum und dem Carpinion-Vegetationskomplex an. Die Vegetation und das Gesellschaftsmosaik der „Meppener Kuhweide" wird bei Pott & Hüppe (1991) sowie bei Dierschke (1985) ausführlich beschrieben.

Abb. 22: Vereinfachte Vegetationskarte des Untersuchungsgebietes „Meppener Kuhweide" (Niemann 1994 in Anlehnung an Pott & Hüppe 1991). 1: Eichen-Hudewald, 2: Wacholder-Eichenbestand, 3: Wacholder-Eichen-Schlehenbestand mit vereinzelter Hundsrose (Roso-Juniperetum fragm.), 4: Weißdorn-Hainbuchen-Schlehenbestand (Pruno-Carpinetum), 5: Trockenrasen (Corynephoretum canescentis, *Agrostis coarctata*-Gesellschaft, Diantho-Armerietum), 6: Magerweiden (Lolio-Cynosuretum luzuletosum, Lolio-Cynosuretum deschampsietosum), 7: Gesellschaften des Calthion, Phragmition und Agropyro-Rumicion, 8: Flutmeldenrasen (Ranunculo-Alopecuretum), 9: Sanddünen (Corynephoretum canescentis), 10: Weg, 11: Ölpumpe.

Folgende Ziele wurden im Rahmen dieser Untersuchung verfolgt (zur Methode s. Niemann 1994):

- Aufnahme der Winter- und Sommer-Vogelbestände von Kohlmeise (*Parus major*), Blaumeise (*P. caeruleus*), Weidenmeise (*P. montanus*), Sumpfmeise (*P. palustris*), Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*), Tannenmeise (*P. ater*) und Haubenmeise (*P. cristatus*) in bezug auf Diversität, Dominanz und Abundanz.
- Feststellung der Reviere und Charakterisierung der Habitate hinsichtlich der Vegetation und bestimmter struktureller Eigenschaften.
- Angaben über die Habitatnutzung (Revierwahl, Reviergröße; Beobachtungen zur Nahrungssuche und -wahl im Winter und Sommer; Analyse der Niststandorte und des Nistmaterials).
- Aufzuchterfolg.

Im folgenden seien unter Berücksichtigung des Landschaftsbezugs die folgenden 3 Themenkomplexe besprochen:

1) Die Bindung der Weiden- und Schwanzmeise an den Wacholder.
2) Die Bedeutung hudespezifischer Baumarten und -strukturen für die Ganzhöhlenbrüter.
3) Die unterschiedlichen Nahrungshabitate in verschiedenen Landschaften.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

5.3.2. Die Beziehung der Weiden- und Schwanzmeise *(Parus montanus, Aegithalos caudatus)* zum Wacholder *(Juniperus communis)*

Weidenmeise

Weidenmeisen treten in beiden Untersuchungsgebieten bevorzugt in reinen Wacholder-Beständen auf. Dem Wacholder kommt dabei eine große Bedeutung als Versteck- und Nahrungsplatz, nicht jedoch als Nistplatz zu.

a) Versteckplatz

Der winterliche Insektenmangel wird im wesentlichen durch Fichten-, Kiefern- und Wacholdersamen kompensiert, die im Wacholder versteckt werden (s. auch Haftorn 1956, Gibb 1960, Ludescher 1973). Untersuchungen von Haftorn (1954, 1956) in Ost-Norwegen belegen, daß Weidenmeisen im Winter beträchtliche Mengen an Wacholdersamen aufnehmen können oder als Vorrat anlegen. Als Vorratsverstecke dienen vorwiegend Spalten, Moos- und Flechtenrasen grobborkiger Stämme und Äste von Laubbäumen (Haftorn 1956) sowie auch die Ansatzpunkte der Coniferennadeln (Gibb 1960, Ludescher 1973). Von Vorteil ist im Falle des Wacholders, daß er als immergrüne Art über das ganze Jahr günstige Versteck-Möglichkeiten liefert; aus diesem Grund wird er sicher auch bevorzugt in den



Abb. 23: Vegetationskomplex im Bereich der „Meppener Kuhweide", bestehend aus Waldfragmenten des Querco-Ulmetum, angereichert mit Elementen des Carpinion, vorgelagerte Strauchmäntel und Saumgesellschaften. Weite Bereiche im Gebiet stellen Weiden (Lolio-Cynosuretum) dar, eingesprengt, z.T. auch sehr großflächig ausgeprägt, ist der Wacholderbusch (Roso-Juniperetum). Foto Niemann.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Untersuchungsgebieten als Versteckplatz genutzt.

b) Nahrungsplatz

Im Sommer (aber auch im Winter) fand die Nahrungssuche im Untersuchungsgebiet „Wachendorf" schwerpunktmäßig am Wacholder statt, in der „Meppener Kuhweide" jedoch vorzugsweise an der Schlehe und nur gelegentlich an Eichen, Kiefern, Totholz und am Wacholder. Wie noch im folgenden in Kapitel 5.3.4 (Die unterschiedlichen Nahrungshabitate in den verschiedenen Landschaften) näher ausgeführt wird, hängt dies wohl mit dem unterschiedlichen Nahrungshabitat-Spektrum beider Gebiete zusammen. Das Corno-Prunetum bietet im Bereich der „Meppener Kuhweide" ein weitaus umfangreicheres Nahrungsangebot als das dortige Roso-Juniperetum. Im Bereich der Betulo-Quercetum-Landschaft im „Wacholderhain Wachendorf" gibt es kein Corno-Prunetum, folglich nutzt die Weidenmeise dort den Wacholder im Dicrano-Juniperetum. Es fällt darüberhinaus auf, daß *Rosa canina* als Spreizklimmer an *Juniperus communis* emporwächst und somit den Meisen den freien Zugang an die Wacholderborke verwehrt oder sie sehr behindert. Folglich stellt das Roso-Juniperetum ein ungünstigeres Nahrungshabitat dar als das Dicrano-Juniperetum, wo *Rosa canina* fehlt.

Im Lebensraum der Weidenmeise spielt in den beiden Untersuchungsgebieten somit der Wacholder eine wichtige Rolle als Versteck- und Nahrungsplatz, das Dicrano- bzw. Roso-Juniperetum ist jedoch nur ein Teillebensraum. Als Nistplatz hat der Wacholder für die Weidenmeise keine Bedeutung. Im Vergleich zu den meisten anderen Meisen-Arten legt sie sich ihre Nisthöhlen selbst an, vor allem in morschem Holz der Eiche, im morschen Weißdorn (s. Kapitel 5.3.3: Die Bedeutung hudespezifischer Baumarten und -strukturen für Ganzhöhlenbrüter).

Schwanzmeise

Eine außerordentlich starke Bindung an den Wacholder hat in beiden Untersuchungsgebieten die Schwanzmeise. Auch hier ist das Dicrano- (bzw. Roso-) Juniperetum ein wichtiger Teillebensraum. Als euryöker Insekten- und Spinnenfresser bevorzugt die Schwanzmeise als Nahrungsplatz Eichen, aber auch Schlehen. Von besonderer Bedeutung ist der Wacholder vor allem als Nistplatz. Die Schwanzmeisen-Nester wurden in beiden Gebieten ausschließlich in freistehendem Wacholder angelegt; Astgabeln in 1,5-2,2 m Höhe dienen hierbei als Stützstrukturen (Abb. 24).



Abb. 24: Zwischen Stützästen angelegtes mit Flechten besetztes Schwanzmeisen-Nest im Wacholder. Foto Niemann.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 25: Schwanzmeisen-Nest mit einem ungewöhnlich hohen Anteil an Wacholderborke. Foto Niemann.

Über die Zusammensetzung des Nistmaterials sind in der Literatur einige Angaben gemacht worden; Moose, Flechten, Spinnfäden, Coniferennadeln, Knospenschuppen und Insekten-Puppen werden benannt (s. z.B. Hinde 1952, Gentz 1955, Melde 1954, Riehm 1970, Heckendorf & Hansen 1982, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Vorherrschend als Nistmaterial ist bei allen Schwanzmeisen-Nestern, die in den beiden Untersuchungsgebieten gefunden wurden (Tab. 9), das epiphytische Moos *Hypnum mamillatum* (= *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*), das gerade bis sichelförmige Phyllide besitzt und eine dünne, an senkrechten Baumstämmen hängende Wuchsform hat. Die am Boden vorkommenden Arten, z. B. *Hynum cupressiforme* (unregelmäßig verzweigt mit ovalen bis lanzettlichen Phylliden) wurde nie verwendet. Der Grund ist höchstwahrscheinlich darin zu suchen, daß die langen und dünnen Wuchsformen viel besser in das Nest eingeflochten werden können als die verzweigten.

Ferner eingearbeitet sind Flechten, im wesentlichen die Blattflechte *Hypogymnia physodes*. Eine große Rolle spielt auch Wacholderborke (Abb. 25), die mit Moosen und Spinnfäden verflochten wird (s. auch Melde 1954). Eingearbeitete Wacholdernadeln und die Scheinbeeren des Wacholders ergeben eine hervorragende Tarnung, so daß ein Nest schon aus geringer Entfernung kaum zu entdecken ist, s. dazu auch Riehm 1970, Mildenberger 1984, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993 (Abb. 26). Flechten werden als unabkömmliche Requisite für den Nestbau angesehen (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993), es sei denn, es steht Ersatz zur Verfügung (Fetzen von Papiertaschentü-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 26: Schwanzmeisen-Nest im Wacholder. Durch die Verwendung von Moosen, Wacholderborke und Flechten als Nistmaterial wird eine hervorragende Tarnung erzielt. Foto Niemann.

chern, Polystyrolstücke; s. Frost & Walker 1973, zit. in Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Die in der Literatur zum Nestbau angeführten größeren Mengen an Grashalmen (Riehm 1970, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) wurden bei den uns vorliegenden Nestern nicht verwendet.

Im Gegensatz zu Nestern, die Riehm (1970) vorlagen, wurden in beiden Untersuchungsgebieten große Mengen an Federn zur Auspolsterung des Nest-Innenraumes benutzt, Tierhaare, wie sie in der Literatur immer wieder Erwähnung finden (Gentz 1955, Riehm 1970, Melde 1954, Heckendorf & Hansen 1982, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) jedoch nicht, obwohl im Gebiet große Kaninchen-Populationen vorhanden sind und erhebliche Mengen an Tierhaaren anfallen.

Kohlmeisen-Nester sind dagegen ganz anders aufgebaut: Hier dominieren die Bodenmoose *Scleropodium purum* und *Brachythecium rutabulum* (Tab. 9). Nach Henze (1993) handelt es sich bei Kohlmeisen-Nestern in der Regel um Bodenmoose mit gröberen und härteren Phylliden, die auch nicht sehr selektiv vom Boden aufgenommen werden und deshalb häufig Blattreste, Kiefern-Nadeln u.a. enthalten (Hinde 1952, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993).

Diese Ergebnisse sind neu, denn nach der Literatur wird diese Vogelart hinsichtlich Wahl des Niststandortes, Bautyp etc. als sehr variabel eingestuft (Melde 1954, Lack 1958, Löhrl 1968, Riehm 1970). Der Typ des hängenden Schwanzmeisen-Nestes tritt sowohl im „Wachendorfer Wacholderhain" als auch im Bereich der „Meppener Kuhweide" nicht auf. Beide Gebiete stellen optimale Bruthabitate für die Schwanzmeise dar. Nach Peitzmeier (1969) geht der Bestandsrückgang der Schwanzmeise mit dem Verschwinden des Wacholders einher. Nach Bezzel (1975) gibt es Hinweise dafür, daß der Bestandsrückgang der Schwanzmeisen in Polen auf das Fehlen von Flechten für den Nestbau zurückzuführen ist. Die günstige Requisiten-Situation für den Nestbau, aber auch das reichhaltige Nahrungsangebot beider emsländischer Gebiete wirken sich auf die dortige Bestandsituation der Schwanzmeise positiv aus.

Aus dem verwendeten Nistmaterial kann geschlossen werden, woher das Nest kommt. *Dicranum scoparium* ist die bezeichnende Art des Dicrano-Juniperetum, das wiederum nur als Ersatzgesellschaft im Betulo-Quercetum-Wuchsgebiet vorkommt (Tab. 9). Folglich ist die Herkunft „Wachendorf" im Vergleich der beiden Untersuchungsgebiete leicht erklärbar. In dem Nest aus der „Meppener Kuhweide" fehlt dieser Zeiger. In dem dort vorkommenden Roso-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 9: Nistmaterial von 4 Schwanzmeisen-Nestern (je 2 aus dem „Wachendorfer Wacholderhain" und der „Meppener Kuhweide") sowie von einem Kohlmeisen-Nest („Meppener Kuhweide"); Angaben bei größeren Mengen in Prozent, bei kleineren Mengen Einteilung in häufig (+++), weniger häufig (++), selten (+); Moose nach Frahm & Frey 1992, Flechten nach Wirth (1980).

	DICRANO-JUNIPERETUM		ROSO-JUNIPERETUM		LONIC.-FAGET.
	Schwanzmeise		Schwanzmeise		Kohlm.
NISTMATERIAL	**Nest 1**	**Nest 2**	**Nest 3**	**Nest 4**	**Nest 5**
Moose					
Hypnum mamillatum	8,9 %	23 %	12,8 %	38 %	+
Dicranum scoparium	++	++	–	–	–
cf. *Campylopus introflexus*	+	+	–	–	–
Lophocolea bidentata	+	–	–	–	–
cf. *Dicranoweisia*	+	–	–	–	–
Pottiaceae (Nest 1,2: cf.)	+	+	++	–	–
Eurhynchium swartzii	–	–	++	–	–
Dicranoweisia cirrata	–	–	–	+	–
Rhytidiadelphus squarrosus	–	–	–	–	50 %
Scleropodium purum	–	–	–	–	40 %
Brachythecium cf. *rutabulum*	–	–	–	–	+++
Eurhynchium praelongum	–	–	–	–	+
Pleurozium schreberi	–	–	–	–	+
Flechten	11,5 %	13,1 %	14,6 %	9,8 %	–
Hypogymnia physodes	×	×	×	×	–
Parmelia sulcata	×	×	×	×	–
Physcia tenella	–	–	×	×	–
Physcia adscendens	–	–	×	×	–
Algen					
Ulothrix spec.×	+	–	–	++	–
Pleurococcus vulgaris	+	–	–	++	–
Sonstiges					
Federn	15,8	19,4	35,5 %	11,6 %	–
Wacholderborke	64 %	12,6	9,7 %	4,7 %	–
Wacholderbeeren	++	+	+	+++	–
Wacholdernadeln	++	+	+	+++	–
Spinnfäden	+	+++	+++	++	–
Insektenkokkons	–	++	–	–	–
Heidekraut	–	+	–	–	–
Undefiniertes	–	32 %	32 %	–	–
Blattreste *(Quercus robur)*	–	–	–	+	–

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Juniperetum kann *Dicranum scoparium* nicht vorkommen. Dafür kommen *Physcia tenella* und *Ph. adscendens* vor, die nur auf sehr basenreichem Substrat wachsen können, so auf *Sambucus nigra* oder *Salix caprea*. *Sambucus nigra* wächst unter den hier analysierten Landschaften im Carpinion-Gebiet. Der geringere Anteil an Borkenstücken liegt wahrscheinlich darin begründet, daß durch das Vorkommen von *Rosa canina* (Roso-Juniperetum) die Meisen schlechter an die Borke kommen. Dieser Zusammenhang wurde bereits bei der Weidenmeise besprochen, die im Roso-Juniperetum den Wacholder wahrscheinlich ebenfalls aufgrund der behindernden Wirkung von *Rosa canina* nur wenig als Nahrungsplatz nutzt.

5.3.3. Die Bedeutung hudespezifischer Baumarten und -strukturen für Ganzhöhlenbrüter

Erstaunlicherweise sind über die Brutbiologie der Ganzhöhlenbrüter unter den Meisen in der Literatur überwiegend Angaben über Untersuchungen an künstlichen Nisthöhlen erwähnt. Insofern schien es besonders lohnend zu sein, auf diesen Aspekt im Gebiet besonders zu achten.

Kohlmeise

Im „Wachendorfer Wacholderhain" belegt die Kohlmeise zu 80 % Spechthöhlen, z.B. die des Buntspechts (*Picoides major*), Kleinspechts (*Picoides minor*) und des Grünspechts (*Picus viridis*). Die Kohlmeise ist nach Angaben aus der Literatur nicht sehr wählerisch, sie nimmt geräumige Nisthöhlen aller Art an (Löhrl 1976, 1986, Winkel & Winkel 1985). In den beiden Untersuchungsgebieten herrscht jedoch ein sehr großer Prädatoren-Einfluß; alle Nester in Spechthöhlen wurden geplündert, andere Nisthöhlen nicht. Als Prädatoren kommen im Gebiet neben den benannten Spechtarten auch der Kleiber (*Sitta europaea*), der Star (*Sturnus vulgaris*), das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) und der Baummarder (*Martes martes*) vor, ferner aber auch der Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) und die Elster (*Pica pica*). Kleiber und Stare sind darüberhinaus auch Nisthöhlen-Konkurrenten (s. dazu Löhrl 1976).

Die Haupt-Brutreviere der Kohlmeise, wie im übrigen auch die der Blaumeise, liegen in den Altholzbereichen mit einem hohen Buchen- und Eichen-Anteil, so z.B. im Lonicero-Fagetum („Wacholderhain Wachendorf") bzw. Querco-Ulmetum („Meppener Kuhweide"). Eine Bevorzugung von Eichenreichen Wäldern erwähnt Dhondt et al. (1984).

Blaumeise

Im Gegensatz zur Kohlmeise nutzte die Blaumeise in den beiden Untersuchungsgebieten weitaus häufiger Höhlungen, die durch ein unregelmäßiges Wachstum des Baumes, in den meisten Fällen jedoch durch die einstige Hudewald-Wirtschaft bedingt sind: Spalten (z.B. Eiche), alte Astlöcher, z.T. entstanden aus Schneitelungen (z.B. Buche), Deformationen (z.B. bei der Eiche), Viehverbiß-Schäden (z.B. Eiche). Im „Wachendorfer Wacholderhain" wurden nur 16 % der Nester in Spechthöhlen angelegt.

Nach Löhrl (1986) ist die Kohlmeise bei der Nestsuche über die Blaumeise dominant. Dies führt jedoch sehr wahrscheinlich dazu, daß die Blaumeise gezwungenermaßen auf die weniger geräumigen Nisthöhlen ausweichen muß, die jedoch besonders gut Prädatoren abwehren. Die Hudebäume bieten den Blaumeisen optimale Neststandorte. Interessant ist die von Mildenberger (1984) benannte optimale Brutplatz-Höhe von 1-3 m. Im Gebiet lag sie zwischen 0,5-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.



Abb. 27: Selbstgehackte Höhle eines Weidenmeisen-Paares in morschem Weißdorn. Foto Niemann.

3,4 m, dies entspricht genau dem Bereich, wo die meisten anthropo-zoogen bedingten Deformationen liegen.

Tannen- und Haubenmeise
Die Reviere und Nester dieser beiden Arten, die nur im „Wacholderhain Wachendorf" vorkommen, werden ausschließlich in Bereichen mit hohem Kiefernanteil angelegt.

Weidenmeise
Die Weidenmeise legt sich ihre Nisthöhlen selbst an, in den Untersuchungsgebieten vor allem in morschem Holz der Eiche, in morschem Weißdorn und in der Stechpalme (*Ilex aquifolium*); s. dazu auch Steinfatt (1938), Winkel & Winkel (1985) (Abb. 27). Solche Nisthöhlen können mehrere Jahre genutzt werden, wobei auch andere Arten, z.B. die Blaumeise, davon profitieren können (Metabiose = „Nachnutzung einer Ressource"). Spechte (Grünspecht, Großer Buntspecht) sind häufige Prädatoren, Zerstörung des Geleges ist nicht selten (50–60 % der Gelege, vgl. Vilka 1960, Ludescher 1973). Weidenmeisen verwenden im übrigen zum Nestbau häufig Tierhaare zum Auspolstern der Nistmulde (Ludescher 1973, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993, Henze 1993). In 2 Höhlen der „Meppener Kuhweide" waren es ausschließlich Kaninchenhaare; dies ist aufgrund der dort vorkommenden großen Populationen nicht verwunderlich.

Sumpfmeise
Ein Nest wurde in einem Astloch von *Ilex aquifolium* gefunden (Abb. 28). Sumpfmeisen bevorzugen sog. Fäulnishöhlen, die durch weiteres Aushacken vergrößert werden (Löhrl 1976, Ludescher 1973).

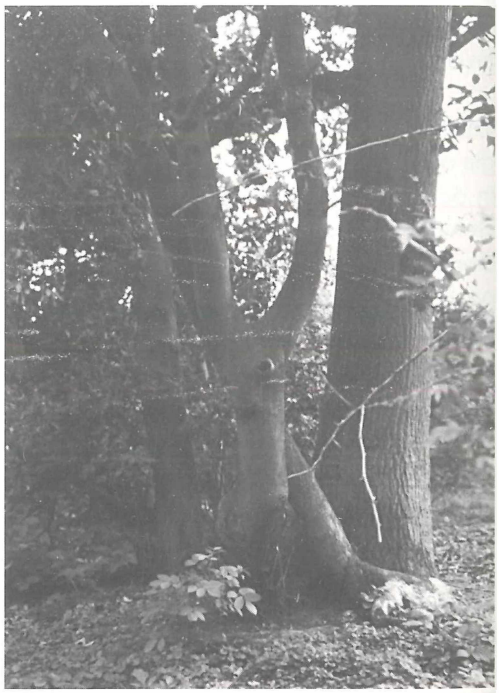


Abb. 28: Astloch einer Stechpalme (*Ilex aquifolium*) als Nisthöhle eines Sumpfmeisen-Paares. Foto Niemann.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

5.3.4 Die unterschiedlichen Nahrungshabitate in verschiedenen Landschaften

Die untersuchten Meisen bevorzugen zur Nahrungssuche bestimmte Gehölz-Arten, gelegentlich halten sie sich am Boden auf. Auch hier spielen einzelne landschaftstypische Pflanzengesellschaften mit ihrer jeweils spezifischen Gehölzarten-Zusammensetzung als Nahrungshabitate wieder eine entscheidende Rolle. Außerdem muß als wichtiger Faktor auch die Konkurrenz der Meisen untereinander mitberücksichtigt werden. Die Habitatwahl im Winter weicht in bestimmten Fällen von der im Sommer ab.

Zur Habitatwahl im Winter

Zur Winterzeit sind sehr häufig heterotypische Meisenschwärme in den Untersuchungsgebieten zu beobachten (Tab. 10). Die winterlichen Fluktuationen sind artspezifisch unterschiedlich, sie belegen die jeweiligen Wanderungsbewegungen einzelner Schwärme: Eine hohe Fluktuation haben Blaumeise und Kohlmeise (Invasionsvögel nach Berndt & Henss 1967, s. auch Löhrl 1974), ebenso die Schwanzmeise (Frielinghaus 1953, Riehm 1970, Schimkat 1992), geringe Fluktuationen und damit eine hohe Reviertreue die Sumpfmeise und Weidenmeise, die darüberhinaus ein einmal gewähltes Revier ihr ganzes Leben lang beibehalten (Natorp 1905, Southern & Morley 1950, Anven 1961, Krauss & Springer 1962, Ludescher 1973, Winkel & Winkel 1987), sowie die Haubenmeise (Rendahl 1959, Löhrl 1991, Möckel 1992). Im Gegensatz dazu wird die Tannenmeise auch als Wanderer eingestuft (Grote 1937, Löhrl 1974).

Die Kohl-, Blau-, Schwanz- und Sumpfmeise bevorzugen nach unseren Untersuchungen im Winter Bestände mit Buchen und Eichen, z.T. mit Holunder- (*Sambucus nigra*) und Schlehen- (*Prunus spinosa*) Unterwuchs, reine Bestände spielen eine weitaus geringere Rolle. Kohl- und Blaumeise suchen dabei vorwiegend in der Laubstreu nach Nahrung (Tab. 11). Dieses Ergebnis stimmt mit den Angaben von Gibb (1954) und Gibb (1960) überein, wonach die vorherrschenden Winterhabitate der Kohlmeise Eichen- und Buchenwälder des Quercion robori-petraeae darstellen.

Die Winternahrung der Meisen ist zum Teil vegetarisch (Samen: Bucheckern und Eicheln; s. Hartley 1953; Gibb 1954; Riehm 1970); zum Teil animalisch (Ulfstrand 1962, Balen 1980, Obeso 1987). Die Vögel halten sich dabei schwerpunkmäßig an Eichen auf, aber auch an der Buche und am Boden

Tab. 10: Gesamtzahl der beobachteten Individuen im Winter in den beiden Untersuchungsgebieten (in Klammer Abundanz/ha) und Anzahl der Reviere.

Wacholderhain „Wachendorf“	Abundanz Winter	Reviere Sommer	**Meppener Kuhweide**	Abundanz Winter	Zahl Reviere
Kohlmeise	460 (11,0)	18 (12,0)	Kohlmeise	460 (2,7)	14 (2,3)
Blaumeise	374 (8,9)	11 (7,3)	Blaumeise	327 (1,9)	10 (1,6)
Sumpfmeise	83 (2,0)	2 (1,3)	Sumpfmeise	192 (1,1)	2 (0,3)
Schwanzmeise	36 (0,9)	2 (1,3)	Schwanzmeise	27 (0,2)	4 (0,6)
Weidenmeise	35 (0,9)	1 (0,7)	Weidenmeise	43 (0,3)	2 (0,3)
Tannenmeise	92 (2,2)	5 (3,3)			
Haubenmeise	96 (2,3)	3 (2,0)			

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 11: Habitatwahl, Nahrungs- und Brutplätze der untersuchten Meisen-Arten in den beiden Untersuchungsgebieten „Wachendorfer Wacholderhain" und „Meppener Kuhweide", zugeordnet zu verschiedenen Landschafts-Typen.

LONICERO-FAGETUM-LANDSCHAFT „Wachendorfer Wacholderhain"			
	Habitatwahl	**Nahrungsplatz**	**Brutplätze**
Kohlmeise	Eichen-	Eiche, Buche, auch am Boden,	Spechthöhlen
Blaumeise	Buchen- Altholz- Bestände	Eiche, Birke, Kiefer, auch Buche,	Baumhöhlen (Viehverbiß; Schneitelb.) beide Buche, Eiche
BETULO-QUERCETUM-LANDSCHAFT „Wachendorfer Wacholderhain"			
	Habitatwahl	**Nahrungsplatz**	**Brutplätze**
Schwanzmeise		Birke, Lärche, auch Eiche	Wacholder
Sumpfmeise		Birke, Buche, Lärche, Wacholder, Eiche	
Weidenmeise	Wacholder- Bestände	Wacholder, Totholz, Eiche, Kiefer,	Eiche (selbstgehackte Höhle)
Tannenmeise	Kiefer,	Kiefer, auch Wacholder	Eiche
Haubenmeise	u.Wacholder	Kiefer, auch Wacholder	(Spechthöhlen)
CARPINION-/Querco-Ulmetum-LANDSCHAFT „Meppener Kuhweide"			
	Habitatwahl	**Nahrungsplatz**	**Brutplätze**
Kohlmeise	Eichen-	Schlehe, Eiche, Boden	Spalte (Eiche)
Blaumeise	reiche Altholz-	Eiche, auch Schlehe, Weißdorn	Eiche, Stechpalme, Weißdorn
Schwanzmeise	Bereiche mit	Eiche, auch Schlehe	Wacholder
Sumpfmeise	Schlehe und Holunder	Schlehe, auch Eiche	Stechpalme
Weidenmeise	Wacholder- Bestände	Schlehe, Weißdorn, auch Eiche	Stechpalme, Weißdorn

(Gibb 1954, Pielowski 1961). Die Meisen suchen nach Riehm (1970) die Ritzen und Spalten der Eichenborke nach Insekten ab, ferner nach Spinnen und Milben (im Winter vorwiegend nach Diapausestadien). Mageninhalt-Analysen von Kohlmeisen eines Mischwaldes bei Oxford ergaben als Nahrung: Bucheckern, Lepidopteren-Larven, -Eier, ebenso Coleopteren-Larven (Betts 1955). Die Bevorzugung der Eiche hängt sicherlich mit ihrer Grobborkigkeit und dem damit verbundenen höheren Anteil von Nah-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

rung zusammen (Betts 1955) als bei weniger oder nur gering borkigen Baumarten (z.B. Buche).

Bei der Blaumeise sind die Verhältnisse ähnlich wie bei der Kohlmeise, neben animalischer Nahrung aus den Borken-Bereichen werden Bucheckern und Eicheln genommen (s. auch Riehm 1970). Schwanzmeisen bevorzugen als euryöke Insekten- und Spinnenfresser (Riehm 1970) Kronenbereiche der Eichen zur Nahrungssuche (Haftorn 1956, Gibb 1954). Sumpfmeisen halten sich wie die beiden erstgenannten Arten ebenfalls bevorzugt in Eichen-Buchen-Beständen am häufigsten auf. Die Nutzung von Eichen (von Dezember bis März) belegen auch die Untersuchungen von Hartley (1953) und Gibb (1954). Auch suchen sie an der Kiefer Nahrung (Kiefernsamen). Sumpfmeisen legen sich Vorräte im Bereich grobborkiger Stämme und Äste an (Haftorn 1956, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993, Ludescher 1973).

Die Tannen- und Haubenmeisen bevorzugen im Gebiet wie auch andernorts die Kiefernbereiche (Tab. 11). Haubenmeisen kommen in höheren Prozentsätzen jedoch auch im Wacholder-Bestand vor. In der „Meppener Kuhweide" sind die Verhältnisse bezüglich der winterlichen Habitatwahl recht ähnlich, Tannen- und Haubenmeise fehlen hier jedoch wahrscheinlich aufgrund des starken Isolationseffektes der von landwirtschaftlichen Nutzflächen umgebenen „Meppener Kuhweide" Es ist bekannt, daß beide Arten es vermeiden, größere Freiflächen zu überfliegen (Heinroth & Heinroth 1924, Löhrl 1991). Haftorn (1954) hat das Vorratssammeln von Haubenmeisen in einem Birkenbruchwald studiert. Dort wurden besonders Samen der Fichte und Kiefer zwischen Flechten und Zweigen von Coniferen versteckt. Laubbäume werden als Versteckplätze hingegen nicht genutzt (Löhrl 1991).

Zur Habitatwahl im Sommer (Tab. 11)
In einzelnen Fällen kann es auch während der Brutperiode zu einer sehr spezifischen Nutzung einer Ressource kommen, wie im Falle der Tannen- und Haubenmeise, die vorwiegend an der Kiefer nach Nahrung sucht (s. auch Braasch 1991). Die übrigen Arten verhalten sich eher euryök, wobei jedoch deutliche Unterschiede in der Habitatwahl zwischen den beiden Untersuchungsgebieten festzustellen sind.

Kohlmeise
Die Kohlmeise zeigt im Betulo-Quercetum-Gebiet des „Wachendorfer Wacholderhains" hinsichtlich ihres Nahrungshabitats eine Präferenz für die Eiche. Eine solche Bevorzugung ist auch durch andere Untersuchungen belegt: Hartley (1953), Haftorn (1954) und Betts & Gibb (1963). Der Grund liegt wahrscheinlich in dem reichhaltigen Vorkommen von Eichenwickler-Larven (*Tortrix viridana*, Tortricidae); so konnten mehrfach Futter-tragende Altvögel mit Lepidopteren-Larven beobachtet werden, die Eichenwickler-Raupen darstellten oder solchen (auf weitere Distanz) ähnlich sahen. Nach nahrungsökologischen Untersuchungen von Kuenen et al. (1973) kann 83 % der Nestlingsnahrung aus *Tortrix viridana*-Larven bestehen. Jungvögel werden nie vegetarisch ernährt, da sie diese Nahrung nicht verdauen können.

Im Gebiet „Meppener Kuhweide" hingegen war eine Präferenz für die Schlehe (*Prunus spinosa*) festzustellen. Dies resultiert aus dem reichen Vorkommen des Corno-Prunetum in dem dortigen Landschaftstyp. Auch hier nutzt die Kohlmeise das vielfältige Insektenangebot. Ferner zu beobachten war ein intensives und selektives Stochern an den Schlehen-Knospen (Pollennutzung). Auch Mesters (1967) erwähnt eine solche Nutzung von Blütenknospen im Frühjahr durch die

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Kohlmeise, wobei recht unterschiedliche Baumarten als Ressource dienen können: *Salix*, *Populus* und *Alnus* (s. auch Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Außerdem wurde die Kohlmeise auch am Boden (selten im Sommer) und an Buchen (ebenfalls selten) angetroffen.

Blaumeise

In der Betulo-Quercetum-Landschaft (Untersuchungsgebiet „Wachendorfer Wacholderhain") zeigt die Blaumeise eine Nahrungshabitat-Präferenz für die Eiche, aber auch für die Birke und Kiefer. Dabei halten sie sich im Frühjahr an den Fruchtständen der Birken auf und suchen im Sommer auf den Blättern nach Nahrung. Gibb (1954) und Hartley (1953) nennen folgende Baumarten als Nahrungshabitate der Blaumeise (die Reihenfolge richtet sich nach dem Kriterium der abnehmenden Priorität): Eiche, Bergahorn, Birke.

Im Untersuchungsgebiet „Meppener Kuhweide" werden Eichen als Nahrungshabitate bevorzugt. Auch hier dürfte das Vorkommen von *Tortrix viridana*-Larven entscheidend sein. Zahlreiche Anzeichen sprechen dafür, daß die in der Konkurrenz überlegenen Kohlmeisen hier die Schlehe als Nahrungshabitat attraktiver finden, damit das Corno-Prunetum bevorzugen und der konkurrenzunterlegenen Blaumeise die Eiche überlassen. Dieses Beispiel zeigt, daß Konkurrenz-Phänomene besonders auch unter dem Landschafts-typischen Angebot der Habitatausstattung zu analysieren sind. Folglich können wir die Hypothese formulieren, daß die Nahrungs-Konkurrenz von Kohl- und Blaumeise in einer Betulo-Quercetum-Landschaft zu ganz anderen „ökologischen Einnischungen" führen muß, als in einer Querco-Ulmetum oder Carpinion-Landschaft.

Schwanzmeise

Die Schwanzmeise bevorzugt als Nahrungshabitate primär Eichen, sekundär Schlehen. Vermutlich bedingt die Präferenz für Eichenwickler-Larven (*Tortrix viridana*) eine Bevorzugung von Eichen. Ähnliche Beobachtungen liegen von Gibb (1954), Haftorn(1956) und Riehm (1970) vor.

Sumpfmeise

In der Betulo-Quercetum-Landschaft (Untersuchungsgebiet „Wachendorfer Wacholderhain") tritt die Sumpfmeise bevorzugt an Eichen (Lepidopteren-Larven), aber auch an Buchen auf, in der Querco-Ulmetum bzw. Carpinion-Landschaft („Meppener Kuhweide") auch an Schlehen.

Weidenmeise

Die Weidenmeise bevorzugt im „Wachendorfer Wacholderhain" eindeutig den Wacholder, daneben aber auch die Kiefer. Dieses Ergebnis steht auch im Einklang mit den Winterbeobachtungen. Im Gegensatz dazu wird in der „Meppener Kuhweide" die Schlehe bevorzugt. Somit kommt es in diesem Gebiet zu einem Nahrungshabitat-Wechsel von Wacholder auf Schlehe, ferner werden aber auch Eichen, Kiefern, Totholz, ebenso der Wacholder im Sommer genutzt. Über die Gründe dieses Wechsels ist nichts bekannt. In der Literatur finden sich recht unterschiedliche Angaben, die auf ein euryökes Verhalten schließen lassen (Haftorn 1956, Betts & Gibb 1963, Ludescher 1973, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Totholz spielt auch nach Schimkat (1992) eine große Rolle bei der Nahrungssuche.

Tannen- und Haubenmeise

Auch im Hinblick auf die Nahrungshabitate verhalten sich beide Arten stenök, sie bevorzugen Coniferen und dabei im Untersuchungsgebiet „Wachendorfer Wacholderhain" während der Brutperiode ausschließlich die Kiefer.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

6 Ausblick

Ziel der hier vorliegenden Publikation ist es, einige grundlegende Gesichtspunkte und Ziele der von uns durchgeführten biozönologischen Untersuchungen in den Hudelandschaften Nordwestdeutschlands vorzustellen und erste Ergebnisse vorzulegen. Unserer Konzeption folgend beziehen sich alle unsere Untersuchungen auf vegetationskundlich charakterisierte Landschaftstypen. Dabei orientieren wir uns einerseits an dem unterschiedlichen Grad des anthropo-zoogenen Einflusses und studieren Taxozönosen unterschiedlicher Standorte: Waldgesellschaften verschiedenen Alters und unterschiedlichen Beweidungsgrades, Mantel- und Saumgesellschaften, Heide-Vegetationskomplexe, Binnendünen und Triftweiden bis hin zu intensiver genutzen Weidegesellschaften. Andererseits gilt unsere Aufmerksamkeit unterschiedlichen Teillebensräumen.

Zu den derzeit von uns untersuchten Zoo-Taxozönosen gehören neben den hier vorgestellten Tiergruppen die Tagfalter (Rhopalocera, Hesperiidae, Zygaenidae), die Schwebfliegen (Syrphidae), die Wildbienen (Hymenoptera Apoidea), die Ameisen (Hymenoptera, Formicidae) und die Geradflügler (Orthoptera).

Die biozönologische Forschung läuft ständig Gefahr, sich im Detail zu verlieren. Die Mannigfaltigkeit der vielen Arten und Erscheinungen zu ordnen und sie auch in einem größeren Zusammenhang zu sehen, ist eine schwierige Aufgabe. Zwei Grundgedanken sollten hier in besonderer Deutlichkeit vermittelt werden:

1) Die Erforschung von Ökosystemen und Biozönosen ist ohne Landschaftsbezug nur schwerlich möglich. Die Pflanzensoziologie und dabei besonders die Vegetationskomplex-Forschung sind wichtige Basisdisziplinen auch für die Analyse der Tierwelt.
2) Ohne Kenntnisse natur- und kulturgeschichtlicher Zusammenhänge, die sich exemplarisch besonders eindrucksvoll gerade in den Hudelandschaften studieren lassen, ist ein Zugang zum Verständnis des Aufbaues der meisten mitteleuropäischen Biozönosen und Ökosysteme kaum denkbar.

Dank

Frau Dr. B. Streitz, Institut für Botanik der Technischen Hochschule, Geobotanik, Darmstadt, danken wir herzlichst für die Determination der Moose und Flechten aus den Schwanzmeisen-Nestern. Herr Dipl.-Biol. K. Moormann, Meppen, war so freundlich, den ornithologischen Teil der Arbeit kritisch zu prüfen. Herr Prof. Dr. F. Weber, Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Universität Münster, ermöglichte durch die freundliche Ausleihe des Radargerätes die Untersuchungen der Bewegungsmuster bei den *Carabus*-Arten. Herr Dr. H.-C. Fründ, Osnabrück, übernahm dankenswerterweise die Nachbestimmung der Chilopoden.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Literatur

Achtziger, R., Nigmann, U. & Zwölfer, H. (1992): Rarefaction-Methoden und ihre Einsatzmöglichkeiten bei der zooökologischen Zustandsanalyse und Bewertung von Biotopen. – Z. Ökologie u. Naturschutz 1: 89–105.

Ant, H. (1963): Faunistisch-ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen 25 (1): 1–125.

Ant, H., Heitjohann, H., Rehage, H.-O. & Stipproweit (1984): Untersuchungen zur Käferfauna des Hambacher Forstes (Niederrhein). – Niederrh. Jb. 15: 27–35.

Anven, B. (1961): Nagra observationer över entitans (Parus palustris) biologi. – Var Fagelvaerld 20: 145–151.

Aßmann, T. (1994): Epigäische Coleopteren als Indikatoren für historisch alte Wälder der Norddeutschen Tiefebene. – NNA-Berichte 4: 142–151.

Aßmann, T. (1995): Laufkäfer als Reliktarten alter Wälder in Nordwestdeutschland (Coleoptera: Carabidae). – Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Entom. 10 (im Druck).

Aßmann, T. & Starke, W. (1990): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Subfamiliae Callistinae, Oodinae, Licininae, Badistrinae, Panagaeinae, Colliurinae, Aephnidiinae, Lebiinae, Demetriinae, Cymindinae, Dromiinae et Brachininae. – Abh. Westf. Mus. Naturkde. 52 (1): 1–60.

Aßmann, T., Nolte, O. & Reuter, H. (1994): Postglazial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* F. as revealed by population genetics (Coleoptera, Carabidae). – In: Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M. L. & Maelfait, J.-P. (eds.), Carabid Beetles: Ecology and Evolution, 3–9. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht.

Baars, M. A. (1979): Patterns of movement of radioactive carabid beetees – Oecologia 44: 125–140.

van Balen, J. H: (1980): Population fluctuation of the Graet Tit and feeding conditions in winter. – Ardea 68: 143–164.

Barber, A. D. & Keay, A. N. (1988): Provisional atlas of the Centipedes of the British Isles. – Lavenham Press: Huntingdon.

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

Barner, K. (1937): Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld I. – Abh. Landesmus. Naturkde Münster 8 (3): 1–34.

Barner, K. (1949): Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld II. – Abh. Landesmus. Naturkde Münster 12 (2): 3–28.

Barner, K. (1954) Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld III. – Abh. Landesmus. Naturkde Münster 16: 3–64.

Berndt, R. & Henss, M. (1967): Die Kohlmeise, *Parus major*, als Invasionsvogel. – Vogelwarte 24: 17–33.

Betts, M., M. (1955): The food of titmice in oakwoodland. – J. Anim. Ecology 24: 282–323.

Betts, M. M. & Gibb, J. H. (1963): Food and food supply of nestling tits in breckland pine. – J. Anim. Ecology 32: 489–533.

Bezzel, E. (1975): Vogelleben, Spiegel unserer Umwelt. 1. Aufl., 85 S. – Stuttgart, Erlenbach-Zürich: Eugen Rentsch.

Blower, J. G. (1985): Millipedes. 242 S. – London.

Borcherding, F. (1887): Beiträge zur Molluskenfauna der nordwestdeutschen Tiefebene nebst einigen seltenen allgemeinen

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

faunistischen und sonstigen auf das Gebiet bezüglichen Bemerkungen. – Jahresh. Naturw. Ver. f. d. Fürstent. Lüneburg 10: 43–73.

Boycott, A. E. (1934): The habitats of land Mollusca in Britain. – J. Ecd. 22: 1–38.

Braasch, D. (1991): Zur Verteilung der Tannenmeise und Haubenmeise in Mecklenburg. – Falke 8: 276–278.

Brandmayr, P. (1977): Ricerche etologiche e morfofunzionali sulle cure parentali in Carabidi Pterostichini (Coleoptera: Carabidae, Pterostichinae). – Redia (Firenze) 60: 275–316.

Brüning, K. (1961): Deutscher Planungsatlas. Bd. 2 Niedersachsen und Bremen. Hannover.

Burrichter, E. (1970): Beziehungen zwischen Vegetations- und Siedlungsgeschichte im nord-westlichen Münsterland. – Vegetatio 20: 199–209.

Burrichter, E. (1977): Vegetationsbereicherung und Vegetationsverarmung unter dem Einfluß des prähistorischen und historischen Menschen. – Natur u. Heimat (Münster) 37 (2): 46–47

Burrichter, E. (1984): Baumformen und Relikte ehemaliger Extensivwirtschaft in Nordwestdeutschland. – Drosera 1: 1–18.

Burrichter, E. (1988): Tinner Loh, Borkener Paradies und Hasellünner Wacholderhain. – Jahrb. Emsländ. Heimatbund 34: 168–207

Burrichter, E., Pott, R., Raus, Th. & Wittig, R. (1980): Die Hudelandschaft „Borkener Paradies“ im Emstal bei Meppen. – Abhandl. Landesmus. Naturkde 42: 1–69.

Burrichter, E. & R. Pott (1983): Verbreitung und Geschichte der Schneitelwirtschaft mit ihren Zeugnissen in Nordwestdeutschland. – Tuexenia 3: 443–453.

Burrichter, E., Pott, R. & Furch, H. (1988): Potentielle natürliche Vegetation. – In: Geografische Kommission für Westfalen (Hrsg.), Geographisch landeskundlicher Atlas von Westfalen, Themenbereich II (4), 42 S., 1 Karte, Münster: Aschendorf.

Chiverton, P. (1987): Predation on the bird cherry-oat aphid in cereals. – Dissertation Universität Uppsala.

den Boer, P. J. (1977): Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. – Miscell. Papers 14: 1–190.

Dierschke, H. (1985): Vegetationsdifferenzierung im Mikrorelief nordwestdeutscher sandiger Flußtäler am Beispiel der Meppener Kuhweide. – Coll. Phytosoc. 13: 614–631.

Dhondt, A. A., Eyckerman, R., Moermans, R. & Huble, J. (1984): Habitat and laying date of Great and Blue Tit. – Ibis 3: 388–397

Eason, E. H. (1964): Centipedes of the British Isles. 294 S. – Warne: London, New York.

Endler, J. A. (1982): Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. – Amer. Zool. 22: 441–452.

Ellenberg, H. (1954): Steppenheide und Waldweide. – Erdkunde 8: 188–194.

Feldmann, R. (1981): Die Amphibien und Reptilien Westfalens. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster 43 (4): 1–161.

Frahm, J.-P. & Frey W. (1992) Moosflora. 522 S. – 3. Aufl. Ulmer: Stuttgart.

Frielinghaus, F. (1953): Schwarmverhalten der Schwanzmeise. – Beitr. Naturkde Nieders. 6: 12–13.

Gentz, K (1955): Zur Nestbauweise der Schwanzmeise. – Falke 2: 78–79.

Geiser, R. (1984): Rote Liste der Käfer. – In: Blab, J., Nowak, E. Trautmann, W. & Sukopp, W. (eds.): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. Kilda: Greven, 75–114.

Gibb, J. A. (1960): Population of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. – Ibis 2: 165–209.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Gibb, J. H. (1954): Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. – Ibis 4: 513–543.

Giers, E. (1973): Die Habitatgrenzen der Carabiden (Coleoptera, Insecta) im Melico-Fagetum des Teutoburger Waldes. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster 35 (3): 1–36.

Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13/I Passeriformes. 808 S. – Wiesbaden: Aulis.

Grote, H. (1937): Zur Kenntnis der Tannenmeisenzüge. – Vogelzug 8: 11–14.

Haftorn, S. (1954): Contribution of the food biology of tits, especially about storing of surplus food. Part I: The Crested Tit. – Kgl. Norske Vid. Selsk. Skr 1953 (4), 1954: 1–123.

Haftorn, S. (1956): Contribution of the food biology of tits, especially about storing of surplus food. Part III. The Willow Tit. – Kgl. Norske Vidensk. Selsk Skr 1956 (3): 1–79.

Hartley, P. H. T. (1953): An ecological study of the feeding habits of the english titmice. – J. animal sociology 22: 261–288.

Heinroth, O. & Heinroth, M. (1924): Die Vögel Mitteleuropas. Bd. 4. 397 S. – Berlin-Lichterfelde: Bermühler.

Henze, L. (1993): Nestbauweise und Nistmaterial der höhlenbrütenden Kleinvögel. – Falke 4: 114–121.

Hinde, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (*P. major*) and some other related species. 201 S. – Brill: Leiden.

Heckendorf, U. & Hansen I. (1982): Zum Nestbaumaterial der Schwanzmeise. – Falke 29: 12.

Hesmer, H. & Schroeder, F.G. (1963): Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. – Decheniana Beiheft 11: 1–304.

Hockmann, P., Menke, K., Schlomberg, P., Weber, F. (1992): Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers *Carabus nemoralis* im natürlichen Habitat. – Abh. Westf. Mus. Naturkde 54 (4): 65–98.

Hockmann, P., Schlomberg, P., Wallin, H., Weber, F. (1989): Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wald (Radarbeobachtungen und Rückfangexperimente). – Abh. Westf. Mus. Naturkde 51 (1): 1–72.

Hüppe, J. (1995): Zur Problematik der Verjüngung des Wacholders (*Juniperus communis*) unter dem Einfluß von Wildkaninchen in Hudegebieten pleistozäner Sandlandschaften. – Z. Ökologie u. Naturschutz 4 (1): 1–8.

Janssen, W. (1982): Jahresrhythmik und Aktivitätsdichte von Carabiden in einem Eichen-Hainbuchenwald (Querco-Carpinetum im Naturschutzgebiet Hasbruch bei Oldenburg/Niedersachsen). – Drosera 1: 33–38.

Jeekel, C. A. W. (1964): Beitrag zur Kenntnis der Systematik und Ökologie der Hundertfüßer (Chilopoda) Nordwestdeutschlands. – Abh. Verh. Naturw. Ver. Hamburg N. F. 8: 111–153.

Koch, K. (1968): Käferfauna der Rheinprovinz. – Decheniana Beiheft 13: 1–376.

Koth, W. (1974): Vergesellschaftungen von Carabiden (Coleoptera, Insecta) bodennasser Habitate des Arnsberger Waldes verglichen mit Hilfe der Renkonen-Zahl. – Abh. Landesmus. Naturkde Münster 36: 3–43.

Koth, W. & Weber, F. (1979): Darstellung von Organismenbeständen in metrischen Räumen aufgrund von Ähnlichkeitsmaßen und Rückschluß auf Umweltfaktoren. – Verh. d. Ges. f. Ökol. 7: 465–474.

Kratochwil, A. (1984): Pflanzengesellschaf-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ten und Blütenbesuchergemeinschaften: biozönologische Untersuchungen in einem nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen (Mesobrometum) im Kaiserstuhl (Südwestdeutschland). – Phytocoenologia 11 (4): 455–669.

Kratochwil, A. (1987): Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster-Methoden, Probleme und Beispiele biozönologischer Forschung. – Tuexenia 7: 13–53.

Kratochwil, A. (1989a): Erfassung von Blütenbesucher-Gemeinschaften (Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera) verschiedener Rasengesellschaften im Naturschutzgebiet „Taubergießen" (Oberrheinebene). – Verh. Ges. f. Ökologie 17: 701–711.

Kratochwil, A. (1989b): Community structure of flower-visiting insects in different grassland types in Southwestern Germany (Hymenoptera Apoidea, Lepidoptera, Diptera). – Spixiana 12 (3): 289–302.

Kratochwil, A. (1991): Zur Stellung der Biozönologie in der Biologie, ihre Teildisziplinen und ihre methodischen Ansätze. – Verh. Ges. f. Ökologie, Beih. 2 9–44.

Kratochwil, A. & Klatt, M. (1989): Wildbienengemeinschaften (Hymenoptera Apoidea) an spontaner Vegetation im Siedlungsbereich der Stadt Freiburg. – Braun-Blanquetia. 3 (2):421–438.

Krauss, W. & Springer, H. (1962): Beiträge zur Vogelwelt des bayerischen Schwaben. – Anz. orn. Ges. Bayern 6: 362–384.

Kuenen, D. J., Kluyver, H. N. & Bakker, K. (1973): A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. – Ardea 61: 1–91.

Lack, D. (1958): The nesting of the Long-tailed Tit. – Bird study 5: 1–19.

von LeCoq, V. (1805): Topographische Karte in XXII Blaetter des grösten Theil von Westphalen enthaltend, so wie auch das Herzogthum Westphalen und einen Theil der Hannövrischen Braunschweigischen und Hesßschen Länder. – Geschrieben und gestochen 1805. Nachdruck Niedersächsisches Landesamt Hannover.

van Leeuwen, C., G. (1966): Relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. – Wentia 15: 25–46.

Lindroth, C. H. (1945): Die fennoskandischen Carabidae. Spezieller Teil. – Kungl. Vetensk. Vitterh. Handl. S.B. 1: 1–710.

Löhrl, H. (1968): Das Nesthäkchen als biologisches Problem. – J. Orn. 109: 383–395.

Löhrl, H. (1974): Die Tannenmeise. 472 S. – 1. Aufl., Neue Brehm-Bücherei: Wittenberg-Lutherstadt.

Löhrl, H. (1976): Die Sumpfmeise als Brutvogel des Fichtenwaldes im Vergleich zu Tannen-, Blau- und Kohlmeise. – Vogelwelt 6: 217–222.

Löhrl, H. (1986): Experimente zur Bruthöhlenwahl der Kohlmeise. – J. Orn. 1: 51–60.

Löhrl, H. (1991): Die Haubenmeise. 120 S. – 1. Aufl., Neue Brehm-Bücherei: Wittenberg-Lutherstadt.

Lohse, G. A. (1986): Die Serropalpidae des Niederelbegebietes und Schleswig-Holsteins. – Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamburg 39: 91–94.

Löser, S. (1970): Brutfürsorge und Brutpflege bei Laufkäfern der Gattung *Abax*. – Verh. Deut. Zool. Ges. Würzburg 1969: 322–326.

Ludescher, F. B. (1973): Sumpfmeise und Weidenmeise als sympatrische Zwillingsarten. – J. Orn. 1: 1–56.

Marggi, W. A. (1992): Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz. – Bd. 1: 1–477, Bd. 2: 1–243, Centre suisse de cartographie de la faune: Neuchatel.

Mascanzoni, D. & H. Wallin (1989): The harmonic radar: a new method of tracing insects in the field. – Ecol. Entomol. 11: 387–390.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Melde, M. (1954): Zur Biologie der Schwanzmeise. – Falke 20: 150–158.

Mesters, H. (1967): Meisen als Blütenverzehrer und das unterschiedliche Verhalten der Sumpf- und Weidenmeise bei der Nahrungssuche. – Anthus 4: 61–68.

Mildenberger, H. (1984): Die Vögel des Rheinlandes, Bd. 1,2. 643 S. – Gesellschaft rheinischer Ornithologen, Düsseldorf: Kilda.

Möckel, R. (1992): Auswirkungen des Waldsterbens auf die Populationsdynamik von Tannen- und Haubenmeisen (*P. ater*, *P. cristatus*) im Westerzgebirge. – Ökologie der Vögel 1: 1–100.

Natorp, O. (1905): Beobachtungen über Sumpfmeisen in Schlesien. – Orn. Mitt. 30: 256–259.

Nettmann, H. K. (1991): Die Verbreitung der Herpetofauna im Land Bremen. – Abh. Naturw. Verein Bremen 41 (3): 359–404.

Niemann, A. (1994): Bestandsgrößen, Habitatwahl und Habitatnutzung von Meisen (Paridae und Aegithalidae) in emsländischen Hudegebieten: Wacholderhain „Wachendorf", Meppener Kuhweide. 133 S.– Diplomarbeit Univers. Osnabrück.

Obeso, J. R. (1987): Uso del espacio y alimentatin de los *Parus* spp. en bosques mixtos de la Sierra de Cazorla. Ardeola 34: 61–77.

Paul, C.- R. C. (1975): The ecology of Mollusca in ancient woodland. 1. The fauna of Hayley Wood, Cambridgeshire. – J. Conchol. 28: 301–327.

Paul, C.- R. C. (1978): The ecology of Mollusca in ancient woodland. 2. Frequency of occurencey in west Cambridgeshire woods. – J. Conchol. 29: 295–300.

Peitzmeier, J. (1969): Avifauna von Westfalen. Heft 3. – Landesmus. Naturkde Münster/ Westf.: 386–394.

Peterken, G. F. (1977): Habitat conservation priorities in British and European woodlands. – Biol. Conserv. 11: 223–236.

Peterken, G. F. (1993): Woodland conservation amd management. 392 S. – Chapman & Hall: London.

Peterken, G. F. & Game, F. (1981): Historical factors affecting the distribution of *Mercurialis perennis* in central Lincolnshire. – J. Ecol. 69: 781–796.

Peterken, G. F. & Game, F. (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of Central Lincolnshire. – J. Ecol. 72: 155–182.

Pielowski, Z. (1961): Untersuchungen über die Struktur von Vogelgesellschaften einiger Waldbiotope. – Vogelwelt 82: 65–84.

Pohl, D. (1975): Bibliographie der niedersächsischen Naturschutzgebiete. – Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen 4: 1–290.

Pohl, D. (1983): Bibliographie der niedersächsischen Naturschutzgebiete. 1. Ergänzung (Stand 31.12.1982). – Naturschutz Landschaftspflege Niedersachsen 4/1: 1–265.

Pott, R. (1983): Geschichte der Hude- und Schneitelwirtschaft Nordwestdeutschlands und deren Auswirkungen auf die Vegetation. – Oldenb. Jahrb. 83: 357–376.

Pott, R. (1990): Historische Waldnutzungsformen Nordwestdeutschlands. – Heimatpfl. Westf. 2: 1–9.

Pott, R. (1992): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 427 S. – Ulmer: Stuttgart.

Pott, R. (1993): Farbatlas Waldlandschaften. 224 S. – Ulmer: Stuttgart.

Pott, R. (1994): Naturnahe Wälder und deren Schutzwürdigkeit. – NNA-Berichte 7 (3): 115–133.

Pott, R. & Burrichter, E. (1983): Der Bentheimer Wald – Geschichte, Physiognomie und Vegetation eines ehemaligen Hude- und Schneitelwaldes. – Forstwiss. Cbl. 102: 350–361.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Pott, R. & Hüppe, J. (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – Abhandl. Westfäl. Mus. Naturkde Münster 53 (1/2): 1–313.

Pott, R. & Hüppe, J. (1994): Weidetiere im Naturschutz. – LÖBF-Mitteilungen 3/94: 10–16.

Preston, F. W. (1949): The commoness and rarity of species. – Ecology 29: 254–283.

Rabeler, W. (1947): Die Tiergesellschaft der trokkenen *Calluna*-Heiden in Nordwestdeutschland. – Jahrb. Naturhist. Ges. Hannover 94–98: 357–375.

Rabeler, (1957): Die Tiergesellschaft eines Eichen-Birkenwaldes im nordwestdeutschen Altmoränen-Gebiet. – Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 6/7: 297–319.

Remmert, H. (ed.) (1991): The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. 168 S. – Ecological Studies 85. Springer: Berlin, Heidelberg, New York.

Rendahl, H. (1959): Die Wanderungen der schwedischen Meisen. – Bonn. zool. Beitr. 3/4: 351–387.

Riehm, H. (1970): Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*). – Zool. Jahrb. 97: 338–400.

Runge, F. (1959): Pflanzengeographische Probleme in Westfalen. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster 21: 3–51.

Runge, F. (1992): Die Naturschutzgebiete Westfalens und des früheren Regierungsbezirks Osnabrück. 327 S. – 4. A., Aschendorf: Münster.

Schaefer, M. (1992): Ökologie. 433 S. – Wörterbücher der Biologie, 3. Aufl. Fischer: Jena.

Schimkat, J. (1992): Zur Ökologie der Schwanzmeisenschwärme. – Falke 7: 76–85.

Schreiber, M & Wellinghorst, R. (1991): Lebensraum Artland. 193 S. – Oelkers: Quakenbrück.

Schubart, L. (1934): Tausendfüßler oder Myriapoda, 1: Diplopoda. – In: Dahl, F. (ed.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, 28. Teil, 1–318. Fischer: Jena.

Schwabe; A. (1988): Erfassung von Kompartimentierungsmustern mit Hilfe von Vegetationskomplexen und ihre Bedeutung für zönologische Untersuchungen. – Mitt. Bad. Landesver. Naturkde Natursch., N.F. 14 (3): 621–630.

Schwabe, A. (1990): Stand und Perspektiven der Vegetationskomplex-Forschung. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 41–56.

Schwabe, A. & Kratochwil, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. – Tuexenia 4: 125–152.

Schwabe, A. & Mann, P. (1990): Eine Methode zur Beschreibung und Typisierung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*). – Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 12: 127–157.

Schwabe, A., Köppler, D. & Kratochwil, A. (1992): Vegetationskomplexe als Elemente einer landschaftsökologisch-biozönologischen Gliederung, gezeigt am Beispiel von Fels- und Moränen-Ökosystemen. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 4: 135–145.

Sneath, P. H. & Sokal, R. (1973): Numerical taxonomy. 573 S. – Freeman: San Francisco.

Soule, M. E. (1987): Viable populations for conservation. 189 S. – Cambridge University Press: Cambridge.

Soule, M. E. & Kohm, K. A. (1989): Research Priorities for Conservation Biology. 97 S. – Island Press: Washington.

Soule, M. E. & Wilcox, B. A. (1980): Conservation Biology. An Evolutionary-ecological Perspective. 395 S. – Sinauer: Sunderland.

Southern, H. H. & Morley, A. (1950): Marsh tit territories over six years. – Brit. Birds 43: 33–47.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Steinfatt, O. (1938): Das Brutleben der Sumpfmeise und einige Vergleiche mit dem Brutleben der anderen heimischen Meisen. – Beitr. Fortpflanzungsbiologie der Vögel 14: 84–144.

Stöver, W. (1965): Der Wacholderbock (*Phymatodes glabratus*), ein in Westfalen neu aufgefundener Bockkäfer. – Natur und Heimat (Münster) 25: 45–47

Stöver, W. (1972): Coleoptera Westfalica: Familia Cerambycidae. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster 34 (3): 1–42.

Terlutter, H. (1991): Morphometrische und elektrophoretische Untersuchungen an westfälichen und südfranzösischen *Carabus auronitens*-Populationen (Col. Carabidae): Zum Problem der Eiszeitüberdauerung in Refugialgebieten und der nacheiszeitlichenlichen Arealausweitung. – Abh. Westf. Museum Naturkde. 53 (3): 1–111.

Terrell-Nield, C. (1990): Is it possible to age woodlands on the basis of their carabid beetle diversity? – The Entomologist 109: 136–145.

Thiele, H. U. (1959): Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit bodenbewohnender Tierarten vom Kalkgehalt des Standortes (mit besonderer Berücksichtigung der Diplopoden). – Z. ang. Ent. 44: 1–21.

Thiele, H.-U. (1977): Carabid Beetles in their environments. 369 S. – Springer: Berlin.

Tischler, W. (1947): Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. – Biol. Zbl. 66: 49–56.

Trautmann, W. & Lohmeyer, W. (1962): Gehölzgesellschaften in der Fluß-Aue der mittleren Ems. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N. F. 8: 227–247.

Turin, H., Haeck, J. & Hengeveld, R. (1977): Atlas of the Carabid Beetles of the Netherlands. 228 S. – North Holland Publishing Company: Amsterdam.

Turin, H. & Heijermann, T. (1988): Ecological classification of forest-dwelling Carabidae (Coleoptera) in the Netherlands. – Tijds. Entomol. 131: 65–71.

Tüxen, R. (1974): Die Haselünner Kuhweide – Pflanzengesellschaften einer mittelalterlichen Gemeindeweide. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N.F. 17: 69–102.

Ulfstrand, S. (1962): On the non-breeding ecology of the Great Tit and the Blue Tit in Southern Sweden. – Var Fagelvärld 3: 1–145.

Verhoeff, K. W. (1925): Chilopoda. – In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5; 124–158. Quelle & Meyer: Leipzig.

Verhoeff, K. W. (1937): Diplopoda, Symphyla, Pauropoda, Chilopoda. – In: Brohmer, P., Ehrmann, G., Ulmer, G.: Die Tierwelt Mitteleuropas Bd. 2 (3), 1–120. Quelle & Meyer: Leipzig.

Vilka, J. (1960): Über die schädliche Tätigkeit des Großen Buntspechtes. – Orn. Petijumi 2: 213–214. (ref. Orn. Mitt. 13: 213).

Vogler, A. P., DeSalle, R., Aßmann, T., Knisley, C. B. & Schultz, T. D. (1993): Molecular population genetics of the endangered tiger beetle, *Cicindela dorsalis* Say (Coleoptera: Ciindelidae). – Ann. Ent. Soc. Am. 86: 142–152.

Vogler, A. & DeSalle, R. (1994): Diagnosing units of conservation. – Conservation Biol. 8 (2): 1–10.

Vogt, U. (1995): Untersuchung zur Variabilität und Differenzierung von Populationen des Laufkäfers *Carabus glabratus* Paykull. – Diplomarbeit Univers. Osnabrück.

Vogt, U. & Aßmann, T. (1995): Genetische Variabilität und Differenzierung einer Reliktart: Untersuchungen an *Carabus glabratus* in der Lüneburger Heide. – Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Entom. 10 (im Druck).

Vossel, E. (1994): Zoozönologische Untersu-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

chungen an ausgewählten Arthropodengruppen (Chilopoda, Diplopoda, Coleoptera: Carabidae) des ehemaligen Hudewaldes Bentheimer Wald (Bad Bentheim, Niedersachsen). 99 S. – Diplomarbeit Univers. Osnabrück.

Wallin, H. & Eckbom, B. S. (1988): Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. – Oecologia (Berlin) 77: 39–43.

Ward, L. (1977): The conservation of juniper: the associated fauna with special reference to Southern England. – J. appl. Ecol. 14: 81–120.

Ward, L. & Lakhani, K. H. (1977): The conservation of juniper: the fauna of food plant island sites in Southern England. – J. appl. Ecol. 14: 121–135.

Westhoff, F. (1893): Das westfälische Faunengebiet. – Jber. Abh. Naturwiss. Ver. Magdeburg 1893: 189–242.

Winkel, W. & Winkel, D. (1985): Zum Brutbestand von Meisen und anderen Höhlenbrüterarten eines 324 ha großen Nisthöhlen-Untersuchugnsgebietes von 1974–1984. – Vogelwelt 1: 24–31.

Winkel, W. & Winkel, D.. (1987): Gelegestärke und Ausfliegeerfolg bei Erst- und Zweitbruten von Kohl- und Tannenmeisen. Befunde aus einem Lärchenforst. – Vogelwelt 6: 209–220.

Wirth, V. (1980): Flechtenflora. Ökologische Kennzeichnung und Bestimmung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. 528 S. – Ulmer: Stuttgart.

Wulf, M. & Kelm, H.-J. (1994): Zur Bedeutung „historisch alter Wälder" für den Naturschutz – Untersuchungen naturnaher Wälder im Elbe-Weser-Dreieck. – NNA-Berichte 7 (3): 15–49.

Zacharias, D. (1994): Bindung von Gefäßpflanzen an Wälder alter Waldstandorte im nördlichen Harzvorlan Niedersachsens – ein Beispiel für die Bedeutung des Alters von Biotopen für den Pflanzenartenschutz. – NNA-Berichte 7 (3): 76–87

Zeising, M. & Sieg, J. (1978): Die Schnellkäfer des Niederweser- und Niederemsgebietes (Coleoptera: Elateridae). – Drosera 78 (2): 9–22.