Tuexenia 40: 373–399. Göttingen 2020.
doi: 10.14471/2020.40.007, available online at www.zobodat.at

Pflanzengesellschaft des Jahres 2021: Hartholz-Auenwald (*Ficario-Ulmetum*)

Plant community of the year 2021: Hardwood floodplain forest (*Ficario-Ulmetum*)

Werner Härdtle[1, *], Erwin Bergmeier[2], Andreas Fichtner[1], Thilo Heinken[3], Norbert Hölzel[4], Dominique Remy[5], Simone Schneider[6, 7], Angelika Schwabe[8], Sabine Tischew[9] & Hartmut Dierschke[2]

[1]Leuphana Universität Lüneburg, Institut für Ökologie, Universitätsallee 1, 21335 Lüneburg, Germany; [2]Georg-August-Universität Göttingen, Albrecht-von-Haller Institut für Pflanzenwissenschaften, Abteilung für Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Germany; [3]Universität Potsdam, Institut für Biochemie und Biologie, Maulbeerallee 3, 14469 Potsdam, Germany; [4]Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Institut für Landschaftsökologie, Heisenbergstr. 2, 48149 Münster, Germany; [5]Universität Osnabrück, FB5, AG Ökologie, Barbarastraße 13, 49076 Osnabrück, Germany; [6]Naturschutzsyndikat SICONA, 12, rue de Capellen, 8393 Olm, Luxemburg; [7]Nationalmuseum für Naturgeschichte, 25, rue Münster, 2160 Luxemburg, Luxemburg; [8]Technische Universität Darmstadt, Fachbereich Biologie, Schnittspahnstr. 10, 64287 Darmstadt, Germany; [9]Hochschule Anhalt, FB Landwirtschaft, Ökotrophologie und Landschaftsentwicklung, Strenzfelder Allee 28, 06406 Bernburg, Germany
**Korrespondierender Autor, E-Mail: haerdtle@uni-lueneburg.de*

Wir widmen diese Arbeit dem langjährigen Mitglied und Ehrenmitglied der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, Frau Prof. Dr. Gisela Jahn (Göttingen), anläßlich der Vollendung ihres 100. Lebensjahres am 15. August 2020.

Zusammenfassung

Zu den besonders gefährdeten Pflanzengesellschaften Deutschlands zählen Hartholz-Auenwälder (*Ficario-Ulmetum*, Syn.: *Querco-Ulmetum*), weshalb diese von der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft als „Pflanzengesellschaft des Jahres 2021“ ausgewählt wurden. Hartholz-Auenwälder sind Laubwald-Ökosysteme der planaren und kollinen Stufe und bezeichnend für die Auenbereiche größerer Fließgewässer. In Mitteleuropa repräsentieren sie einen Hotspot für Gehölzarten (mit Vorkommensschwerpunkten seltener Baumarten wie *Ulmus laevis* und *Populus nigra*), beherbergen aber auch eine Vielzahl auentypischer Pilz- und Tierarten. Hartholz-Auenwälder haben seit dem Mittelalter vor allem durch Rodungen und Flussregulierungen über 90 % ihrer ursprünglichen Bestandsfläche verloren. Sie sind gegenwärtig durch Übernutzung, Anbau nicht-heimischer Baumarten, Baumaßnahmen, Entwässerung, Eutrophierung, Ausbreitung von Neophyten sowie durch Pilzerkrankungen (Ulmensterben, Eschentriebsterben) oder Klimawandel extrem gefährdet. Prägendster Standortsfaktor sind Überflutungen, mit denen auentypische Störungen wie Eisgang, Sedimentations- und Erosionsprozesse einhergehen. Reste heute noch vorhandener hydrologisch intakter Hartholz-Auenwälder

Manuskript eingereicht am 26. März 2020, angenommen am 14. Juni 2020

verdienen prioritären Schutz, sollten aus forstlicher Nutzung genommen und im Rahmen eines großflächigen Auenschutzes langfristig gesichert werden. Eine Renaturierung von Hartholz-Auenwäldern ist nur dann möglich, wenn die Wiederherstellung einer auentypischen Überflutungsdynamik und die Wiederansiedlung bezeichnender und funktional wichtiger Auenwald-Arten aus entsprechenden Spenderpopulationen gelingt.

Abstract

Hardwood floodplain forests (*Ficario-Ulmetum*, Syn.: *Querco-Ulmetum*), being amongst the most endangered plant communities in Germany, have been selected as 'Plant community of the year 2021' by the Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft. Hardwood floodplain forests are temperate lowland broad-leaved forest ecosystems typical of extensive river valleys. In Central Europe, stands represent biodiversity hotspots for woody species (as habitats for rare tree species such as *Ulmus laevis* and *Populus nigra*), but also host numerous fungi and animal species typical of floodplains. Since floodplains have been subject to river regulation activities for centuries, to date less than 10% of the former natural area of floodplain forests remained. Current threats are overexploitation, cultivation of non-native tree species, floodplain construction projects accompanied by drainage, eutrophication, invasive species, and outbreaks of elm and ash dieback by fungi infections and climate change. River flooding constitutes an important abiotic site factor, which in turn is responsible for site-specific disturbance processes such as ice drift, sedimentation or erosion. Remnants of near-natural hardwood floodplain forests are of outstanding conservation value and deserve protection within large-scale nature reserves in riverine landscapes. Successful restoration requires to reestablish the flooding regime, as a precondition for the reintroduction of important plant, fungi, and animal species originating from appropriate donor populations.

1. Einleitung

Etwa 60 % der Pflanzengesellschaften Deutschlands gelten als mehr oder minder stark gefährdet oder sind vom Aussterben bedroht (RENNWALD 2000). Um auf besonders bedrohte Pflanzengesellschaften aufmerksam zu machen und die Öffentlichkeit besser über deren Schutzwert und -bedürftigkeit zu informieren, wird von der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft (FlorSoz) seit 2019 die „Pflanzengesellschaft des Jahres" vorgestellt (TISCHEW et al. 2018, SCHWABE et al. 2019). Für das Jahr 2021 hat die FlorSoz Hartholz-Auenwälder (*Ficario-Ulmetum minoris* Knapp ex Medwecka-Kornas 1952; Synonyme: *Querco-Ulmetum* Issler 1926 nom. inval. und *Fraxino-Ulmetum* Tüxen ex Oberdorfer 1953) ausgewählt.

Die Bezeichnung *Ficario-Ulmetum campestris* Knapp ex Medwecka-Kornaś 1952 (*Ulmus campestris = U. minor*) ist der älteste bekannte, mit den Nomenklaturregeln des International Code of phytosociological nomenclature (ICPN; WEBER et al. 2000; ab 2021: THEURILLAT et al. 2020) konforme Name für den mitteleuropäischen Hartholz-Auenwald. Er geht auf eine Benennung in einer nicht wirksamen Veröffentlichung von KNAPP (1942) zurück; der Name wurde später durch MEDWECKA-KORNAŚ (1952: 184) validiert und hat somit Priorität gegenüber dem Namen *Fraxino-Ulmetum* Tüxen ex Oberdorfer 1953. Der Name *Querco-Ulmetum*, in Deutschland bisher oft verwendet (RENNWALD 2002), wird ISSLER (1926) zugeschrieben; er ist zu verwerfen, da er in der Originalbeschreibung (op. cit., S. 28) keine Assoziation, sondern eine dem *Alno-Carpinetum* Issler 1926 zugeordnete Subassoziation bezeichnet (WILLNER & GRABHERR 2007: 230). Auch in einer anderen Arbeit, die gemäß Bandzählung im gleichen Jahr 1926, doch anscheinend erst fünf Jahre später veröffentlicht wurde, schreibt ISSLER (1931: 71) vom „*Robureto-Ulmetum rhenanum*" oder „*Ulmeto-Roburetum*", einem Syntaxon mit unklarem Status, das formal unter einer anderen Assoziation („Association à *Alnus incana*, *Populus alba*, *Salix alba*", op. cit., S. 69) aufgeführt wird.

Der Begriff „Hartholz-Auenwald“ beschreibt Laubwald-Ökosysteme, welche für Flusstäler oder größere Fließgewässer der planaren und der kollinen Stufe charakteristisch sind und dort – als Folge von Wasserspiegelschwankungen – einer spezifischen Überflutungsdynamik unterliegen. Diese Hochwasserdynamik bestimmt nicht nur das Baumartengefüge, sondern zugleich Standortseigenschaften, durch die sich Hartholz-Auenwälder von allen übrigen Waldgesellschaften unterscheiden. Überflutungsereignisse in Auenwald-Ökosystemen sind für (mitunter extreme) Störungen der Wuchsbedingungen verantwortlich, beispielsweise winterlicher Eisgang oder Sedimentations- und Erosionsprozesse als prägende Faktoren der Bodenbildung (vgl. Abschnitt 4).

Hartholz-Auenwälder gelten in Deutschland und auch EU-weit als eine vom Aussterben bedrohte Pflanzengesellschaft (Gefährdungskategorie 1, RENNWALD 2000, JANSSEN et al. 2016, EEA 2016; vgl. auch DIERSCHKE 1981, VOLK 1998, TOCKNER & STANFORD 2002, DEFORCE et al. 2014). Hierfür sind historische, aber auch erst seit wenigen Jahrzehnten wirksame Faktoren verantwortlich. In Europa wurden, etwa seit dem Mittelalter, über 90 % der Auenlandschaften landwirtschaftlich nutzbar gemacht (TOCKNER & STANFORT 2002, HUGHES et al. 2012). Mit Flussbegradigungen, Eindeichungen oder Entwässerung gingen weitere Standortsveränderungen und Flächenverluste einher. In jüngerer Zeit haben forstliche Nutzung, Eutrophierung oder Neobiota Auenlebensräume verändert. Völlig unklar ist, wie sich Klimawandel oder die durch Pilzkrankheiten verursachten starken Rückgänge von Ulmen und Eschen (Ulmensterben, Eschentriebsterben) langfristig auf Auenwald-Ökosysteme auswirken werden (vgl. Abschnitt 5.2). In Ländern der Europäischen Union haben Auenwälder im weiteren Sinne mit einer Gesamtfläche von etwa 14.000 km^2 im Vergleich zu allen übrigen Waldgesellschaften die mit Abstand geringste Flächenausdehnung (EEA 2016). Für Hartholz-Auenwälder (Lebensraumtyp 91F0) besteht größtenteils ein ungünstiger bis schlechter Erhaltungszustand (EEA 2016, BFN 2019).

Ziel der vorliegenden Darstellung ist es, die ökologische und funktionale Bedeutung von Hartholz-Auenwäldern zu beschreiben und gegenwärtig wirksame Gefährdungsfaktoren zu identifizieren. Hartholz-Auenwälder sollen damit noch stärker als bislang in den Fokus naturschutzpolitischer Diskussionen rücken. Im Hinblick auf die aktuelle Bestands- und Gefährdungssituation sollen zudem Handlungsempfehlungen für einen langfristigen Schutz mitteleuropäischer Hartholz-Auenwälder gegeben werden.

2. Areal und (Rest-)Vorkommen in Mitteleuropa

Hartholz-Auenwälder im Sinne des *Ficario-Ulmetum* zählen vegetationsgeographisch zur nemoralen Laubwaldzone Europas, haben aber einen Vorkommensschwerpunkt in Mitteleuropa (DOUDA et al. 2016). Dort sind sie an die Auen größerer Fließgewässer gebunden, welche räumlich-topographisch durch (periodisch oder aperiodisch auftretende) Hoch- und Niedrigwasserstände begrenzt werden (HUGHES et al. 2012). Auenwälder repräsentieren somit semi-aquatische Lebensräume (STAMMEL et al. 2011).

In Deutschland wurden naturnah (oft allerdings nur kleinflächig) erhaltene Bestände des *Ficario-Ulmetum* dokumentiert in

– Norddeutschland an der Aller, Elbe, Ems, Innerste, Oder, Peene, Recknitz, Warnow, Weser, (vgl. u. a. bei TÜXEN 1937, TRAUTMANN & LOHMEYER 1960, GROSSER et al. 1967, PASSARGE & HOFMANN 1968, HOFMEISTER 1970, WALTHER 1977, DIERSCHKE 1979, KNOPP 1987, GÖNNERT 1989, DÖRING-MEDERAKE 1991, WULF 1992, HÄRDTLE et al. 1996, STRUBELT et al. 2017),

– Mitteldeutschland an der Elbe (Elster), Mulde, Saale und im Weiße Elster-Luppe-Pleiße-Gebiet (vgl. u. a. KOSSWIG 1937, MEUSEL 1952, SCHUBERT 1969, KNOPP 1987, MÜLLER & ZÄUMER 1992, G.K. MÜLLER 1995, HAASE & NEUMEISTER 2001, KLAUSNITZER & SCHMIDT 2002, MACKENTHUN 2004, GLAESER et al. 2009, GUTTE 2011),
– West- und Südwestdeutschland an der Erft, am Main und Oberrhein (vgl. u. a. SCHWICKERATH 1951, OBERDORFER 1953, 1957; HÜGIN 1962, 1981, 1984; CARBIENER 1974, LOHMEYER & TRAUTMANN 1974, SEIBERT 1987, 1992, DISTER 1980, 1985; BÜCKING 1989, NOWAK 1990, SCHNITZLER 1996, SCHNITZLER et al. 2005, CEZANNE et al. 2011) und in
– Süddeutschland an der Donau, Iller, Isar und am Lech (vgl. u. a. OBERDORFER 1953, 1957; DANCAU & BAUCHHENSS 1970, KAPPEN & SCHULZE 1979, SEIBERT 1958, 1987, 1992; KREUTZER & SEIBERT 1985, WALENTOWSKI et al. 2014).

Karten-Übersichten zu Vorkommen des *Ficario-Ulmetum* finden sich bei BFN (2019, für Deutschland) sowie bei DOUDA et al. (2016) und HUGHES et al. 2012 (für Europa).

Viele dieser Bestände sind inzwischen durch wasserbauliche Maßnahmen wie Ausdeichung, Stauregulierung und Wasserspiegelabsenkung hinsichtlich ihrer hydrologischen Standortortseigenschaften stark verändert worden und unterliegen heute zumeist einer stärker terrestrisch geprägten Dynamik.

Die mitteleuropäischen Bestände gehören soziologisch zum Verband *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928 (Syn.: *Alno-Ulmion* Braun-Blanquet et Tüxen ex Tchou 1948 und *Alno-Padion* Knapp ex Medwecka-Kornaś 1952; nach OBERDORFER (1953) innerhalb dieses Verbandes zum Unterverband *Ulmenion* (WILLNER & GRABHERR 2007, welcher bei MUCINA et al. 2016 im Rang eines eigenständigen Verbandes *Fraxino-Quercion roboris* Passarge 1968 geführt wird), welcher Feucht- und Auenwälder der nemoralen und hemiborealen Zone umfasst (DOUDA et al. 2016)).

Innerhalb Deutschlands unterscheidet OBERDORFER (1957) drei Subassoziationen, die relief- und substratbedingt unterschiedliche Wasserversorgung anzeigen. Das *Ficario-Ulmetum* zeigt auch eine biogeographische Differenzierung. Bestände des Oberrheins (welche heute hydrologisch oft stark gestört sind) können einem thermohygrophilen Waldtyp zugeordnet werden, welcher überdurchschnittlich gehölzarten- und strukturreich ist (CARBIENER 1974; vgl. Abschnitt 3). Das Vorkommen z. B. von *Dioscorea communis* (*Tamus communis)* (s. Tab. 2 bei LOHMEYER & TRAUTMANN 1974) am Oberrhein weist auf diese thermisch günstigen Bedingungen hin. An Arten ärmere Hartholzauen kommen potenziell und heute noch punktuell am westlichen Schwarzwaldrand vor, wo Fließgewässer mit breiteren Auen das Gebirge verlassen (z. B. Dreisam nördlich von Freiburg, SCHWABE 1987).

3. Lebensgemeinschaften, Struktur und funktionale Charakteristika

Aus mitteleuropäischer Sicht repräsentieren Auenwälder Hotspots der Gehölzartenvielfalt. (TOCKNER & STANFORT 2002, LEUSCHNER & ELLENBERG 2017, Abb. 1, Abb. 2a–c). In Hartholz-Auenwäldern des oberen Rheintals (mit Untersuchungsflächen in der NW-Schweiz, in NO-Frankreich und in SW-Deutschland) konnten SCHNITZLER et al. (2005) über 40 Gehölzarten aus über 30 Gattungen nachweisen. In Auenwäldern des Oberrheintales kommen nach SCHNITZLER (1995a, 1996) 56 Arten von Weich- und Harthölzern, Sträuchern und holzigen Lianen vor, was etwa 75 % aller mitteleuropäischen Gehölzarten entspricht (nach LEUSCHNER & ELLENBERG 2017 etwa 75 Arten). Häufig wird dieser Artenreichtum mit der Vielzahl an Mikrohabitaten erklärt, welche als Folge von Überflutungs- und Störereignissen entstehen

(PAAL et al. 2007, BISWAS & MALLIK 2010). Diese ist in spätsukzessionalen Stadien mit einem kleinräumigen Standortsmosaik besonders hoch (DISTER 1983, DEILLER et al. 2001, JOHNSON 2001). Demgegenüber treten krautige *Querco-Fagetea*-Arten in hydrologisch intakten Hartholz-Auenwäldern eher zurück, da diese eine längere Überstauung weniger gut tolerieren (HÄRDTLE et al. 1996). Insgesamt scheinen für Hartholz-Auenwälder mittlere Zahlen an Gefäßpflanzenarten zwischen 25 und 30 pro 100–400 m² bezeichnend zu sein (vgl. Vegetationsaufnahmen bei PASSARGE & HOFMANN 1968, DIERSCHKE 1979, DÖRING-MEDERAKE 1991, HÄRDTLE et al. 1996).

Für das *Ficario-Ulmetum* sind – bezogen auf einzelne Bestandsschichten – folgende Pflanzenarten charakteristisch (nach Übersichten bei SEIBERT 1992, SCHNITZLER 1996, LEUSCHNER & ELLENBERG 2017 sowie ergänzend für Moose PHILIPPI 1974, Abb. 1 und 2; Nomenklatur der Gefäßpflanzen nach JÄGER 2017, der Moose nach CASPARI et al. (2018) und der Pilze nach LÜDERITZ 2001):

Baumschicht: *Quercus robur* und *Fraxinus excelsior* (oft vorherrschend), *Malus sylvestris*, *Populus nigra*, *Pyrus pyraster*, *Ulmus minor*, *U. laevis*; an Standorten mit hydrologischer Störung oder geringerer Sedimentationsdynamik: *Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Juglans regia*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Ulmus glabra* (vgl. GLENZ et al. 2006).

Lianen (als strukturelle Besonderheit in Hartholz-Auenwäldern teilweise gleichzeitig in der Baum- und Strauchschicht vorhanden): *Clematis vitalba*, *Hedera helix*, *Humulus lupulus*, *Lonicera periclymenum*, *Vitis vinifera*.

Strauchschicht: *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Euonymus europaeus*, *Prunus padus*, *P. spinosa*, *Ribes rubrum*; an Standorten mit hydrologischer Störung oder geringerer Sedimentationsdynamik: *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Sambucus nigra*.

Krautschicht: *Querco-Fagetea* (K)- und *Fagetalia* (O)-Arten: *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Festuca gigantea*, *Ficaria verna*, *Stachys sylvatica*, *Viola reichenbachiana*; *Alnion incanae* (V)-Kenn- und Trennarten: *Angelica sylvestris*, *Arctium lappa*, *Carex acutiformis*, *C. strigosa*, *Filipendula ulmaria*, *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Paris quadrifolia*, *Phalaris arundinacea*, *Poa trivialis*, *Ranunculus repens*, *Rumex sanguineus*, *Urtica dioica*; an nur kurzzeitig überstauten oder hydrologisch gestörten Standorten: *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis cava*, *Galeobdolon luteum*, *Impatiens noli-tangere*, *Milium effusum*, *Polygonatum multiflorum*, *Primula elatior*, *Scilla bifolia*, *Scrophularia nodosa*.

Moosschicht (epigäisch): *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *B. rivulare*, *Eurhynchium striatum*, *Fissidens taxifolius*, *Kindbergia praelonga* (= *Eurhynchium praelongum*), *Mnium hornum*, *Oxyrrhynchium hians, Plagiomnium undulatum*, *P. affine*, *Thamnobryum alopecurum*.

Viele Hartholz-Auenwälder sind ausgesprochen strukturreich (SEIBERT 1992, SCHNITZLER 1997, ZERBE 2019; Abb. 1). So ist die Baumschicht oft in zwei, teilweise auch in mehr Teilschichten differenziert, und eine Strauchschicht ist fast immer vorhanden. Kein anderer Waldtyp in Europa erreicht eine so hohe strukturelle Komplexität (vgl. Strukturbeschreibungen bei CARBIENER 1974 [elsässische Oberrheinaue] und DISTER 1985 [hessische Oberrheinaue]). Viele Sträucher profitieren von einem günstigen Lichtklima, u. a. bedingt durch die sich erst im späten Frühjahr belaubenden ringporigen Hölzer (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*) sowie von den – im Vergleich zu Buchenwäldern – oft geringeren Stammdichten

Abb. 1. Struktur und Baumartengefüge in naturnahen Hartholz-Auenwäldern. **a)** Lianen-reicher Hartholzauenwald auf der Insel Rhinau (Oberrhein, Départment Bas-Rhin, Frankreich) (Foto: D. Remy, Oktober 1990); **b)** Struktur-reicher Hartholz-Auenwald mit üppigem *Hedera helix* (Efeu)-Bewuchs im NSG Kühkopf-Knoblochsaue in der hessischen Oberrheinebene (Foto: A. Schwabe, März 2020); **c)** spätes Frühjahrshochwasser in einem *Quercus robur* (Stiel-Eichen)-Hartholz-Auenwald im Elbevorland bei Dömitz (Foto: H. Dierschke, April 1980); **d)** natürliche Zonierung von Hartholz-Auenwald (im linken Bildbereich mit *Populus nigra* (Schwarz-Pappel) und *Ulmus laevis* (Flatter-Ulme) und Weichholz-Auenwald (rechter Bildbereich mit verschiedenen *Salix* (Weiden)-Arten) an der Elbe bei Höhbeck (Foto: W. Härdtle, April 2020); **e)** und **f)** hydrologisch intakte und unbewirtschaftete Hartholz-Auenwälder mit *Ulmus laevis* (Flatter-Ulme, linker Bildbereich) und *Quercus robur* (Stiel-Eiche) an der Elbe bei Höhbeck, Foto: W. Härdtle, April 2020).

und Derbholz-Vorräten. Dies verdeutlichen (für Altholzbestände vergleichsweise geringe) Grundflächen von ca. 30 m^2 ha^{-1} oder Stammdichten von ca. 340 Individuen ha^{-1} (bezogen auf Individuen mit einem Brusthöhendurchmesser (BHD) > 6,6 cm), wie sie SCHNITZLER et al. (2005) in Hartholz-Auenwäldern am Oberrhein vorfanden. JANIK et al. (2008) ermittelten in naturbelassenen Auenwäldern in SO-Tschechien Derbholz-Vorräte von etwa 550 m^3 ha^{-1}, bei Grundflächen von etwa 35 m^2 ha^{-1}. In Eichen-Ulmen-Auen-Urwäldern der Westkarpaten konnte KORPEL (1995) sogar Vorräte von über 900 m^3 ha^{-1} nachweisen, mit Baumindividuen von 49 m Höhe und 139 cm BHD.

Der für Auenwälder spezifische Strukturreichtum wird ergänzt durch Lianen (siehe Beispiele oben sowie SCHNITZLER 1995a und Abb. 1a, 2f). Besonders üppiges Wachstum von Lianen tritt in Beständen des *Ficario-Ulmetum* auf, die als Mittelwald genutzt wurden und entsprechende Lichtlücken hatten und z. T. noch haben. Dies lässt sich beispielsweise auf der elsässischen Seite der Oberrheinebene beobachten. Aber auch in naturnahen Beständen bilden sich z. B. randlich von Schluten (quellige Stellen und Rinnen der Auen) oder Gießen (klaren Auengerinnen) Lianen-Vorhänge (LANDESSTELLE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE BADEN-WÜRTTEMBERG 1974). Gleichwohl ist das Gehölz-Artengefüge in Hartholz-Auenwäldern sehr variabel. Solche Unterschiede sind teilweise edaphisch, teils arealgeographisch (Nord-Süd-Gradient; vgl. Abschnitt 2) oder auch durch Unterschiede in der Nutzung bzw. Nutzungsgeschichte bedingt (vgl. Abschnitt 5.2, Abb. 3). Floristische Veränderungen infolge hydrologische Störungen werden in Abschnitt 5.2.1 erörtert.

Hartholz-Auenwälder weisen zudem eine reiche Moosflora auf (insbesondere unter den Epiphyten), welche als poikilohydre Organismen aufgrund der zumeist hohen Luft- und Bodenfeuchte gute Wuchsbedingungen finden (PHILIPPI 1972, SCHNITZLER 1997). PHILIPPI (1972) studierte die Moosvegetation von Hartholz-Auenwäldern am Oberrhein in einer monographischen Bearbeitung. Vor allem am Stammfuß (z. B. von *Quercus robur* oder *Populus nigra*) findet man das *Neckero complanatae-Anomodontetum viticulosi* (Gams 1927) Szafran 1955 em. Philippi 1965, oft mit *Homalia trichomanoides* und *Alleniella complanata* (= *Neckera c.*). *Anomodon viticulosus* und *A. attenuatus* profitieren hier von den Überschwemmungen, die den unteren Teil der Stämme mit einer dünnen Kalkschluff-Schicht überziehen (PHILIPPI 1974). Lichtreiche Stellen an Stämmen (z. B. von *Populus nigra*) werden von *Leucodon sciuroides* überzogen. Als Trägerbäume (Phorophyten) allgemein sind u. a. *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra* und *Quercus robur* bedeutend. Die häufigsten epiphytischen Moose im *Ficario-Ulmetum* des Taubergießen-Gebietes sind *Homalia trichomanoides*, *A. viticulosus*, *A. attenuatus* und *Taxiphyllum wissgrillii* (PHILIPPI 1974).

Vorherige Seite (Previous page):

Fig. 1. Structure and tree species composition in near-natural hardwood floodplain forests. **a)** Liana-rich hardwood floodplain forest of the island Rhinau (Upper Rhine, Départment Bas-Rhin, France) (Photo: D. Remy, October 1990); **b)** Structural diverse hardwood floodplain forest with epiphytic growth of *Hedera helix* (ivy) in the Kühkopf-Knoblochsaue nature reserve, Hessian Upper Rhine Plain (Photo: A. Schwabe, March 2020); **c)** late spring flood in a *Quercus robur* (pedunculate oak)-hardwood floodplain forest of the river Elbe at Dömitz (Photo: H. Dierschke, April 1980); **d)** natural zonation of hardwood forest (with *Populus nigra* (black poplar) and *Ulmus laevis* (spreading elm) and softwood forest (with different *Salix* (willow)-species) in the river Elbe floodplain at Höhbeck (Photo: W. Härdtle, April 2020); **e)** und **f)** hydrologically undisturbed and unmanaged hardwood floodplain forests with *Ulmus laevis* (spreading elm) and *Quercus robur* (pedunculate oak) in the river Elbe floodplain at Höhbeck (Photo: W. Härdtle, April 2020).

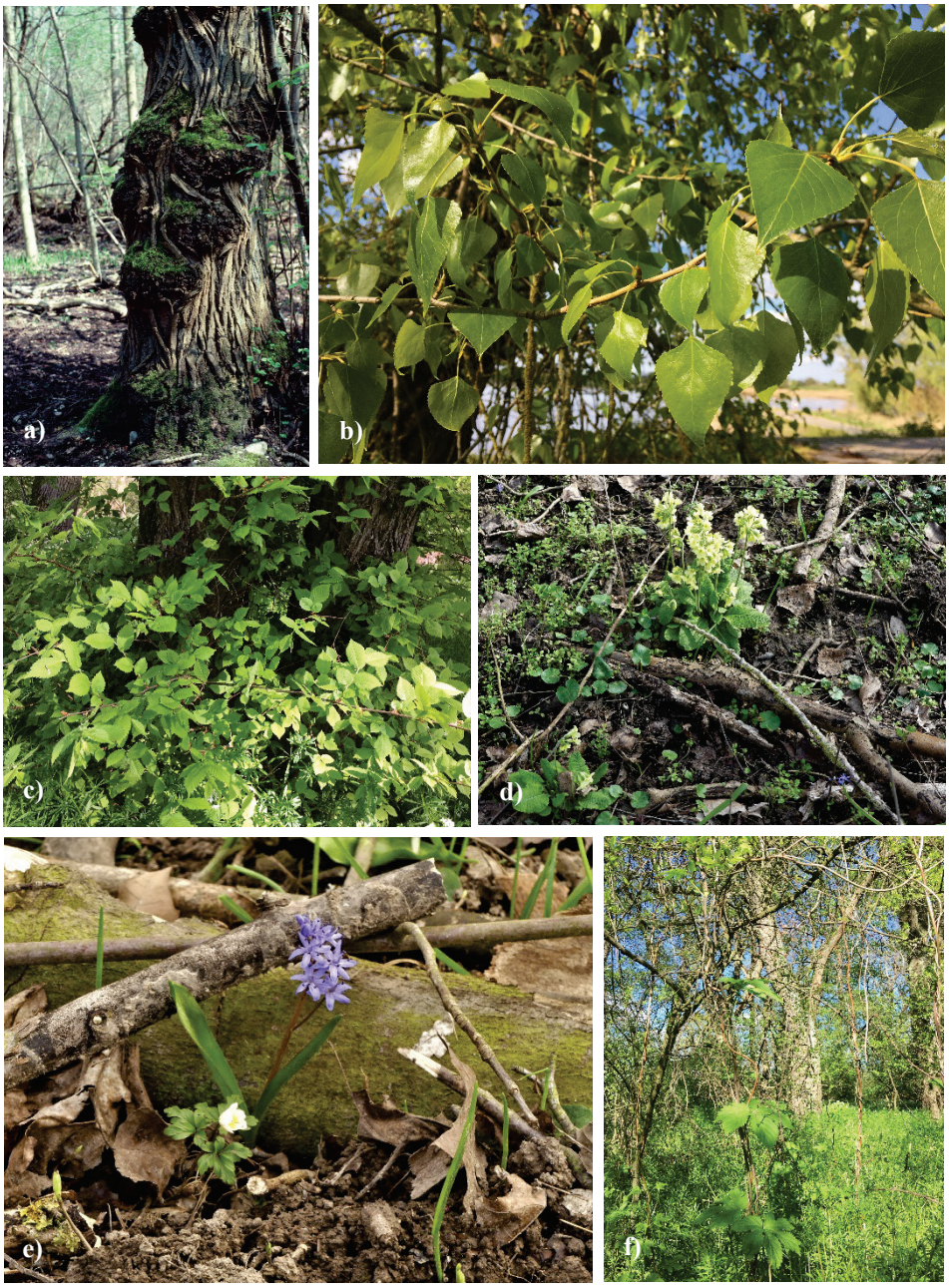

Abb. 2. Bezeichnende Arten und Artengemeinschaften in Hartholz-Auenwäldern. **a)** Stammfuß von *Populus nigra* (Schwarz-Pappel) in einem Hartholz-Auenwald bei Wyhl, Oberrhein (Foto: A. Schwabe, Mai 1989); **b)** Blattaustrieb von *Populus nigra* (Schwarz-Pappel) in einem Hartholz-Auenwald der Elbe bei Höhbeck (Foto: W. Härdtle, April 2020); **c)** Blattaustrieb von *Ulmus laevis* (Flatter-Ulme) in einem Hartholz-Auenwald der Elbe bei Höhbeck (Foto: W. Härdtle, April 2020); **d)** Frühlingsaspekt der Bodenvegetation mit blühender *Primula elatior* (Wald-Primel), *Scilla bifolia* (Zweiblättriger Blaustern) und bereits verblühter *Ficaria verna* (Scharbockskraut) im NSG Kühkopf-Knoblochsaue, hessische Oberrheinebene (Foto: A. Schwabe, März 2020); **e)** Frühlingsaspekt mit blühender *Scilla bifolia*

Auch aus mykologischer Sicht zählen naturnahe Hartholz-Auenwälder zu den artenreichsten Waldgesellschaften Mitteleuropas. Oft herrschen ganz spezifische Pilzgemeinschaften mit überflutungstoleranten Arten vor. In Hartholz-Auenwäldern des norddeutschen Tieflands (Schleswig-Holstein, Mecklenburg-Vorpommern, Nordniedersachsen) konnten 400 Großpilztaxa nachgewiesen werden, von denen 280 Taxa allgemein in Feuchtwäldern vorkommen sowie 26 Taxa, welche ganz überwiegend auf Hartholz-Auenwälder begrenzt und dort Indikatoren naturbelassener Standortsverhältnisse sind (LÜDERITZ 2010). Aufgrund der Gehölzartenvielfalt und bei höherer Abundanz von Altbäumen treten – im Vergleich zu Erlen-Eschen- oder Weichholz-Auenwäldern – mykorrhizabildende Großpilze in den Vordergrund (z. B. aus den Gattungen *Russula*, *Lactarius* und *Entoloma*; LÜDERITZ 2010). Diese Befunde decken sich mit Untersuchungsergebnissen aus Hartholz-Auenwäldern der Oberrheinebene, wo insgesamt 140 Großpilzarten und 16 „Auwald-Leitarten" identifiziert wurden (ZEHFUSS & OSTROW 2009). Zu den naturschutzfachlich wertgebenden Großpilzen in Hartholz-Auenwäldern zählt beispielsweise *Entoloma saundersii*, eine Art, für deren Erhalt Deutschland weltweite Verantwortung trägt (LÜDERITZ & GMINDER 2014). Dieser seltene und in Deutschland stark gefährdete Pilz ist Mykorrhiza-Symbiont mit verschiedenen *Ulmus*-Arten und *Rosaceae* (z. B. *Crataegus*- und *Prunus*-Arten) und kennzeichnet Auenstandorte mit ungestörter Dynamik und altem Baumbestand (LÜDERITZ 2010, LÜDERITZ & GMINDER 2014).

Insgesamt sind auentypische Gehölze mit sehr spezifischen und hoch diversen Pilzgemeinschaften assoziiert. Während im Umfeld von alten *Fraxinus excelsior*-Individuen in Feuchtwäldern Schleswig-Holsteins bis zu 800 Großpilzarten (darunter viele naturschutzfachlich bedeutsame Arten) nachgewiesen wurden (LÜDERITZ 2017), kommen an Altbäumen übriger Auenwald-Gehölze (z. B. *Ulmus* spec., *Tilia* spec., *Carpinus betulus* und baumartigen Individuen von *Corylus avellana*) zwischen 50 und 400 Großpilzarten vor (LÜDERITZ 2010). In diesem Zusammenhang sei auch die besondere Bedeutung von Baumkronen für die Pilzartenvielfalt hervorgehoben. Untersuchungen im Leipziger Auwald zeigen, dass Kronenbereiche von Altbäumen mit hohen Totholzanteilen, vor allem von *Quercus robur* und *Tilia cordata*, eine besonders arten- und individuenreiche Funga aufweisen (UNTERSEHER et al. 2008).

Vorherige Seite (Previous page):

(Zweiblättriger Blaustern) und *Anemone nemorosa* (Busch-Windröschen) im NSG Kühkopf-Knoblochsaue, hessische Oberrheinebene (Foto: A. Schwabe, März 2020); **f)** Lianen-reiche Strauchschicht mit *Humulus lupulus* (Gewöhnlicher Hopfen) in einem Hartholz-Auenwald der Elbe bei Höhbeck (Foto: W. Härdtle, April 2020).

Fig. 2. Species and species composition typical of hardwood floodplain forests. **a)** Trunk base of *Populus nigra* (black poplar) in a hardwood flodplain forest at Wyhl, Upper Rhine (Photo: A. Schwabe, May 1989); **b)** foliation of *Populus nigra* (black poplar) in the river Elbe floodplain at Höhbeck (Photo: W. Härdtle, April 2020); **c)** foliation of *Ulmus laevis* (spreading elm) in the river Elbe floodplain at Höhbeck (Photo: W. Härdtle, April 2020); **d)** spring aspect of the herb layer with flowering *Primula elatior* (true oxlip), *Scilla bifolia* (two-leaf squill) and faded *Ficaria verna* (smallwort) in the Kühkopf-Knoblochsaue nature reserve, Hessian Upper Rhine Plain (Photo: A. Schwabe, March 2020); **e)** spring aspect with flowering *Scilla bifolia* (two-leaf squill) und *Anemone nemorosa* (smell fox) in the Kühkopf-Knoblochsaue nature reserve, Hessian Upper Rhine Plain (Photo: A. Schwabe, March 2020); **f)** Liana-rich shrub layer with *Humulus lupulus* (common hop) in the river Elbe floodplain at Höhbeck (Photo: W. Härdtle, April 2020).

Abb. 3. Störungsbedingte Änderungen der Struktur in Hartholz-Auenwäldern. **a)** weitgehender Ausfall der Strauchschicht in einem mit Rindern beweideten Hartholz-Auenwald (außendeichs) an der Elbe bei Dömitz (Foto: W. Härdtle, April 2020); **b)** unnatürliche hohe Deckung der Strauchschicht (insbesondere mit *Corylus avellana* (Hasel)) in einem entwässerten Hartholz-Auenwald an der Elbe, NSG Vitico (Foto: W. Härdtle, März 2020).

Fig. 3. Disturbance effects on structural patterns of hardwood floodplain forests. **a)** Largely missing shrub layer in a hardwood floodplain forest (Elbe foreland at Dömitz) as a result of cattle grazing (Photo: W. Härdtle, April 2020); **b)** dense shrub layer cover (with predominant *Corylus avellana* (hazel)) resulting from drainage in the nature reserve Vitico, river Elbe (Foto: W. Härdtle, March 2020).

Die hohe Substrat-Spezifität einzelner Pilzarten lässt erwarten, dass diesen in Auenwäldern eine hohe funktionale Bedeutung zukommt, da sie einerseits ihren Mykorrhizapartnern die Aufnahme von Mineralstoffen aus dem Boden erleichtern, andererseits aber auch (bspw. als Saprophyten) über die Zersetzung von Holz maßgeblich Stoffkreisläufe steuern. Zudem bilden ihre Hyphen einen Großteil an lebender Biomasse in Waldböden (durchschnittlich ca. 5 kg^3 ha^{-1} in gemäßigt-humiden Klimazonen; LÜDERITZ 2001).

Bezüglich der hohen Diversität und teils auch Spezifität der Tierwelt von Hartholz-Auenwäldern sei z. B. auf die Monographien der LANDESSTELLE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE BADEN-WÜRTTEMBERG (1974: Taubergießen) bzw. der LANDESANSTALT FÜR UMWELTSCHUTZ BADEN-WÜRTTEMBERG (1978: Rußheimer Altrhein) verwiesen. Hier finden sich u. a. Abhandlungen zu Kleinsäugetieren, Vögeln, Amphibien, Hautflüglern, Schmetterlingen, Käfern und Schnecken. Unter den Vogelarten ist u. a. die Gilde der Stammkletterer mit Bunt-, Mittel-, Klein- und Schwarzspecht sowie Garten- und Waldbaumläufer und Kleiber sowie eine hohe Diversität an Meisen- und Greifvogelarten charakteristisch (zusammenfassend z. B. bei KRATOCHWIL & SCHWABE 2001, Abb. 3.10 und Tab. 6.50). Tagfalter- und Noctuiden-Schwerpunkte u. a. in Hartholzauen mit den Raupenfutterpflanzen wurden bei KRATOCHWIL & SCHWABE (2001, Tab. 6.32, 6.38) ausgewertet.

4. Lebensraum und standörtliche Charakteristika

Der für Auenwälder prägendste Standortsfaktor sind Überflutungen oder Überstauungen (Abb. 1c), wobei der Zeitpunkt, die Dauer und Amplituden von Hochwasserereignissen in weiten Grenzen schwanken (SCHNITZLER 1994a). Wie Ganglinien-Übersichten zeigen, können Überstauungen in Hartholz-Auenwäldern bis über drei Monate andauern und Überflutungshöhen von einem Meter oder mehr über Flur betragen, bei Gesamtamplituden von

mehreren Metern, im Unterlauf mancher Flüsse bis zu zehn Metern (LEUSCHNER & ELLENBERG 2017). Ursachen solcher Wasserspiegelschwankungen sind Schneeschmelzen im Frühjahr in Kombination mit ergiebigen und langanhaltenden Niederschlägen im Einzugsgebiet der Flüsse. In vielen Flusslandschaften, beispielsweise an der Elbe, am Oberrhein oder der Donau, können Hochwasserereignisse auch im (Früh-)Sommer und somit während der Vegetationsperiode auftreten (HÄRDTLE et al. 1996).

Da das Relief einer Flussaue in aller Regel vom Flussbett zum landseitigen Auenrand hin abfällt, schwanken im Auenbereich Überflutungsdauer und -höhe in Abhängigkeit vom Kleinrelief und Entfernung zum Flussbett. Damit einher geht eine spezifische und von der Hydrologie der Standorte bestimmte Vegetationszonierung: Während die besonders oft oder lange überfluteten und durch direkten Einfluss von Strömung stärker gestörten (flussufernahen) Standorte von Weichhölzern besiedelt werden (u. a. verschiedene *Salix*-Arten wie *S. alba*, *S. ×rubens*, *S. viminalis* oder *S. triandra*), sind Standorte der Hartholz-Auenwälder weniger häufig überflutet (MUNOZ-MAS et al. 2017; Abb. 1d). In naturbelassenen oder vom Menschen wenig veränderten Auenlandschaften spiegelt somit das Vegetationsmosaik von Weich- und Hartholz-Beständen ein auenspezifisches Geländeprofil. Ein Wechsel von Weich- und Harthölzern ist aber nicht nur Ausdruck hydrologischer Standortsunterschiede, sondern lässt sich auch als Sukzessionsfolge interpretieren, in welcher Pionierhölzer (Weichhölzer) durch spätsukzessionale (Hartholz-)Arten abgelöst werden (SCHNITZLER 1995b, VOLK 1998). Pionierarten der Gattungen *Salix* oder *Populus* können (aufgrund ihrer flugfähigen Samen) Stör- oder Rohbodenstandorte wesentlich rascher besiedeln und dort auch schneller heranwachsen als Harthölzer der Gattungen *Quercus* oder *Ulmus* (SCHNITZLER 1995b). Gleichwohl können auch Weichholz-Bestände innerhalb ihres etwa 100-jährigen Entwicklungszyklus einen hohen Strukturreichtum und Wuchshöhen bis zu 40 m erreichen (SCHNITZLER 1997).

Mit der Überflutungsdynamik eng verknüpft ist die Bodenentwicklung in Hartholz-Auenwäldern (HAASE & NEUMEISTER 2001). Hartholzauen stocken fast durchweg auf Auenlehmen, welche seit den hochmittelalterlichen Rodungsphasen, im Oberrheingebiet teilweise auch schon seit der Römerzeit, entlang der mitteleuropäischen Flüsse abgelagert wurden. Bei den abgelagerten Substraten handelt es sich überwiegend um erodierte Oberböden von Äckern mit sandiger bis lehmig-toniger Textur. Die Auenlehme bedecken ein fossiles Auenrelief, das kleinräumig oft reich gegliedert ist in Rücken, Senken und Rinnen. Insbesondere in gerinne-nahen Bereichen sind auch heute noch erhebliche Sedimentationsraten zu verzeichnen, welche aufgrund ihrer hohen partikulär gebundenen Gehalte an Phosphat aus Ackerflächen erheblich zum stark eutrophen Charakter der rezenten Tieflandsauen beitragen (KLAUS et al. 2011). In ufernahen (Weichholz-) Bereichen dominieren eher sandige bis kiesige, an uferfernen (Hartholz-) Standorten eher schluffig-tonige Substrate (HUGHES et al. 2012). Bei einzelnen Überflutungsereignissen können Sedimente von wenigen Millimetern bis zu mehreren Zentimetern Mächtigkeit abgelagert werden (SCHNITZLER 1997).

In Mitteleuropa stocken Hartholzauen fast durchweg auf allochthonen Braunen Auenböden (Allochthone Vega), welche durch die Ablagerung von vorverbrauntem Material aus Bodenerosionsprozessen seit dem Mittelalter entstanden sind. An gebirgsnahen Flüssen mit stärkerem Gefälle und wenig Ackerbau im Einzugsgebiet, wie etwa an der Donau und am südlichen Oberrhein, sind häufiger auch schwächer entwickelte A_h-C-Böden zu finden, die als Paternia und Kalkpaternia (kalkreiche Substrate) bezeichnet werden. Aufgrund der stark fluktuierenden Wasserstände, bei denen der Grundwasserspiegel mehrere Meter tief absinken kann, überwiegen zeitlich bei weitem die Belüftungsphasen im Boden, so dass es kaum

zur Ausprägung von hydromorphen Merkmalen kommt. Aufgrund der hohen biologischen Aktivität und der regelmäßigen Sedimentation von organischem Material sind Auenböden bis in tiefere Bodenhorizonte reich an organischer Substanz (SCHNITZLER 1997).

Insbesondere die allochthone Vega (Brauner Auenboden) weist in der Regel eine ausgezeichnete Versorgung mit Stickstoff, Phosphor und Basenkationen auf (SCHNITZLER 1997). Beträchtliche Nährstoffmengen können mit Überflutungswasser eingetragen werden. Für Auenstandorte am Rhein ließ sich zeigen, dass mit den Sedimenten einer einzigen Winter-Überflutung 27 kg ha^{-1} Phosphor, 8,9 kg ha^{-1} Stickstoff, 51 kg ha^{-1} Magnesium und 34 kg ha^{-1} Kalium eingetragen wurden (SCHNITZLER 1997). Da Auenböden – bedingt durch hohe C_{org}-, Schluff- und Tonanteile – hohe Kationenaustauschkapazitäten aufweisen (um 125–500 μmol_c g^{-1} Boden; GÖNNERT 1989, LEUSCHNER & ELLENBERG 2017), können erhebliche Mengen der im Bodenwasser vorliegenden Nährstoff-Kationen in pflanzenverfügbarer Form gespeichert werden. Viele Harthölzer weisen überdies eine Blattstreu mit engen C/N-Verhältnissen auf, so dass – bei günstigen Temperaturen und ausgeglichener Bodenfeuchte – der Abbau organischer Substanz und die damit einhergehende Nährstoff-Nachlieferung hoch ist. Beispielsweise werden in der Streuschicht von Auenstandorten Blätter von *Fraxinus excelsior*, *Ulmus minor* oder *Prunus padus* innerhalb von sieben Monaten vollständig abgebaut (PENKA et al. 1985). Demgemäß ist die Humusform an Auenstandorten meistens ein Mull (GÖNNERT 1989, Abb. 2d–e).

5. Gefährdung

5.1 Historische Veränderungen

Obgleich sich verschiedene Nutzungsformen von Hartholzauen bereits für das frühe Neolithikum nachweisen lassen (beispielsweise an der Schelde in N-Belgien, DEFORCE et al. 2014), ist der weitaus größte Flächenverlust von Hartholz-Auenwäldern auf mittelalterliche und neuzeitliche Rodungen und eine – häufig damit einhergehende – ackerbauliche Nutzung von Auenstandorten zurückzuführen (TOCKNER & STANFORT 2002, GLAESER & VOLK 2009). In Mitteleuropa begannen großflächige Auenwaldrodungen im Mittelalter, und mit Beginn des 20. Jahrhunderts waren bereits über 90 % der ursprünglichen Auenwaldfläche zerstört (BORK 2001, TOCKNER & STANFORT 2002). Verbliebene Hartholz-Bestände sind heute nur noch zu etwa 1 % naturnah bestockt (ZERBE 2019). Ein großer Teil der in Auen liegenden Agrarflächen wurde später eingedeicht (am Oberrhein beispielsweise etwa seit dem 14. Jahrhundert; VOLK 1998), so dass Überflutungen und damit einhergehende Sedimentations- oder Erosionsprozesse unterblieben. Damit ändern sich nicht nur das Artengefüge und die Dynamik von Auenwäldern (u. a. Ausfall von Spezialisten, Abnahme von Störungen und Zunahme der Verjüngung und Stammdichte; WALTHER 1977, TRÉMOLIÈRES et al. 1998), sondern auch Elementkreisläufe und die Nährstoffversorgung der Bäume. TRÉMOLIÈRES et al. (1998) konnten zeigen, dass sich der Blatt-Stickstoffspiegel von Bäumen in eingedeichten Auenwäldern im Vergleich zu jenen an überfluteten Standorten halbiert. Auch historische Entwässerungsmaßnahmen oder Flussregulierungen mit dem Ziel, ackerbauliche Erträge in Auenlandschaften zu steigern und den Einfluss von Qualmwasser (d. h. unter dem Deichfuß hydrostatisch durchgepresstes Flusswasser) zu minimieren, haben die hydrologischen Verhältnisse in fossilen (d. h. eingedeichten) Auen verändert (N. MÜLLER 1995). Beispielsweise wies die Oder zwischen dem Zufluss der Opava (Tschechien) und ihrer Mündung in

die Ostsee ein natürliches Überschwemmungsgebiet von 3709 km^2 auf. Flussbegradigung und Eindeichung reduzierten diese Fläche bis zum Ende des 19. Jahrhunderts auf ca. 860 km^2, also auf 23 % der ursprünglichen vorhandenen Auenfläche (ZERBE 2019).

5.2 Aktuelle Gefährdungsfaktoren

5.2.1 Störungen der Hydrologie, Entwässerung

Da Überflutungen die Standortseigenschaften von Hartholz-Auenwäldern ganz wesentlich prägen, wirken sich Störungen der Hydrologie auf nahezu alle funktionalen Eigenschaften dieser Waldökosysteme aus. Hierzu zählen u. a. die Verjüngungs-, Konkurrenz- und Strukturdynamik bezeichnender Baumarten, die Nährstoffversorgung und -kreisläufe wie auch pedogenetische Prozesse (HUGHES et al. 2012). Besonders gravierend wirken Deichbaumaßnahmen und andere wasserbauliche Eingriffe mit Auswirkungen auf den Wasserabfluss, die Sohleintiefung und die Hochwasserdynamik betroffener Fließgewässer (vgl. Übersichten bei SCHNITZLER 1997, STAMMEL et al. 2011, HUGHES et al. 2012). In vielen Gebieten der Oberrheinaue ist durch die verschiedenen Maßnahmen der Rheinkorrektion die natürliche Überflutungsdynamik gestört. So sind intakte Bestände in der rezenten Aue auf kleine Bereiche zusammengeschmolzen und nur noch nördlich der letzten Rheinstaustufe bei Iffezheim zu finden. Nur hier erfolgen noch die periodischen Überflutungen mit fließendem Rheinwasser, verbunden mit Überschlickungen, im Wechsel mit Austrocknung. Im Bereich der auenartigen Standorte (HÜGIN & HENRICHFREISE 1992) finden keine direkten Überflutungen mit Rheinwasser statt. Überflutungen können noch durch Druckwasser erfolgen, allerdings dann unter veränderten ökologischen Bedingungen (geringere Wasserstandsschwankungen, teilweise stagnierend, kein Schlickabsatz). Ausgedeichte Bestände des *Ficario-Ulmetum* haben die Tendenz, dass sich Entwicklungen zu *Carpinion*-Beständen und allgemein zu trockeneren Beständen zeigen (HAILER 1965, s. auch die Kartierungen von HÜGIN 1962). Dazu gehört am Oberrhein z. B. die Zunahme von *Carpinus betulus* und auch z. B. von *Carex alba*, s. auch LOHMEYER & TRAUTMANN 1974). Insbesondere im südlichsten Teil von Breisach bis Basel hat sich nach dem Bau des Rheinseitenkanals und damit verbundenen extremen Grundwasserabsenkungen eine „Trockenaue“ mit einem Vegetationsmosaik von Trockenvegetation gebildet (vgl. HÜGIN 1962). Auch in vielen weniger drastisch veränderten Beständen der vollständig staureguliertem Abschnitte des südlichen Oberrheins und der Donau wird spätestens in der nächsten Baumgeneration der jetzt schon reliktische Charakter einer Hartholzaue verloren gehen und rein terrestrisch geprägte Artenkombinationen werden in der Baumschicht die Vorherrschaft übernehmen.

Veränderungen der hydrologischen Bedingungen durch wasserbauliche Maßnahmen spiegeln sich besonders deutlich im floristischen Inventar wider. Während mit zunehmender Dauer und Häufigkeit der Überschwemmungen auch die überflutungstolerantesten *Fagetalia*- bzw. *Querco-Fagetea*-Arten ausfallen und an den tiefsten Standorten nahezu ausschließlich Nässezeiger (z. B. Röhrichtarten) vorherrschen, deutet ein vermehrtes Auftreten typischer *Querco-Fagetea*-Arten (wie *Anemone nemorosa*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Milium effusum*, *Polygonatum multiflorum*, *Corylus avellana*, Abb. 3) in aller Regel auf einen gestörten Wasserhaushalt hin, der mittelfristig auch zu einem Umbau der gesellschaftstypischen Baumartenkomposition aus Stiel-Eiche, Feld- und Flatter-Ulme (sowie geringen Eschenanteilen) führt. Hauptprofiteur einer verringerten Überflutungshäufigkeit ist oft der Berg-Ahorn, der beispielsweise im gesamten Oberrheingebiet seit

Jahrzehnten die Hartholzauen massiv durchdringt. Hydrologisch intakte Ausbildungen des *Ficario-Ulmetum* sind im westlichen Mitteleuropa nahezu vollständig verschwunden und heute ganz überwiegend nur noch in Auen unregulierter Flüsse Osteuropas erhalten.

Störungen der Hydrologie verändern überdies die Artenvielfalt auenspezifischer Großpilze (LÜDERITZ 2010) und Wirbelloser (z. B. Insekten, Mollusken; vgl. ZULKA 1994, HARPER et al. 1997, HAFERKORN 2002, HOLEC et al. 2006, CEJKA et al. 2008, LESSEL & EISENBEIS 2008, STERZYNSKA et al. 2014). Auswirkungen von Entwässerungsgräben auf das Edaphon von Auenböden werden bei SCHNITZLER (1997), PAAL et al. (2007) und HUGHES et al. (2012) beschrieben.

5.2.2 Forstliche Nutzung

Auch wenn Hartholz-Auenwälder eine autochthone Bestockung zeigen, so ist diese häufig forstlich überprägt. Forsthistorische Untersuchungen in Auenwäldern am Oberrhein zeigen, dass Stiel-Eichen dort angereichert wurden (VOLK 1994). Auch an der Oder sowie im Elbegebiet sind Pflanzungen von *Quercus robur* Ursache für deren Alleindominanz in verschiedenen Hartholz-Auenwäldern (z. B. im NSG Vitico; HÄRDTLE et al. 1996). Überregionale Unterschiede im Baumartengefüge (z. B. das Eichen/Eschen-Verhältnis) sind daher nicht immer Ausdruck syngeographischer oder edaphischer Verhältnisse, sondern auch Folge forstlicher Nutzung. Dies zeigt auch der von BÜCKING (1989) und VOLK (1994) in Auen-Naturwäldern (nach Aufgabe der forstlichen Nutzung) beobachtete Rückgang der Stiel-Eiche, bei gleichzeitig vitaler Verjüngung anderer Baumarten (obgleich sich *Quercus robur* bei geringem Wildverbiss durchaus verjüngen kann, vgl. REIF et al. 2016).

Intensive forstliche Nutzung führt häufig zu einer Verarmung der Arten- und Strukturdiversität (HÄRDTLE et al. 1996, ähnlich wie unter Beweidung, Abb. 3a). Besonders drastisch wirkt sich der Anbau nicht autochthoner Arten aus, beispielsweise von Kultivaren der Bastard-Schwarz-Pappel (*Populus ×canadensis*; vgl. WALTHER 1977) und anderer Pappeln. Dies verändert u. a. das Lichtklima im Bestandsinnern sowie die Qualität der Laubstreu. In Pappelforsten kann sich – im Vergleich zu naturnah bestockten Wäldern – die Anzahl bezeichnender Pflanzenarten um bis zu 60 % reduzieren (HÄRDTLE et al. 1996). So werden heute vielfach tiefergelegene potentielle Hartholzauenstandorte mit großer Überflutungshäufigkeit von Pappelplantagen oder auch Kopfweidenbeständen eingenommen. Am nördlichen Oberrhein nehmen allein im NSG Kühkopf-Knoblochsaue entsprechende Flächen fast 500 ha ein (BAUMGÄRTEL 2004). Leicht erkennbar sind entsprechende Standorte am gehäuften und vitalen Auftreten typischer, sehr überflutungstoleranter Sträucher der Hartholzaue wie *Cornus sanguinea* und *Crataegus monogyna*. Durch die gezielte Einbringung von Stiel-Eiche, Feld- und Flatter-Ulme bei gleichzeitiger sukzessiver Entnahme von Hybridpappel könnte hier der Umbau zur Hartholzaue deutlich forciert werden (BAUMGÄRTEL 2007). Unterbleiben entsprechende Initialpflanzungen, so etablieren sich an diesen Standorten nach Zusammenbruch der Hybridpappel häufig sehr persistente Röhrichte oder nitrophytische Staudenfluren. Mittelfristig ergibt sich für den Naturschutz das Dilemma, dass viele aktuell als FFH-Lebensraumtyp ausgewiesene Bestände sich infolge verringerter Überflutungshäufigkeit in Sukzession zu edellaubholzreichen *Carpinion*-Gesellschaften befinden, während hinsichtlich des Überflutungsregimes geeignete Standorte aktuell von (oft zusammenbrechenden) Pappelplantagen eingenommen werden. Insbesondere bei der Stiel-Eiche besteht in vielen Auengebieten ein gravierendes Defizit an Beständen, die jünger als 100 Jahre sind, so dass sich hier in naher Zukunft unausweichlich eine gravierende Lücke beim Flächennachschub ergibt, da gleichzeitig in den bestehenden Hartholzauen die

Eichenverjüngung nahezu vollständig zum Erliegen gekommen ist und infolge verminderter Überflutungshäufigkeit Esche und Berg-Ahorn das Verjüngungsgeschehen dominieren (BAUMGÄRTEL 2004). Auf relativ wenig überfluteten Standorten vermag sich die Stiel-Eiche offenbar nur nach vergleichsweise großflächigen Störereignissen und gleichzeitig moderatem Wildverbiss in nennenswertem Maße an der Gehölzsukzession zu beteiligen (REIF et al. 2016). Alternativ können eichenreiche Bestände unter diesen Umständen häufig nur durch gezielte waldbauliche Maßnahmen erhalten werden. Die dargelegten Befunde verweisen erneut auf die Schlüsselfunktion einer hinreichend langen Überflutungsdauer als maßgeblichem Selektionsmechanismus für die Entstehung Eichen- und Ulmen-reicher Hartholzauen.

5.2.3 Fragmentierung

Viele Bestände sind heute eher als kleinflächige Waldfragmente erhalten und unterliegen – als Folge früherer Rodungen oder Zerschneidungen durch Straßen oder Wege – einer Verinselung. Obwohl solche Habitatinseln oftmals (wenn auch kleine) Populationen seltener oder gefährdeter Auenwald-Arten beherbergen (ZACHARIAS & BRANDES 1990, PETRÁŠOVÁ-ŠIBÍKOVÁ et al. 2017), zeigen diese – im Vergleich zu Beständen mit hoher Integrität – eine geringere Resistenz oder Resilienz gegenüber Umweltveränderungen. In kleinflächigen Beständen ist nicht nur die Walddynamik und Entstehung phasenspezifischer Strukturen unterbunden, sondern zugleich die genetische Variabilität vorkommender Holzarten vermindert (vgl. GEBUREK et al. 1989). Mit abnehmender Flächenausdehnung nimmt zudem die Wirkung negativer Randeffekte zu (PETRÁŠOVÁ-ŠIBÍKOVÁ et al. 2017). So nimmt die Wirkung von Randeinflüssen zum Waldinnern hin erst über eine Distanz ab, welche dem zwei- bis dreifachen der Bestandsoberhöhe entspricht (HÄRDTLE 1995). Bei Bestandsgrößen unter drei Hektar kann somit kein waldspezifisches Innenklima entstehen. Zudem gelten viele auch im *Ficario-Ulmetum* vorkommende krautige Laubwaldarten als ausbreitungsschwach, so dass Populationen spezifischer Waldarten genetisch isoliert sind und von stochastischen Ausbreitungsprozessen entfernt vorkommender Populationen kaum profitieren (BRUNET & VON OHEIMB 1998, HEINKEN et al. 2002).

5.2.4 Eutrophierung

Die Krautschicht von Hartholz-Auenwäldern reagiert sensibel auf eine Änderung der Trophieverhältnisse, insbesondere bei unnatürlich hohen (anorganischen) Stickstoff- oder Phosphoreinträgen (HRIVNÁK et al. 2015). MÖLDER & SCHNEIDER (2011) konnten am Beispiel von Hartholz-Auenwäldern der Donau zeigen, dass Nährstoffeinträge hochwüchsige Nitrophyten begünstigen und Auenwald-Pflanzen verdrängt werden. Gute Indikatoren einer Eutrophierung von Auenstandorten sind hohe Deckungsanteile von *Urtica dioica*, *Galium aparine*, *Aegopodium podagraria* oder *Rubus caesius*, mit deren Dominanz ein deutlicher Rückgang der Alpha-Diversität der Krautschicht einhergeht (MÖLDER & SCHNEIDER 2011). Massive Eutrophierungserscheinungen infolge des Eintrags von stark P-haltigen Sedimenten sind vor allem in gerinne-nahen Bereichen mit hohen Sedimentationsraten zu beobachten, während flussfernere Bereiche in weitaus geringerem Maße durch sedimentationsinduzierte Eutrophierung betroffen sind (KLAUS et al. 2011).

Indizien einer schleichenden Eutrophierung (insbesondere mit Stickstoff) konnten MÖLDER & SCHNEIDER (2010) für Hartholz-Auenwälder sowie DITTMANN et al. (2018) für verschiedene Feuchtwald-Gesellschaften nachweisen. Bei der Interpretation der sich aus Langzeitbeobachtungen ableitbaren Verschiebungen im Arteninventar muss allerdings

berücksichtigt werden, inwieweit Änderungen im Artengefüge mit Änderungen der Bewirtschaftungsintensität in Zusammenhang stehen (da Nullnutzung häufig zu einem stärkeren Kronenschluss und damit veränderten Lichtverhältnissen führt; STRUBELT et al. 2017).

5.2.5 Neophyten

Unter allen Laubwaldgesellschaften Mitteleuropas erweisen sich Auenwälder als vergleichsweise sensibel für eine Etablierung und Ausbreitung von Neophyten (RICHARDSEN et al. 2007). Hierfür sind einerseits eine relativ ausgeglichene Wasser- und Nähstoffversorgung verantwortlich (sowie der Transport von Diasporen mit dem Wasser), andererseits aber auch die für Auenstandorte typischen (mechanischen) Störungen (z. B. Sedimentation, Erosion, Eisgang). Hierdurch wird Mineralboden freigelegt, und Neophyten-Diasporen finden günstige Etablierungsbedingungen vor (SCHNITZLER 1994b, ANDERSSON et al. 2000). In einer europäische Auenwälder umfassenden Metaanalyse konnten SCHNITZLER et al. (2007) insgesamt 1380 Phanerogamen nachweisen, von denen 45 Arten (3,3 %) Neophyta waren. Nach Angaben der Autoren sind folgende Arten besonders häufig und oft expansiv: *Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus*, *E. canadensis*, *Fallopia japonica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Robinia pseudoacacia* und *Solidago gigantea*. PETRÁŠOVÁ-ŠIBÍKOVÁ et al. (2017) konnten am Beispiel von Hartholz-Auenwäldern zeigen, dass die Bestandessensibilität gegenüber einer Neophyten-Invasion mit dem Grad der Fragmentierung zunimmt.

Die von Neophyten ausgehende Gefährdung durch eine Verdrängung indigener Arten wird allerdings stark von örtlichen Gegebenheiten gesteuert. Viele der in Auenwäldern vorkommenden Neophyten zeichnen sich durch hohe Samenproduktion und effiziente Ausbreitungsmechanismen aus (überwiegend anemo-, hydro- oder zoochor, teils aber auch vegetativ) und neigen zur Bildung monodominanter Bestände (TICKER et al. 2001, SCHNITZLER et al. 2007). Hochwüchsige Arten wie *Fallopia japonica* oder *Impatiens glandulifera* sind besonders konkurrenzstark und in der Lage, auch eine Naturverjüngung zu unterbinden (TICKNER et al. 2001, DIDHAM et al. 2005). Da ein hohes N-Angebot oftmals mit einer abnehmenden Alpha-Diversität der Krautschicht korreliert (HRIVNÁK et al. 2015), werden monodominante Bestände besonders bei guter N-Verfügbarkeit (oder N-Eutrophierung) gefördert. Ein behutsames forstliches Management kann eine Ausbreitung von Neophyten in Auenwäldern unterbinden. Hierzu zählen eine Vermeidung großer Kronenraumlücken bei der Holzernte (bspw. durch Femelhieb oder Einzelstamm-Nutzung) und bodenschonende Verfahren der Holzbringung (Vermeidung von Bodenverwundungen; SCHNITZLER et al. 2007) sowie das Unterlassen von Anpflanzungen exotischer Arten.

5.2.6 Eschentriebsterben, Insektenkalamitäten und Ulmensterben

Eine erst seit etwa zwei Jahrzehnten bestehende Gefährdung von Hartholz-Auenwäldern geht vom sogenannten Eschentriebsterben aus, welches von dem seit Anfang der 1990er Jahre aus Ostasien (vermutlich mit Eschen-Jungpflanzen) eingeführten Schlauchpilz *Hymenoscyphus fraxineus* ausgelöst wird (OSTBRANT et al. 2017, WYLDER et al. 2018). Sporen des Pilzes infizieren häufig zunächst die Blätter (Blattmittelrippen) von *Fraxinus excelsior*, von wo aus dann Pilzhyphen in Triebe vordringen und typische Rindennekrosen verursachen. Nach einiger Zeit sterben dann befallene Triebe und deren Blätter ab. Bei älteren Bäumen setzt so eine Kronenverlichtung, später auch ein völliges Absterben der Krone ein (AMBROSE-OJI et al. 2019).

Da Eschen in Hartholz-Auenwäldern mitunter hohe Deckungsanteile aufweisen, kann Eschentriebsterben zu einer erheblichen Veränderung der Lichtverhältnisse im Bestandsinnern führen (BROOME et al. 2019). Betroffene Wälder reagieren oft mit einer Ruderalisierung und einem Verlust der Artenvielfalt ihrer Krautschicht (ERFMEIER et al. 2019), wobei sich die langfristigen Folgen für Änderungen im Gesamtarteninventar (einschließlich der Funga und der Fauna) sowie damit verbundene Ökosystemfunktionen derzeit kaum abschätzen lassen (LOO 2009, LÜDERITZ 2017). In vielen Beständen werden ausfallende Eschen durch eine massive Verjüngung von *Acer pseudoplatanus* ersetzt (BROOME et al. 2019). ERFMEIER et al. (2019) konnten am Beispiel verschiedener Feuchtwälder in Norddeutschland zeigen, dass die Absterberate von Eschen mit ihrem Deckungsanteil, der relativen Lichtintensität und der Bodennässe positiv korreliert. Überdies zeigen junge Eschen (BHD < 5 cm) höhere Mortalitätsraten als ältere (BHD 5–25 cm; MARCAIS et al. 2017, ERFMEIER et al. 2019). Für forstlich genutzte Bestände ist entscheidend, gesunde oder wenig geschädigte Bäume im Bestand zu belassen, da diese möglicherweise resistente Genotypen repräsentieren und somit für eine künftige Bestands-Neugründung wichtig sind (PAUTASSO et al. 2013, FICHTNER et al. 2018, STOCKS et al. 2019). Naturwälder sollten – auch bei stärkerer Schädigung – ihrer eigendynamischen Entwicklung überlassen bleiben (SKOVSGAARD et al. 2017).

Einige von Stiel-Eichen dominierte Bestände wurden während der vergangenen Jahre vom Eichen-Prozessionsspinner (*Thaumetopoea processionea*) befallen. Wiederholt befressene Eichen werden geschwächt und zeigen einen abnehmenden Radialzuwachs in Jahren des Befalls (GODEFROID et al. 2020). Ein Einsatz von Dimilin (Diflubenzuron), welches die Chitinsynthese während der Raupen-Häutung hemmt, schädigt allerdings zugleich andere Auenwald-Insekten (PAULUS et al. 1999).

In vielen Hartholz-Auenwäldern ist auch heute noch der Anteil an Ulmen infolge des Ulmen-Sterbens (verursacht durch die mit dem Ulmen-Splintkäfer ausgebreiteten Schlauchpilze *Ophiostoma ulmi* und *O. novo-ulmi*), bei dem im letzten Jahrhundert, vor allem und erneut seit den 1970er Jahren, in Auenwäldern vor allem *Ulmus minor* betroffen war, dramatisch verringert. MACKENTHUN (2004) geht davon aus, dass etwa 90 % des vormals in Deutschland vorhandenen Ulmen-Bestandes dieser Erkrankung zum Opfer fiel.

5.2.7 Klimawandel

Jüngere Untersuchungen zum Einfluss höherer Sommertemperaturen und abnehmender Niederschläge auf Auenwälder gehen davon aus, dass – bei sinkendem Grundwasserspiegel und höherer Transpirationsbeanspruchung – der (Radial-)Zuwachs bezeichnender Baumarten ab- und deren Mortalität zunimmt (MAC NALLY et al. 2014, RIVAES et al. 2014, STOJANOVIC et al. 2015). Diese Befunde lassen Störungen erwarten durch Interaktionen zwischen Klimawandel und Auenhydrologie. So konnten SKIADARESIS et al. (2019) am Beispiel der Rheinaue zeigen, dass Stiel-Eichen an entwässerten Standorten empfindlicher auf Trockenereignisse reagieren als Bäume an hydrologisch intakten Standorten. Ein Schutz der Auenhydrologie kann sich somit zugleich als vorbeugende Maßnahme gegenüber möglichen Auswirkungen des Klimawandels erweisen. Unklar ist derzeit, welche funktionalen Auswirkungen eine Zunahme der Jahresmittel-/Sommertemperaturen hat. Möglicherweise kann auch eine Klimawandel-bedingte Minderung der Schneefälle im Einzugsgebiet die Hochwasseramplituden nach Schneeschmelze verringern.

6. Schutz und Restitution

Hartholz-Auenwälder stehen unter dem Schutz internationaler wie auch nationaler Schutzbestimmungen (Lebensraumtyp 91F0 gemäß Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie; Ramsar- und IUCN-Konventionen, JOCE 1992; vgl. auch TOCKNER & STANFORD 2002, sowie BNatschG §30 und Naturschutzgesetze der Bundesländer). Ein Schutz vorhandener (insbesondere naturnaher) Auenwälder sollte im Rahmen allgemeiner Schutzbemühungen stets Vorrang vor Restitutionsmaßnahmen haben. Der Schutzwert heute noch vorhandener Bestände lässt sich – stellt man funktionale Kriterien in den Vordergrund – mit einer Bewertung der „ökologischen Kontinuität" erfassen, wobei drei verschiedene Aspekte der Waldentwicklung wichtig sind (FICHTNER & LÜDERITZ 2013):

a) Habitatkontinuität eines Waldstandortes (historisch alt vs. historisch jung): Diese beschreibt die zeitliche Dauer, welche eine Waldfläche existiert. Als historisch alt („ancient forest") werden solche Waldflächen gewertet, deren Existenz sich mittels historischer Karten für mehr als 200 Jahre nachweisen lässt (PETERKEN 1974, RACKHAM 1980, ZACHARIAS 1994). Historisch alte Auenwälder sind stets reicher an waldtypischen Pflanzen-, Tier- und Pilzarten als historisch junge (z. B. GLAESER & WULF 2009), da viele Waldarten ausbreitungsschwach sind und Spenderpopulationen oft mehrere Jahrhunderte benötigen, um neu begründete Wälder zu erreichen und zu besiedeln (RACKHAM 1980, BRUNET & VON OHEIMB 1998, ASSMANN 1999, GÜNTHER & ASSMANN 2004). Überdies beeinflusst die Kontinuität eines Waldstandortes nicht nur dessen Alpha-Diversität, sondern zugleich dessen funktionale Diversität im Hinblick auf biologisch-funktionelle Merkmale spezifischer Auenwaldarten (DOUDA 2010).

b) Bestandsalter: Allgemein gilt, dass mit der Anzahl der in einem Bestand vorhandenen Altbäume (mit einem BHD bspw. > 70 cm) die Diversität waldspezifischer Taxa zunimmt, da Altbäume eine Vielzahl an besonderen Habitatstrukturen bieten (HEILMANN-CLAUSEN & CHRISTENSEN 2004, MONING & MÜLLER 2009).

c) Kontinuität der Bestandsentwicklung (Fehlen forstlicher Eingriffe): Diese Größe beschreibt, wie lange betreffende Bestände einer natürlichen Bestandsdynamik unterlagen, also anthropogene Störungen wie forstliche Eingriffe (z. B. Durchforstung und Holzernte) unterblieben.

Schutzprogramme für Hartholz-Auenwälder sollten primär auf solche Bestände fokussieren, welche die oben genannten Kriterien bestmöglich erfüllen, wobei sich diese gegenseitig weder bedingen noch ausschließen. So können historisch alte Wälder einer Null- oder auch forstlichen Nutzung unterliegen. Ebenso kann in historisch alten Wäldern die Verteilung der BHD-Klassen sehr variabel sein. Eine hohe (lebensraumspezifische) Biodiversität ist dann zu erwarten, wenn Bestände alle Kriterien erfüllen (JANSSEN et al. 2019). Dem Schutzwert solcher Wälder sollte durch rechtliche Vorgaben (Ausweisung als Naturwaldreservat) entsprochen werden. Einen umfassenden Kriterienkatalog für eine naturnahe forstliche Nutzung von Hartholz-Auenwäldern formulierten REICHHOFF et al. (2019).

Grundsätzlich ist es möglich, Hartholz-Auenwälder zu renaturieren, wie umfassende Projekte zur Deichrückverlegung im Gebiet der Mittleren Elbe belegen (vgl. LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ SACHSEN-ANHALT 2018, ZERBE 2019). Je nachdem, ob Restbestände von Auenwäldern vorhanden oder diese neu zu begründen sind (GLAESER et al. 2009), können Renaturierungs-Projekte und -Erfolge allerdings Jahrzehnte bis Jahrhunderte in

Anspruch nehmen, vor allem aufgrund des geringen Ausbreitungspotenzials vieler Waldarten. Nach HUGHES et al. (2012) sind für eine erfolgreiche Auenwald-Renaturierung folgende Faktoren besonders wichtig:

- Wiederherstellung einer standortstypischen Hydrodynamik (in Bezug auf Grundwasserstände, Überflutungszeitpunkt, -amplitude und -dauer; vgl. auch FELINKS et al. 2012, LEYER et al. 2012, REICHHOFF et al. 2019),
- Sicherung des Diasporendrucks von auentypischen Arten zur Wiederbesiedlung von Renaturierungsflächen (vgl. auch SCHWABE 1991) sowie Nutzbarkeit von Auenwald-Restbeständen mit potenziellen Spenderpopulationen,
- Flusswasserqualität (insbesondere in trophischer Hinsicht),
- Wiederherstellung lebensraumtypischer Erosions- und Sedimentationsvorgänge (vgl. auch HUGHES & ROOD 2003, STAMMEL et al. 2011).

Auch viele von Auenwäldern erbrachte „Serviceleistungen" sind von einer intakten, auenspezifischen Überflutungsdynamik abhängig (GUNDERSEN et al. 2010), so zum Beispiel die langfristige Festlegung von Kohlenstoff in Biomasse oder im Boden sowie das Abpuffern von Hochwasserereignissen durch Retentionsräume (RIEGER et al. 2015, 2017).

7. Ausblick

Hartholz-Auenwälder repräsentieren hochdiverse, zugleich aber auch extrem gefährdete Ökosysteme in Mitteleuropa. Ihre Schutzperspektiven sind eng verknüpft mit einer Erhaltung hydrologisch intakter Auenlandschaften, aber auch mit einem Verzicht auf forstliche Nutzung von besonders sensiblen und naturnah erhaltenen Restbeständen. Eine solche Nullnutzung ist heute umso mehr geboten, da Bestandes-Integrität häufig als bester Garant für eine Stabilisierung von Ökosystemfunktionen erachtet werden kann. Auch wenn viele Bestände nur noch kleinflächig und oft fragmentarisch erhalten sind, so repräsentieren sie doch spezifische Einheiten des natürlichen Gesamtbildes einer Stromtallandschaft. Es bleibt zu hoffen, dass durch die Einrichtung von Großschutzgebieten dem landschaftsökologischen und -ästhetischen Wert von Auen in möglichst vielen Flusslandschaften entsprochen werden kann. Auf die dringende ökologische Notwendigkeit dieses Schutzes von Hartholz-Auenwäldern möchte vorliegende Beschreibung der Pflanzengesellschaft des Jahres 2021 aufmerksam machen.

ORCIDs

Werner Härdtle https://orcid.org/0000-0002-5599-5792
Erwin Bergmeier https://orcid.org/0000-0002-6118-4611
Andreas Fichtner https://orcid.org/0000-0003-0499-4893
Thilo Heinken https://orcid.org/0000-0002-1681-5971
Norbert Hölzel https://orcid.org/0000-0002-6367-3400
Dominique Remy https://orcid.org/0000-0002-0735-5088
Simone Schneider https://orcid.org/0000-0003-3761-2054
Angelika Schwabe https://orcid.org/0000-0003-0698-5763
Sabine Tischew https://orcid.org/0000-0001-6995-5188

Literatur

AMBROSE-OJI, B., STOKES, J. & JONES, G.D. (2019): When the bough breaks: How do local authorities in the UK assess risk and prepare a response to ash dieback? – Forests 10, doi: 10.3390/f10100886.

ANDERSSON, E., NILSSON, C. & JOHANSSON, M.E. (2000): Effects of river fragmentation on plant dispersal and riparian flora. – Regul. Rivers. Res. Manage. 16: 83–89.

ASSMANN, T. (1999). The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (*Coleoptera*, *Carabidae*). – Biodivers. Conserv. 8: 1499–1517.

BAUMGÄRTEL, R. (2004): Zur aktuellen Situation der Hartholzauenwälder im Naturschutzgebiet „Kühkopf-Knoblochsaue". – Botanik und Naturschutz in Hessen 17: 53–61.

BAUMGÄRTEL, R. (2007): Anlage von Auwald durch Umbau von Hybridpappelbeständen am nördlichen Oberrhein. – Forst und Holz 62: 26–29.

BISWAS, S.R. & MALLIK, A.U. (2010): Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. – Ecology 91: 28–35.

BORK, H.R. (2001): Landnutzung in Deutschland. – Petermanns Geograph. Mitt. 145: 36–37.

BROOME, A., RAY, D., MITCHELL, R. & HARMER, R. (2019): Responding to ash dieback (*Hymenoscyphus fraxineus*) in the UK: woodland composition and replacement tree species. – Forestry 92: 108–119.

BRUNET, J. & VON OHEIMB, G. (1998): Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. – J. Ecol. 86: 429–438.

BÜCKING, W. (1989): Naturwaldreservate der badischen Rheinaue. Konzept der Zustandserfassung und Ausblick auf die künftige Entwicklung. – Mitt. bad. Landesver. Naturk. Natursch. N.F. 14: 957–959.

BFN – BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2019): Nationaler Bericht 2019 gemäß FFH-Richtlinie. – URL: https://www.bfn.de/themen/natura-2000/berichte-monitoring/nationaler-ffh-bericht.html [Zugriff am 01.06.2020].

CARBIENER, R. (1974): Die linksrheinischen Naturräume und Waldungen der Schutzgebiete von Rhinau und Daubensand (Frankreich): eine pflanzensoziologische und landschaftsökologische Studie. – In: Das Taubergießengebiet. Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 7: 438–535.

CASPARI, S., DÜRHAMMER, O., SAUER, M. & SCHMIDT, C. (2018): Rote Liste und Gesamtartenliste der Moose (*Anthoceratophyta*, *Marchantiophyta* und *Bryophyta*) Deutschlands. 2. Fassung. – Naturschutz Biol. Vielfalt 70: 361–498.

ČEJKA, T., HORSÁK, M. & NÉMETHOVÁ, D. (2008): The composition and richness of Danubian floodplain forest land snail faunas in relation to forest type and flood frequency. – J. Molluscan Stud. 74: 37–45.

CEZANNE, R., DIETZ, M., EICHLER, M., MEYER, P., SCHAFFRATH, U. & SCHMIDT, M. (2011): Karlswörth. – In: NORDWESTDEUTSCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT (Ed.): Hessische Naturwaldreservate im Portrait, Kassel: 40 pp.

DANCAU, B. & BAUCHHENSS, J. (1970): Ein Beitrag zur Kenntnis der Biozönose einiger Auenböden Bayerns. – Bay. Landwirtschaftl. Jahrb. 47: 576–585.

DEFORCE, K., BASTIAENS, J. & CROMBE, P. (2014): A reconstruction of the Middle Holocene alluvial hardwood forests (lower Scheldt river, northern Belgium) and their exploitation during the mesolithic-neolithic transition period (Swiftbant Culture, ca. 4,500–4,000 BC). – Quaternaire 25: 9–21.

DEILLER, A.F., WALTER, J.M.N. & TREMOLIERES, M. (2001): Effects of flood interruption on species richness, diversity and floristic composition of woody regeneration in the upper Rhine alluvial hardwood forest. – Regul. Rivers. Res. Manage.17: 393–405.

DIDHAM, R., TYLIANAKIS, J., HUTCHISON, M. & EWERS, R. (2005): Are invasive species the drivers of ecological change? – Trends Ecol. Evol. 20: 470–474.

DIERSCHKE, H. (1979): Laubwald-Gesellschaften im Bereich der unteren Aller und Leine (Nordwest-Deutschland). – Doc. Phytosoc. N.S. 4: 235–252.

DIERSCHKE, H. (1981): Schutz der letzten Reste europäischer *Auenwälder*. – Natur u. Landschaft 56: 303–304.

DISTER, E. (1980): Geobotanische Untersuchungen in der Hessischen Rheinaue als Grundlage für die Naturschutzarbeit. – Diss. Math.-Naturwiss. Fak. Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen, 170 pp. und 17 Tab.

DISTER, E. (1983): Zur Hochwassertoleranz von Auenwaldbäumen an lehmigen Standorten. – Verhand. GfÖ 10: 325–336.
DISTER, E. (1985): Zur Struktur und Dynamik alter Hartholz-Auenwälder (*Querco-Ulmetum* Issl. 24) am nördlichen Oberrhein. – Verh. Zool. Ges. Österr. 123: 13–32.
DITTMANN, T., HEINKEN, T. & SCHMIDT, M. (2018): Die Wälder von Magdeburgerforth (Fläming, Sachsen-Anhalt) – eine Wiederholungsuntersuchung nach sechs Jahrzehnten. – Tuexenia 38: 11–42.
DÖRING-MEDERAKE, U. (1991): Feuchtwälder im nordwestdeutschen Tiefland; Gliederung - Ökologie - Schutz. – Scr. Geobot. 19: 1–122.
DOUDA, J. (2010): The role of landscape configuration in plant composition of floodplain forests across different physiographic areas. – J. Veg. Sci. 21: 1110–1124.
DOUDA, J., BOUBLÍK, K., SLEZÁK, M. … ZIMMERMANN, N.E. (2016): Vegetation classification and biogeography of European floodplain forests and alder carrs. – Appl. Veg. Sci. 19:147–163.
EEA – EUROPEAN ENVIRONMENTAL AGENCY (2016): European forest ecosystems. State and trends. – EEA Report no 5/2016, Copenhagen, Denmark: 128 pp.
ERFMEIER, A., HALDAN, K.L., BECKMANN, L.M., BEHRENS, M., ROTERT, J. & SCHRAUTZER, J. (2019): Ash dieback and its impact in near-natural forest remnants - a plant community-based inventory. – Front. Plant Sci. 10, doi: 10.3389/fpls.2019.00658.
FELINKS, B., EHLERT, T. & NEUKIRCHEN, B. (2012): Perspektiven einer nachhaltigen Gewässer- und Auenentwicklung. – BfN Skripten 354: 1–91.
FICHTNER, A. & LÜDERITZ, M. (2013): Signalarten - ein praxisnaher Beitrag zur Erfassung der Naturnähe und Biodiversität in Wäldern. – Natur Landschaft 88: 392–399.
FICHTNER, A., MATTHIES, D., ARMBRUST, M., JANSEN, D., STURM, K., WALMSLEY, D., VON OHEIMB, G. & HÄRDTLE, W. (2018): Nitrogen cycling and storage in *Gagea spathacea* (*Liliaceae*): ecological insights for protecting a rare woodland species. – Plant Ecol. 219: 1117–1126.
GEBUREK TH., STEPHAN, B.R. & SCHOLZ, F. (1989): Zur Erhaltung genetischer Variation in Waldpopulationen. – Forstw. Cbl. 108: 204–211.
GLAESER, J., BLEßNER, K., BROSINSKY, A. … FELINKS, B. (2009): Erfolgskontrolle von Hartholzauenwald-Aufforstungen in der Kliekener Aue. – Naturschutz im Land Sachsen-Anhalt 46: 41–48.
GLAESER, J. & VOLK, H. (2009): Die historische Entwicklung der Auenwälder in Deutschland - ein Überblick. – Allg. Forst- Jagdz. 180: 140–151.
GLAESER, J. & WULF, M. (2009): Effects of water regime and habitat continuity on the plant species composition of floodplain forests. – J. Veg. Sci. 20: 37–48.
GLENZ, C., SCHLAEPFER, R., IORGULESCU, I. & KIENAST, F. (2006): Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. – For. Ecol. Manag. 235: 1–13.
GODEFROID, M., MEURISSE, N., GROENEN, F., KERDELHUE, C. & ROSSI, J.P. (2020): Current and future distribution of the invasive oak processionary moth. – Biol. Invasions 22: 523–534.
GÖNNERT, T. (1989): Ökologische Bedingungen verschiedener Laubwaldgesellschaften des Nordwestdeutschen Tieflandes. – Diss. Bot. 136: 1–225.
GROSSER, K.H., FISCHER, W. & MANSIK K.H. (1967): Vegetationskundliche Grundlagen für die Erschließung und Pflege eines Systems von Waldreservaten. – Naturschutzarb. Berlin und Brandenburg Beih. 3: 1–96.
GÜNTHER, J. & ASSMANN, T. (2004): Fluctuations of carabid populations inhabiting an ancient woodland (Coleoptera, Carabidae). – Pedobiologia 48: 159–164.
GUNDERSEN, P., LAUREN, A., FINER, L. … HANSEN, K. (2010): Environmental services provided from riparian forests in the nordic countries. – Ambio 39: 555–566.
GUTTE, P. (2011): Das *Querco-Ulmetum minoris* Issler 1942, der Stieleichen-Ulmen-Hartholzwald, in der Elster-Luppe-Aue bei Leipzig. – Mauritiana 22: 213–242.
HAASE, D. & NEUMEISTER, H. (2001): Anthropogenic impact on fluvisols in German floodplains. Ecological processes in soils and methods of investigation. – Int. Agrophys. 15: 19–26.
HÄRDTLE, W. (1995): Vegetation und Standort der Laubwaldgesellschaften (*Querco-Fagetea*) im nördlichen Schleswig-Holstein. – Mitt. Arbeitsgem. Geob. Schl.-Holst. u. Hmb. 48: 1–441.
HÄRDTLE, W., BRACHT, H. & HOBOHM, C. (1996): Vegetation und Erhaltungszustand von Hartholzauen (*Querco-Ulmetum* Issl. 1924) im Mittelelbegebiet zwischen Lauenburg und Havelberg. – Tuexenia 16: 25–38.
HAILER, N. (1965): Die pflanzensoziologische Standortserkundung im Staatswald des Forstamtes Germersheim. – Mitt. Pollichia 12: 246–280.

HAFERKORN, J. (2002): Zur Schneckenfauna (*Mollusca*: *Gastropoda*) isolierter Auenwaldfragmente der Elster-Luppe-Aue in Sachsen-Anhalt. – Hercynia N.F. 35: 137–143.

HARPER, D., MEKOTOVA, J., HULME, S., WHITE, J. & HALL, J. (1997): Habitat heterogeneity and aquatic invertebrate diversity in floodplain forests. – Glob. Ecol. Biogeogr. Lett. 6: 275–285.

HEILMANN-CLAUSEN, J. & CHRISTENSEN, M. (2004): Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. – For. Ecol. Manag. 201: 105–119.

HEINKEN, T., HANSPACH, H., RAUDNITSCHKA, D. & SCHAUMANN, F. (2002): Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. – Phytocoenologia 32: 627–643.

HOFMEISTER, H. (1970): Pflanzengesellschaften der Weserniederung oberhalb Bremens. – Diss. Bot. 10: 1–116.

HOLEC, V., MIŠURCOVÁ, J., TUF, I.H. & VESELÝ, M. (2006): Soil invertebrates (*Coleoptera*; *Isopoda: Oniscidea*) of the floodplain forest mosaic. – In: KOČARÉC, P., PLÁŠEK V. & MALACHOVÁ, K. (Eds.): Environmental changes and biological assessment III. Scripta Facil. Rerum Natural. Univers. Ostraviensis 163: 242–248.

HRIVNÁK, R., SLEZÁK, M., JARČUŠKA, B., JAROLÍMEK, I. & KOCHJAROVÁ, J. (2015): Native and alien plant species richness response to soil nitrogen and phosphorus in temperate floodplain and swamp forests. – Forests 6: 3501–3513.

HÜGIN, G. (1962): Wesen und Wandlung der Landschaft am Oberrhein. – Beitr. Landespfl. 1: 186–250.

HÜGIN, G. (1981): Die Auenwälder des südlichen Oberrheintals – ihre Veränderung und Gefährdung durch den Rheinausbau. – Landschaft u. Stadt 13: 78–91.

HÜGIN, G. (1984): Die Auenwälder des südlichen Oberrheintals und ihre Veränderung und Gefährdung durch den Rheinausbau. – Colloqu. Phytosociol. 9: 678–706.

HÜGIN, G. & HEINRICHFREISE, A. (1992): Naturschutzbewertung der badischen Oberrheinaue. Vegetation und Wasserhaushalt des rheinnahen Waldes. – Schriftenr. Vegetationskd. 24: 48 pp. und 2 Karten im Anhang.

HUGHES, F.M.R., GONZÁLEZ DEL TÁNAGO, M. & MOUNTFORD, J.O. (2012): Restoring floodplain forests in Europe. – In: J. STANTURF, J., MADSEN, P. & LAMB, D. (Eds.): A goal-oriented approach to forest landscape restoration. – World Forests 16: 393–422.

HUGHES, F.M.R. & ROOD, S.B. (2003): Allocation of river flows for restoration of floodplain forest ecosystems: A review of approaches and their applicability in Europe. – Environ. Manag. 32: 12–33.

ISSLER, E. (1926): Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. Première Partie : Les forêts (fin). (Die Pflanzengesellschaften der südlichen Vogesen und der umliegenden Rheinebene. Erster Teil: Wälder) [in French]. – Documents sociologiques. Bull. Soc. Hist. Natur. Colmar 19: 1–109.

ISSLER, E. (1931): Les associations silvatiques haut-rhinoises. (Die Waldgesellschaften des Haut-Rhin.) [in French]. – Bull. Soc. Bot. France 73(6) („1926“): 62–141.

JÄGER, E.J. (Ed.) (2017): Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland – Gefäßpflanzen: Grundband. – Springer Spektrum, Berlin: 930 pp.

JANIK, D., ADAM, D., VRSKA, T., HORT, L., UNAR, P., KRAL, K., SAMONIL, P. & HORAL, D. (2008): Tree layer dynamics of the Cahnov-Soutok near-natural floodplain forest after 33 years (1973–2006). – Eur. J. For. Res. 127: 337–345.

JANSSEN, J.A.M., RODWELL, J.S., GARCÍA CRIADO, M. … VALACHOVIČ, M. (2016): European Red List of Habitats. Part 2: Terrestrial and freshwater habitats. European Commission, Brussels. doi: 10.2779/091372.

JANSSEN, P., BERGÈS, L., FUHR, M. & PAILLET, Y. (2019): Do not drop OLD for NEW: conservation needs both forest continuity and stand maturity. – Front. Ecol. Environ. 7: 370–371.

JOCE (1992): Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen. – JOCE L 206 du 22.07.1992: 7–50.

JOHNSON, W.C. (2001): Tree recruitment and survival in rivers: influence of hydrological processes. – Hydrol. Process. 14: 3051–3074.

KAPPEN, L. & SCHULZE, E.D. (1979): Auenwaldreste des Mains im Garstädter Holz und Elmuá bei Schweinfurt (Unterfranken). – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 21: 181–195.

KLAUS, V.H., SINTERMANN, J., KLEINEBECKER, T. & HÖLZEL, N. (2011): Sedimentation-induced eutrophication in large river floodplains - an obstacle to restoration? – Biol. Conserv. 144: 451–458.

KLAUSNITZER U. & SCHMIDT, P. A. (2002): Vegetationskundliche Charakterisierung der Bodenvegetation von Hartholz-Auenwäldern (*Querco-Ulmetum*) im Bereich zwischen Mulde- und Saalemündung. – In: ROLOFF, A., BONN, S. & KÜßNER, R. (Eds.): Hartholz-Auenwälder an der mittleren Elbe. Beiträge zur Ökologie, Bewirtschaftung und Renaturierung. Wald in Sachsen-Anhalt 11: 36–49.

KNAPP, R. (1942): Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. – Vervielf. Manuskript als Beilage zu Rundbr. Zentralstelle Vegetationskartierung 12.

KNOPP, S. (1987): Vegetationsveränderung der Auenwaldreste an der Mittleren Ems und ihren Nebenflüssen. Ursachen und Konsequenzen für den Naturschutz. – Dipl.-Arb. Univ. Münster, Polykopie, Münster: 123 pp.

KORPEL, S. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. – Fischer, Stuttgart: 310 pp.

KOSSWIG, W. (1937): Zur Soziologie und Ökologie des mitteldeutschen Auenwaldes. – Inaugural-Dissertation Univ. Halle-Wittenberg, Halle: 212 pp.

KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A. (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften. – Ulmer, Stuttgart, 756 pp.

KREUTZER, K. & SEIBERT, P. (1985): Unterschiede im Angebot von Phosphor und anderen Nährelementen in der Eschen-Ulmenau südbayerischer Flußgebiete. – Forstwiss. Centralbl. 103: 139–149.

LANDESANSTALT FÜR UMWELTSCHUTZ BADEN-WÜRTTEMBERG (Ed.) (1978): Der Rußheimer Altrhein, eine nordbadische Auenlandschaft. – Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 10: 1–622.

LANDESSTELLE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE BADEN-WÜRTTEMBERG (Ed.) (1974): Das Taubergießengebiet, eine Rheinauenlandschaft. – Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 7: 1–644.

LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ SACHSEN-ANHALT (Ed.) (2018): Deichrückverlegung im Naturschutzgroßprojekt „Mittlere Elbe“. – Naturschutz im Land Sachsen-Anhalt 55: 1–128.

LESSEL, T. & EISENBEIS, G. (2008): Die Laufkäferfauna (*Coleoptera: Carabidae*) eines Auwaldgebietes bei Ingelheim am Rhein. – Mainzer Naturw. Archiv 46: 221–232.

LEUSCHNER, C. & ELLENBERG, H. (2017): Ecology of Central European forests. Vegetation Ecology of Central Europe, Volume I. – Springer, Cham: 972 pp.

LEYER, I., MOSNER, E. & LEHMANN, B. (2012): Managing floodplain-forest restoration in European river landscapes combining ecological and flood-protection issues. – Ecol. Appl. 22: 240–249.

LOHMEYER, W. & TRAUTMANN, W. (1974): Zur Kenntnis der Waldgesellschaften des Schutzgebietes „Taubergießen“ – Erläuterungen zur Vegetationskarte. – In: LANDESSTELLE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE BADEN-WÜRTTEMBERG (Ed.): Das Taubergießengebiet. Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 7: 422–437.

LOO, J.A. (2009): Ecological impacts of non-indigenous invasive fungi as forest pathogens. – Biol. Invasions 11: 81–96.

LÜDERITZ, M. (2001): Die Großpilze Schleswig-Holsteins – Rote Liste. Band 1. Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein, Flintbek: 77 pp.

LÜDERITZ, M. (2010): Großpilzgemeinschaften in Ökosystemen – Mykologisch-ökologische Identifikationsanleitung und Kartierhilfe für die FFH-Lebensraumtypen in Schleswig-Holstein unter Berücksichtigung der umliegenden Regionen in Norddeutschland und Südskandinavien. – Gutachten im Auftrag des Landesamtes für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein, Flintbek: 821 pp.

LÜDERITZ, M. (2017): Die Folgen des Eschentriebsterbens für die Biodiversität der Pilze in Schleswig-Holstein. – In: MINISTERIUM FÜR ENERGIEWENDE, LANDWIRTSCHAFT, UMWELT, NATUR UND DIGITALISIERUNG DES LANDES SCHLESWIG-HOLSTEIN (Ed.): Jahresbericht 2017 zur biologischen Vielfalt: 39–43.

LÜDERITZ, M. & GMINDER, A. (2014): Verantwortungsarten bei Großpilzen in Deutschland. –Beiheft Z. Mykol. 13: 1–224.

MAC NALLY, R., LADA, H., CUNNINGHAM, S.C., THOMSON, J.R. & FLEISHMAN, E. (2014): Climate-change-driven deterioration of the condition of floodplain forest and the future for the avifauna. – Glob. Ecol. Biogeogr. 23: 191–202.

MACKENTHUN, G.L. (2004): The role of *Ulmus laevis* in German floodplain landscapes. – Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 13: 55–63.

MARCAIS, B., HUSSON, C., CAEL, O., DOWKIW, A., SAINTONGE, F.X., DELAHAYE, L., COLLET, C. & CHANDERLIER, A. (2017): Estimation of Ash Mortality Induced by *Hymenoscyphus fraxineus* in France and Belgium. – Baltic For. 23: 159–167.

MEDWECKA-KORNAŚ, A. (1952): Zespoły leśne Jury Krakowskiej (Die Waldgesellschaften des Krakauer Jura) [in Polish]. – Ochr. Przyr. 20: 133–236.

MEUSEL, H. (1952): Die Eichen-Mischwälder des mitteldeutschen Trockengebietes. – Wiss. Z. Univ. Halle Math.-Nat. 4: 901–908.

MÖLDER, A. & SCHNEIDER, E. (2011): On the beautiful diverse Danube? Danubian floodplain forest vegetation and flora under the influence of river eutrophication. – River Res. Appl. 27: 881–894.

MONING, C. & MÜLLER, J. (2009): Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. – Ecol. Indic. 9: 922–932.

MUCINA, L., BÜLTMANN, H., DIERßEN, K. … TICHÝ, L. (2016): Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. – Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1): 3–264.

MÜLLER, G.K. (1995): Wälder und Gebüsche. – In: MÜLLER, G.K. (Hrsg.): Die Leipziger Auen. – Mater. Natursch. Landschaftspfl. 1: 30–37.

MÜLLER, G.K. & ZÄUMER, U. (1992): Der Leipziger Auwald – ein verkanntes Juwel der Natur. – Urania, Leipzig: 61 pp.

MÜLLER, N. (1995): Zum Einfluß des Menschen auf Flora und Vegetation von Flußauen. – Schriftenr. Vegetationskd. 27: 289–298.

MUNOZ-MAS, R., GAROFANO-GOMEZ V., ANDRES-DOMENECH, I. … MARTINEZ-CAPEL, F. (2017): Exploring the key drivers of riparian woodland successional pathways across three European river reaches. – Ecohydrol. 10, doi: 10.1002/eco.1888.

NOWAK, B. (1990): Auenwälder (*Alno-Padion*). – In: NOWAK, B. (Ed.): Beiträge zur Kenntnis hessischer Pflanzengesellschaften. Ergebnisse der Pflanzensoziologischen Sonntagsexkursionen der Hessischen Botanischen Arbeitsgem. Bot. Natursch. Hessen Beih. 2: 175–179.

OBERDORFER, E. (1953): Der europäische Auenwald. – Beitr. Naturkdl. Forsch. SW-Deutschl. 12: 21–70.

OBERDORFER, E (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Pflanzensoziologie 10, Jena: 564 pp.

OSTBRANT, I.L., VASAITIS, R., STENLID, J., PLIURA, A. & MENKIS, A. (2017): Natura 2000 habitats dominated by ash and elm, invaded by alien invasive fungi on the Gotland Island of Sweden: an overview. – Baltic For. 23: 264–269.

PAAL, J., RANNIK, R., JELETSKY, E.M. & PRIEDITIS, N. (2007): Floodplain forests in Estonia: Typological diversity and growth conditions. – Folia Geobot. 42: 383–400.

PASSARGE, H. & HOFMANN, G. (1968): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. – Pflanzensoziologie 16, Jena: 298 pp.

PAULUS, R., ROMBKE, J., RUF, A. & BECK, L. (1999): A comparison of the litterbag-, minicontainer- and bait-lamina-methods in an ecotoxicological field experiment with diflubenzuron and btk. – Pedobiologia 43: 120–133.

PAUTASSO, M., AAS, G., QUELOZ, V. & HOLDENRIEDER, O. (2013): European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback - a conservation biology challenge. – Biol. Conserv. 158: 37–49.

PENKA, M., VYSKOT, M., KLIMO, E. & VASICEK, F. (1985): Floodplain forest ecosystems. – Elsevier, New York: 145 pp.

PETRÁŠOVÁ-ŠIBÍKOVÁ, M., BACIGAL, T. & JAROLIMEK, I. (2017): Fragmentation of hardwood floodplain forests – how does it affect species composition? – Community Ecol. 18: 97–108.

PETERKEN, G.F. (1974): A method for assessing woodland flora for conservation using woodland species. – Biol. Conserv. 6: 239–245.

PHILIPPI, G. (1972): Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. – Beitr. Naturk. Forsch. SüdwDtl. 31: 5–64.

PHILIPPI, G. (1974): Die Moosvegetation des Schutzgebietes Taubergießen bei Kappel-Oberhausen. – In: LANDESSTELLE FÜR NATURSCHUTZ UND LANDSCHAFTSPFLEGE BADEN-WÜRTTEMBERG (Ed.): Das Taubergießengebiet. Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 10: 193–208.

RACKHAM, O. (1980): Ancient woodland: its history, vegetation and uses in England. – Arnold, London: 402 pp.

REICHHOFF, L., NEUMANN, V. & PATZEK, U. (2019): Eichen-reiche Hartholzauenwälder – Hotspots der Artenvielfalt. – Artenschutzreport 40: 39–48.

REIF, A., BAUMGARTEL, R., DISTER, E. & SCHNEIDER, E. (2016): Zur Natürlichkeit der Stieleiche (*Quercus robur* L.) in Flussauen Mitteleuropas – eine Fallstudie aus dem Naturschutzgebiet „Kühkopf-Knoblochsaue“ am hessischen Oberrhein. – Waldökol. Landschforsch. Natursch. 15: 69–92.

RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands.– Schriftenr. Vegetationskd. 15: 1–799.

RICHARDSON, D.M., HOLMES, P.M., ESLER, K.J., GALATOWITSCH, S.M., STROMBERG, J.G., KIRKMAN, S.P., PYŠEK, P. & HOBBS, R.J. (2007): Riparian vegetation: Degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. – Divers. Distrib. 13: 126–139.

RIEGER, I., KOWARIK, I., CHERUBINI, P. & CIERJACKS, A. (2017): A novel dendrochronological approach reveals drivers of carbon sequestration in tree species of riparian forests across spatiotemporal scales. – Sci. Total. Environ. 574: 1261–1275.

RIEGER, I., KOWARIK, I. & CIERJACKS, A. (2015): Drivers of carbon sequestration by biomass compartment of riparian forests. – Ecosphere 6, doi: 10.1890/ES14-00330.1.

RIVAES, R.P., RODRIGUEZ-GONZALEZ, P.M., FERREIRA, M.T., PINHEIRO, A.N., POLITTI, E., EGGER, G., GARCIA-ARIAS, A. & FRANCES, F. (2014): Modeling the evolution of riparian woodlands facing climate change in three European rivers with contrasting flow regimes. – Plos One 9, doi: 10.1371/journal.pone.0110200.

SCHNITZLER, A. (1994a): European alluvial hardwood forests of large floodplains. – J. Biogeogr. 21: 604–623.

SCHNITZLER, A. (1994b): Conservation of biodiversity in alluvial hardwood forests of the temperate zone - The example of the Rhine valley. – For. Ecol. Manag. 68: 385–398.

SCHNITZLER, A. (1995a): Community ecology of arboreal lianas in gallery forests of the Rhine valley, France. – Acta Oecol. 16: 219–236.

SCHNITZLER, A. (1995b): Successional status of trees in gallery forest along the river Rhine. – J. Veg. Sci. 6: 479–486.

SCHNITZLER, A. (1996): Comparison of landscape diversity in forests of the upper Rhine and the middle Loire floodplains (France). – Biodiv. Conserv. 5: 743–758.

SCHNITZLER, A. (1997): River dynamics as a forest process: Interaction between fluvial systems and alluvial forests in large European river plains. – Bot. Rev. 63: 40–64.

SCHNITZLER, A., HALE, B.W. & ALSUM, E. (2005): Biodiversity of floodplain forests in Europe and eastern North America: a comparative study of the Rhine and Mississippi Valleys. – Biodiv. Conserv. 14: 97–117.

SCHNITZLER, A., HALE, B.W. & ALSUM, E.M. (2007): Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. – Biol. Conserv. 138: 146–156.

SCHUBERT, R. (1969): Die Pflanzengesellschaften der Elster-Luppe-Aue und ihre voraussichtliche Strukturveränderung bei Grundwasserabsenkung. – Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. Reihe 18: 125–162.

SCHWABE, A. (1987): Fluß- und bachbegleitende Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe im Schwarzwald. – Diss. Bot. 102: 1–368.

SCHWABE, A. (1991): Zur Wiederbesiedlung von Auenwald-Vegetationskomplexen nach Hochwasser-Ereignissen: Bedeutung der Diasporen-Verdriftung, der generativen und vegetativen Etablierung. – Phytocoenologia 20: 65–94.

SCHWABE, A., TISCHEW, S., BERGMEIER, E. ... DIERSCHKE, H. (2019): Pflanzengesellschaft des Jahres 2020: Borstgrasrasen. – Tuexenia 39: 287–308.

SCHWICKERATH, M. (1951): Letzte Hartholzauenwälder der Erfttrockenmulde. – Natursch. u. Landschaftspfl. Nordrhein-Westf. 1951: 1–32.

SEIBERT, P. (1958): Die Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet „Pupplinger Au“. – Landschaftspfl. Vegetationskd. 1: 1–79.

SEIBERT, P. (1987): Der Eichen-Ulmen-Auwald (*Querco-Ulmetum* Issl. 24) in Süddeutschland. – Natur Landschaft 62: 347–352.

SEIBERT, P. (1992): Verband: *Alno-Ulmion*. – In: OBERDORFER, E. (Ed.): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsche. A: Textband, B: Tabellenband. (2. Auflage). Fischer, Jena: 139–156.

SKIADARESIS, G., SCHWARZ, J.A. & BAUHUS, J. (2019): Groundwater extraction in floodplain forests reduces radial growth and increases summer drought sensitivity of pedunculate oak trees (*Quercus robur* L.). – Front. For. Glob. Change 2, doi: 10.3389/ffgc.2019.00005.

SKOVSGAARD, J.P., WILHELM, G.J., THOMSEN, I.M. … CLARK, J. (2017): Silvicultural strategies for *Fraxinus excelsior* in response to dieback caused by *Hymenoscyphus fraxineus*. – Forestry 90: 455–472.

STAMMEL, B., CYFFKA, B., GEIST, J. … WEISSBROD, M. (2011): Floodplain restoration on the Upper Danube (Germany) by re-establishing monitoring as part of the implementation. – River Syst. 20: 55–70.

STERZYNSKA, M., SHRUBOVYCH, J. & KAPRUS, I. (2014): Effect of hydrologic regime and forest age on Collembola in riparian forests. – Appl. Soil Ecol. 75: 199–209.

STOCKS, J.J., METHERINGHAM, C.L., PLUMB, W.J., LEE, S.J., KELLY, L.J., NICHOLS, R.A. & BUGGS, R.J.A. (2019): Genomic basis of European ash tree resistance to ash dieback fungus. – Nat. Ecol. Evol. 3, doi: 10.1038/s41559-019-1036-6.

STOJANOVIC, D.B., LEVANIC, T., MATOVIC, B. & ORLOVIC, S. (2015): Growth decrease and mortality of oak floodplain forests as a response to change of water regime and climate. – Eur. J. For. Res. 134: 555–567.

STRUBELT, I., DIEKMANN, M. & ZACHARIAS, D. (2017): Changes in species composition and richness in an alluvial hardwood forest over 52yrs. – J. Veg. Sci. 28: 401–412.

THEURILLAT, J.P., WILLNER, W., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. … WEBER, H. (2020): International Code of phytosociological nomenclature. 4th ed. – Appl. Veg. Sci., doi: 10.1111/avsc.12491.

TICKNER, D. P., ANGOLD, P.G., GURNELL, A.M. & MOUNTFORD, J.O. (2001): Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts. – Prog. Phys. Geogr. 25: 22–52.

TISCHEW, S., DIERSCHKE, H., SCHWABE, A., GARVE, E., HEINKEN, T., HÖLZEL, N., BERGMEIER, E., REMY, D. & HÄRDTLE, W. (2018): Pflanzengesellschaft des Jahres 2019: Die Glatthaferwiese. – Tuexenia 38: 287–295.

TOCKNER, K. & STANFORD, J.A. (2002): Riverine flood plains: present state and future trends. – Environ. Conserv. 29: 308–330.

TRAUTMANN, W. & LOHMEYER, W. (1960): Gehölzgesellschaften in der Fluß-Aue der mittleren Ems. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 8: 227–247.

TRÉMOLIÈRES, M., SÁNCHEZ-PÉREZ, J.M., SCHNITZLER, A. & SCHMITT, D. (1998): Impact of river management history on the community structure, species composition and nutrient status in the Rhine alluvial hardwood forest. – Plant Ecol. 135: 59–78.

TÜXEN, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen 3: 1–170.

UNTERSEHER, M., REIHER, A., OTTOT, P. & SCHNITTLER, M. (2008): Pilze im Kronenraum lebender Bäume – 5 Jahre mykologische Biodiversitätsforschung am Leipziger Auwald Kran. – Z. Mycol. 74: 203–220.

VOLK, H. (1994): Wie naturnah sind die Auewälder am Oberrhein? Anthropogene Einflüsse seit 1800 im Hinblick auf den heutigen Zustand. – Natursch. Landschaftspl. 26: 25–31.

VOLK, H. (1998): Beiträge für eine neue Naturschutzbewertung der Auewälder am Oberrhein. – Forstw. Centralbl. 117: 289–304.

WALENTOWSKI, H., KUDERNATSCH, T., FISCHER, A. & EWALD, J. (2014): Naturwaldreservatsforschung in Bayern – Auswertung von Vegetationsdaten zur waldökologischen Dauerbeobachtung. – Tuexenia 34: 89–106.

WALTHER, K. (1977): Die Vegetation des Elbtales. Die Flußniederung von Elbe und Seege bei Gartow (Kr. Lüchow-Dannenberg). – Abh. Naturwiss. Ver. Hmb. 20 (Suppl.): 1–123.

WEBER, H.E., MORAVEC, J. & THEURILLAT, J.P. (2000): International Code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. – J. Veg. Sci. 11: 739–768.

WILLNER, W. & GRABHERR, G. (Hrsg.) (2007): Die Wälder und Gebüsche Österreichs. Ein Bestimmungswerk mit Tabellen. Textband, Tabellenband. – Spektrum Akad. Verlag, München: 302 pp.

WULF, M. (1992): Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen zum Vorkommen gefährdeter Pflanzenarten in Feuchtwäldern Nordwestdeutschlands. – Diss. Bot. 185: 1–246.

WYLDER, B., BIDDLE, M., KING, K., BADEN, R. & WEBBER, J. (2018): Evidence from mortality dating of *Fraxinus excelsior* indicates ash dieback (*Hymenoscyphus fraxineus*) was active in England in 2004–2005. – Forestry 91: 434–443.

ZACHARIAS, D. (1994): Bindung von Gefäßpflanzen an Wälder alter Waldstandorte im nördlichen Harzvorland Niedersachsens - ein Beispiel für die Bedeutung des Alters von Biotopen für den Pflanzenartenschutz. – NNA-Berichte 3: 76–88.

ZACHARIAS, D. & BRANDES, D. (1990): Species area-relationships and frequency. - Floristical data analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. – Vegetatio 88: 21–29.

ZEHFUSS, H.D. & OSTROW, H. (2009): Bestandserhebungen zu Mykorrhizapilzen, terrestrischen und lignicolen saprotrophen Pilzen im NWR/NSG Gimpelrhein Hördter Rheinaue. – Mitt. Pollichia 94: 39–62.

ZERBE, S. (2019): Renaturierung von Ökosystemen im Spannungsfeld von Mensch und Natur. – Springer, Berlin: 730 pp.

ZULKA, K.P. (1994): Natürliche Hochwasserdynamik als Voraussetzung für das Vorkommen seltener Laufkäferarten (*Coleoptera*, *Carabidae*). – Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmus. 8: 203–215.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2020

Band/Volume: NS_40

Autor(en)/Author(s): Härdtle Werner, Bergmeier Erwin, Fichtner Andreas, Heinken Thilo, Hölzel Norbert, Remy Dominique, Schneider Simone, Schwabe [Kratochwil] Angelika, Tischew Sabine, Dierschke Hartmut

Artikel/Article: Pflanzengesellschaft des Jahres 2021: Hartholz-Auenwald (Ficario-Ulmetum) Plant community of the year 2021: Hardwood floodplain forest (Ficario-Ulmetum) 373-399