©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 24: 19–56. Göttingen 2004.

Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa

– Hartmut Dierschke, Udo Bohn –

Zusammenfassung

Buchenwälder sind heute die potenzielle und teilweise auch (wieder) die aktuelle zonale Vegetation in größeren Bereichen Europas. Ihr Verbreitungszentrum liegt in Mitteleuropa, mit Außengrenzen im östlichen Polen, südlichen Skandinavien und in Süd-England. In humiden Berglagen reicht das Buchenareal weit nach Süd-Europa, so bis nach Sizilien und Mittel-Griechenland. Auf frischen Standorten wachsen artenreiche, eutraphente Buchenwälder mit auffälliger phänologischer Rhythmik der Blütenpflanzen. Trotz vieler gemeinsamer, weit verbreiteter Arten gibt es floristische Gradienten mit Diversitätszentren in der Nähe der glazialen Refugien in Süd-Europa. Dies ermöglicht die Unterscheidung verschiedener Syntaxa innerhalb der *Fagetalia sylvaticae*. Vorgeschlagen wird eine Gliederung in 9 regionale Verbände, die durch Kombination und stufenweise Zu- bzw. Abnahme bestimmter Artengruppen charakterisiert sind. Die Dynamik der Buchenwälder wird durch natürlichen Tod der Bäume oder durch natürliche und anthropogene Störungen bedingt und zeigt eine zyklische Sukzession mit verschiedenen Stadien und Phasen, die eine große Strukturdiversität in Zeit und Raum zur Folge haben. Buchenwälder sind wichtige Holzproduzenten; besonders hohen ökonomischen Wert haben die eingestreuten Edellaubhölzer (*Acer, Fraxinus, Ulmus*). Über lange Zeit war die Buche allerdings durch Nieder- und Mittelwaldwirtschaft stark zurückgedrängt. Sie konnte sich erst wieder im Zuge einer modernen, planmäßigen Forstwirtschaft ausbreiten. Heute versucht man, anstelle der Kahlschlagwirtschaft durch Femel- und Plenterschlag die natürliche zyklische Sukzession nachzuahmen. Für den Erhalt und die Wiederherstellung einer natürlichen Dynamik sind Naturwaldreservate und Nationalparke am besten geeignet.

Abstract: Eutrophic beech forests in Europe

Beech forests are today the potential and also in part (again) the current zonal vegetation across large areas of Europe. Their main distribution area lies in Central Europe with ist range limits in eastern Poland, southern Scandinavia and southern England. In humid mountain areas the beech extends far to the south, e.g. to Sicily and central Greece. Mesic sites are colonised by species-rich, eutrophic beech forests with a conspicuous phenological rhythm of flowering plants. In spite of many common and widespread species there are floristic gradients with diversity centres near to the glacial refuges of many plants in southern Europe. This makes it possible to distinguish different syntaxa within the *Fagetalia sylvaticae*. A differentiation into 9 regional alliances is proposed, characterised by the combination and gradual disappearance of several species groups. The dynamics of beech forests, stimulated by natural death of trees or natural and anthropogenic disturbances, exhibits a cyclic successional pattern with different stages and phases, resulting in a high structural diversity in time and space. Beech forests are important wood producers; particularly high economical value is contributed by the so-called „noble" forest trees (German: Edellaubhölzer; *Acer*, *Fraxinus*, *Ulmus*). For long periods in history, however, beech was greatly suppressed by grazing and coppicing. Only with the establishment of modern silviculture practises was the beech again able to re-establish. Today, attempts are being made to imitate natural successional cycles by replacing clear-cutting with creation of small openings and thinning through individual tree selection. However, natural forest reserves and national parcs are best suited for conservation or regeneration of natural processes.

Keywords: beech forest, area, diversity gradient, structure, phenology, species groups, environment, cyclic succession, forestry, conservation.

Nomenklatur der Gefäßpflanzen nach Flora Europaea.

1. Einleitung

Rotbuchenwälder, d.h. von *Fagus sylvatica* bestimmte Laubwälder (im Weiteren = Buchenwälder) bilden potenziell und teilweise auch aktuell die vorherrschende Klimaxvegetation in weiten Bereichen Mitteleuropas mit Ausstrahlungen bis ins südliche Europa. Die Rot-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

buche (=Buche) wanderte nach der letzten Eiszeit zwar als eine der letzten Baumarten ein, konnte sich aber meist durchsetzen und ein breites Standortspektrum erobern. Der Schwerpunkt der folgenden Übersicht liegt auf den meso-eutraphenten, artenreichen Wäldern frischer Standorte mit dominierender *Fagus sylvatica* (ohne die im Südosten vorkommende ssp. *orientalis*), hier vereinfacht als **eutraphente Buchenwälder** bezeichnet.

Entsprechend ihrer weiten Verbreitung und auch forstwirtschaftlichen sowie landschaftsökologischen Bedeutung gibt es eine kaum noch überschaubare Zahl vegetationskundlicher u.a. Untersuchungen und Publikationen mit riesigem Datenmaterial, zudem sehr viele aufgestellte Syntaxa von der Assoziations- bis zur Ordnungsebene. Viele Arbeiten beschränken sich selbst als Übersichten auf überschaubare Teilareale; Versuche großräumiger Synthesen sind selten. Ein grundlegendes, allerdings nicht syntaxonomisches Werk ist die kürzlich erschienene Karte der natürlichen Vegetation Europas mit umfangreichem Erläuterungstext (BOHN et al. 2000/2003). Einiges hieraus wird für unsere Übersicht übernommen, auch das regionale Gliederungskonzept für eine großräumige Differenzierung. Außerdem stand eine bereits 1997 fertiggestellte Übersichtstabelle Europas zur Verfügung, basierend auf über 10000 Vegetationsaufnahmen eutraphenter Buchenwälder (DIERSCHKE & PFLUME n.p.). Die sich hieraus ergebenden Artengruppen für kleinere und größere Teilareale werden mit verwendet (s. auch DIERSCHKE 1997). Größere syntaxonomische Übersichten mit Tabellen für Deutschland gibt es u.a. bei DIERSCHKE (1989a) und OBERDORFER (1992), eine ökologische Übersicht bei ELLENBERG (1996). Weitere Literatur vermitteln die folgenden Kapitel.

2. Definition

Unter Buchenwäldern werden sommergrüne Laubwälder zusammengefasst, in denen die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) vorherrscht. Oft erreicht sie über 90% Deckung in der Baumschicht; die untere Grenze liegt bei 40–50%. Die Buche kann alleine herrschen oder von wenigen anderen Baumarten begleitet sein (s. 3). Ihre Hauptverbreitung liegt im gemäßigt humiden (temperaten) Klima Mitteleuropas mit Nord- und Ostgrenzen im südlichen Skandinavien, im östlichen Polen und im östlichen Vorland der Karpaten, wo andere Laub- und Nadelhölzer ihre Rolle übernehmen. In der submeridionalen Zone Südeuropas wachsen noch üppige Buchenwälder in subhumiden Höhenlagen der Gebirge; in stärker mediterran geprägten Bereichen dominieren andere sommer- und immergrüne Laubwälder.

Standörtlich lassen sich im gesamten Areal von *Fagus sylvatica* drei Haupttypen unterscheiden:

- Bodensaure, oligotraphente, vorwiegend artenarme Buchenwälder;
- Meso- bis eutraphente, artenreiche Buchenwälder frischer Standorte;
- Meso- bis eutraphente, artenreiche Buchenwälder warm-trockener Standorte.

Die erste und dritte Gruppe reichen bis in ökologische Grenzbereiche (sehr basenarme Böden bzw. zeitweilig schlecht wasserversorgte Standorte) der Buche. Die eutraphenten (einschließlich der mesotraphenten) Buchenwälder frischer, d.h. gut wasserversorgter Standorte, die hier im Mittelpunkt der Betrachtung stehen, haben eine sehr breite Standortsamplitude und berühren lediglich auf feuchteren Böden einen Grenzbereich von *Fagus sylvatica*.

Eutraphente Buchenwälder bilden meist schattige Hallenwälder ohne Strauchschicht, aber mit einer artenreichen, oft dichten Krautschicht; Kryptogamen spielen keine besondere Rolle. Regionale und ökologische floristische Differenzierungen gibt es vor allem im Unterwuchs. Einige Beispiele von Buchenwald-Landschaften zeigt Bild 1. In Tieflagen reicht der

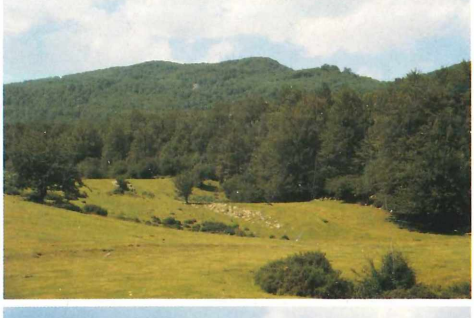
Bild 1: Buchenwald-Landschaften in Europa.
Von oben nach unten, links nach rechts: Überlinger See, Bretagne; Pfälzer Wald (subatlantisch-montanes Klima), Schwäbische Alb (Tannen-Buchenwälder, Burg Hohenstaufen); Bükk-Gebirge/Ungarn (unten mit Übergang zu Eichenwäldern mit *Quercus cerris*, *Q. petraea* u.a.), Allgäuer Alpen (obere Buchenstufe mit Fichte); Kantabrisches Gebirge (mit Weideeinfluss), West-Pyrenäen; Italienische Südalpen, Apennin.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at












©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Buchenwald bis an die Ränder von Tälern und Gewässern. In kühl-humiden Berglagen Mittel- bis Südost- und Südwest-Europas gibt es noch großflächige Buchenwälder, während im Süden extensive Beweidung die Waldgebiete häufig eingeengt und zerstückelt hat.

3. Bestandesstruktur und Artenzusammensetzung

Die Buche (*Fagus sylvatica*) prägt in vielen heutigen **Wirtschaftswäldern** im Optimalstadium (s. 5) als geradstämmige, stark schattenwerfende, relativ langlebige Hauptbaumart (300 bis 450 Jahre) die Oberschicht. Sie bildet dadurch hochwüchsige Hallenwälder relativ gleichaltriger Bäume mit Höhen bis 35 oder sogar über 40 Metern (Bild 2, s. auch Abb. 2). Eine zweite Baumschicht fehlt in dichten Beständen (Ausnahme: *Taxus baccata*; s. Bild 3). Im Gegensatz dazu haben **Urwälder** eine vielfältigere Struktur durch mosaikartig kleinräumigeres Nebeneinander verschiedener Entwicklungsstadien und -phasen (s. 5). Im Optimalstadium entwickeln sich aber auch dort hallenartige Strukturen, soweit die Buche vorherrscht. Wo eine stärkere Mischung mit anderen Baumarten vorliegt, gibt es unter Auflockerung der Kronenschicht mehr Licht für den Unterwuchs und damit eine stärkere vertikale Gehölzschichtung unterschiedlich alter Bäume, wie sie generell im Verjüngungs- und Zerfallsstadium vorliegt. Dies zeigt z.B. das Optimalstadium hochmontaner Fichten-Tannen-Buchenwälder, wo oberhalb der Buchenkronen eine lockere oberste Schicht der besonders hochwüchsigen Nadelhölzer bestehen kann (Abb. 1, Bild 3, 4). Beispiele für verschiedene Bestandesstrukturen mesophiler Buchenwälder geben u.a. NEUMANN (1979), LEIBUNDGUT (1982), MAYER (1984), KORPEL (1995). Unter den stark schattenwerfenden Bäumen gibt es meistens eine dichtere Krautschicht (zu ihrer Dynamik s. 5).

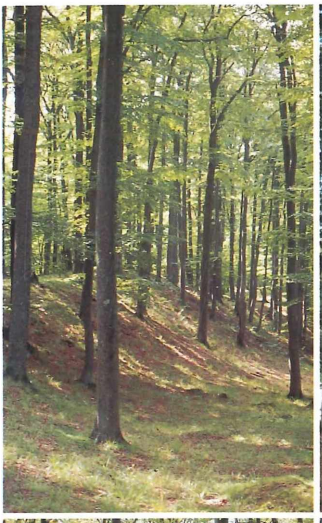
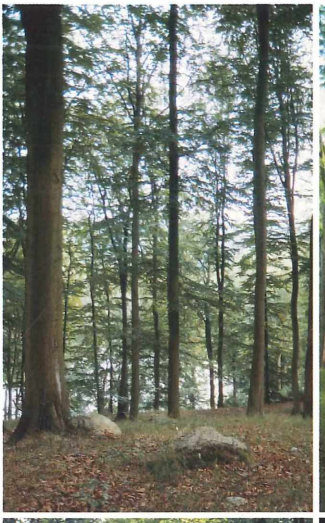
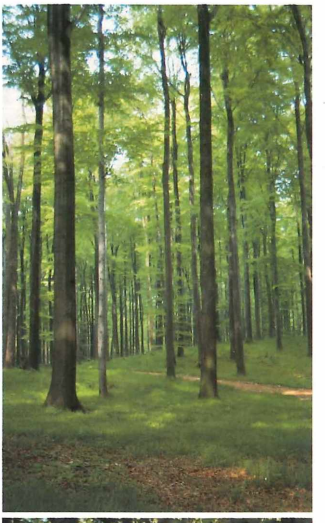
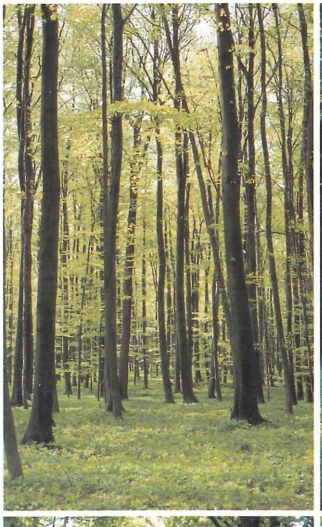
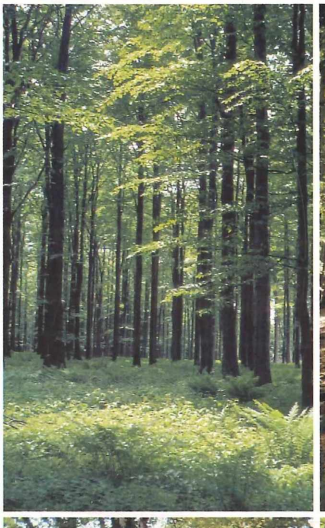
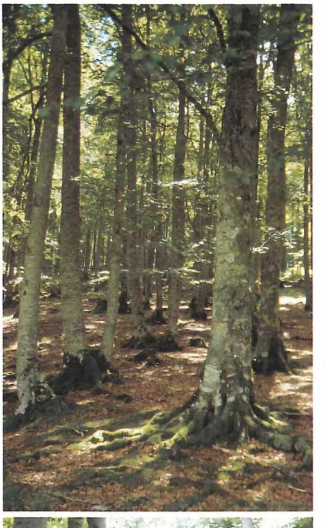
Die verschiedenen Stadien und Phasen kommen in Urwäldern im mosaikartigen Nebeneinander vor und bilden so auch horizonzal sehr abwechslungsreiche Bestände (s. auch 5). Ältere Buchen-Wirtschaftswälder zeigen unter gleichen Standortbedingungen dagegen großräumig einheitliche Strukturen, wobei die verschiedenen Altersklassen in geradlinig abgegrenzten Parzellen nebeneinander vorkommen (s. Bild 15). Neuerdings findet man zunehmend durch Femel- oder Großschirmschlag aufgelockerte Bestände mit naturnäheren Strukturen (s. Bild 14).

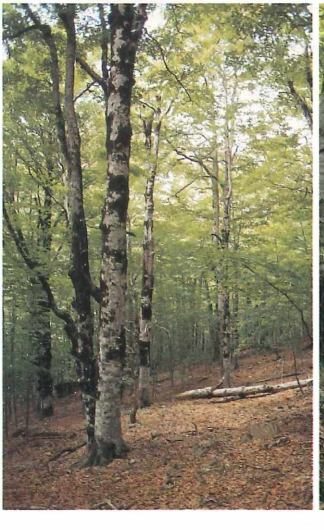
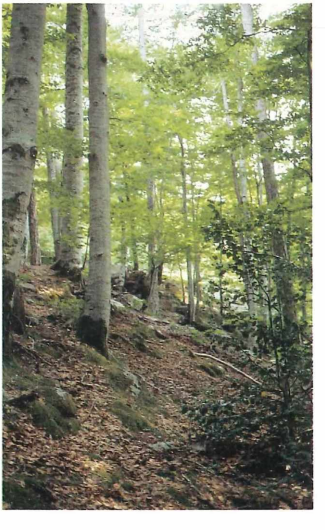
In Mitteleuropa zeigt die Buche in vielen Gebieten nur schlechte **vegetative Regeneration** nach Verletzung oder Schlag.Vor allem im westlichen Teil und allgemeiner in Südeuropa gibt es hingegen häufiger niederwaldartige Strukturen mit Stockausschlägen unter direktem menschlichem Einfluss (s. Bild 5; für Mitteleuropa s. Beispiele bei POTT 1985). Wo die Buche die obere Waldgrenze bildet, hat sie auch unter natürlichen Bedingungen eher strauchartigen Krüppelwuchs (Bild 5). In anderen Grenzbereichen geht die Buche oft mit gutwüchsig-hochstämmigen Beständen bis an ihren Arealrand. Die **Regeneration** von *Fagus sylvatica* geschieht vorwiegend über Samen, vor allem nach in mehrjährigem Rhythmus auftretenden „Mastjahren" mit sehr reicher Fruchtbildung (Bild 6). Nur ein Teil kommt zur Keimung im nächsten Frühjahr, und von den Keimlingen erreichen nur wenige die Phase verholzter Jungpflanzen, die im Schatten (auch durch Wildverbiss) oft lange Zeit in die Krautschicht integriert bleiben, jedoch bei Auflichtung als Regenerationsreserve rasch aufwachsen können.

Zu den Partnern in der **Baumschicht** gehören vor allem anspruchsvolle Gehölze wie *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus avium*, *Tilia cordata* und *Ulmus glabra*. Auch Eichen und Hainbuche sind eingestreut, vor allem bei stärkerer forstlicher Nutzung und allgemeiner in warmen Tieflagen. In höheren Lagen bilden *Abies alba* und *Picea abies* gebietsweise typische Begleitbäume. Vor allem auf skelettreichen Hängen tritt im Unterwuchs auch die sehr schattenverträgliche Eibe auf (Bild 3); Kiefern spielen als natürliche

Bild 2: Buchenwälder mit Hallenwald-Struktur.
Von oben nach unten, links nach rechts: Baltische Jungmoräne in Nordost-Polen, desgl. in Mecklenburg (Serrahn), Göttingen (kollin, *Melica uniflora*-Fazies); Göttingen (submontaner Kalkbuchenwald), Rhön (montan, mit Hochstauden), Kantabrisches Gebirge (montan); Apennin (montan), Pyrenäen (montan), Korsika (montan; mit *Ilex aqufolium*).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

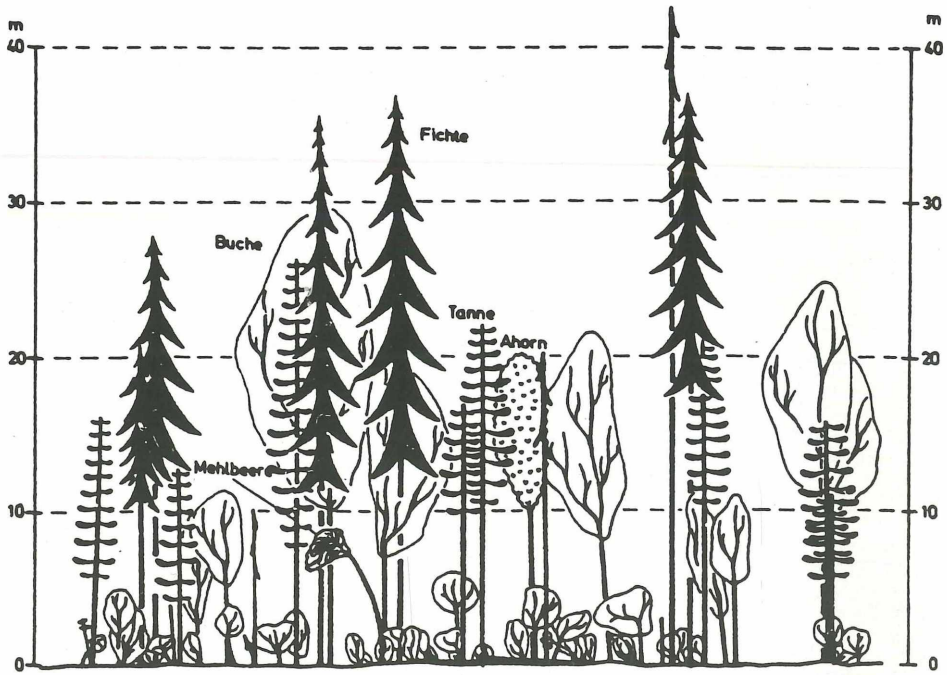


Abb. 1: Mehrschichtige Gehölzstruktur aus dem Optimalstadium eines Fichten-Tannen-Buchenwaldes im Urwald Rothwald in den Kalkalpen (aus NEUMANN 1979).

Mischbaumart nirgends eine Rolle. Andere lichtbedürftige Gehölze wie Birken oder die Eberesche sind höchstens als Pionierbäume nach starker Auflichtung von Bedeutung. In Südeuropa kommen einige weitere Baum- und Straucharten hinzu.

Lianen spielen in den dunklen Wäldern keine Rolle. Selbst der weitverbreitete Efeu (*Hedera helix*) bleibt meist auf die Krautschicht beschränkt und klettert nur in wintermilden Gebieten an den Stämmen empor. Auch andere **immergrüne Laubhölzer** wachsen bevorzugt in ozeanischen Bereichen, vor allem *Ilex aquifolium* und in warmen Gebieten auch *Buxus sempervirens*, *Daphne laureola* und *Ruscus aculeatus*.

Im dichten Hallenwald fehlt eine **Strauchschicht** ganz. Hier gibt es nur wenige locker verteilte echte Buchenbegleiter, vor allem mehrere *Lonicera*-Arten sowie Kleinsträucher der Gattungen *Daphne, Ruscus* oder *Rubus*. Hinzu kommt der Jungwuchs der Bäume, begleitet von wenigen Kümmerformen lichtbedürftiger Sträucher wie *Crataegus* u.a. Nur wo die Buche in ökologischen Grenzbereichen (vor allem bei zeitweiliger Bodentrockenheit und/oder an blockreichen und felsigen Hängen) nicht optimal wächst, ist eine deutlichere Strauchschicht entwickelt, in Mitteleuropa z.B. mit *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Rosa* spec., *Viburnum lantana*, *V.opulus*, auch der Liane *Clematis vitalba*.

Dagegen ist die **Krautschicht** weithin geschlossen und oft sehr artenreich. In üppigen Beständen können Artenzahlen pro Aufnahme von 35 bis über 60 erreicht werden. Die mittel bis sehr anspruchsvollen Schattenpflanzen bleiben im Schutz der Bäume vor konkurrenzkräftigeren Lichtpflanzen des Freilandes geschützt, die nur bei stärkeren Auflichtungen eindringen können. Vorherrschend sind frühlings-, sommer- und überwinterndgrüne Hemikryptophyten und Geophyten, dazu wenige krautige Chamaephyten; verholzte Arten sind selten. Kurzlebige Therophyten fehlen mit Ausnahme von *Impatiens noli-tangere* (z.T. neuerdings auch *I. parviflora*).

Eine **Kryptogamenschicht** ist wegen der hohen Deckung der Krautschicht und meist bodendeckender Laubstreuschicht in der Regel nicht vorhanden. Nur an länger offenen Boden-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Bild 3: Nadelhölzer im Buchenwald.
Links: Eiben-Kalkbuchenwald (Harzrand); rechts: Tannen-Buchenwald (Schwäbische Alb).



Bild 4: Strukturreiche hochmontane Buchenwälder mit Nadelhölzern.
Links: Bayerischer Wald (mit *Abies alba*, *Picea abies*), rechts: Nordalpen (mit *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*).

stellen sowie auf Sonderstandorten wie morschem Holz oder Steinen, auch an laubfreien Stammfüßen kommen einige Moose vor. Dagegen gibt es ein weites, teilweise enger standortbezogenes Spektrum von **Bodenpilzen** (z.B. JAHN, NESPIAK & TÜXEN 1967).

Während die Baumschicht über weite Bereiche sehr gleichartig zusammengesetzt ist, weist die Krautschicht größere regionale Unterschiede auf (s. 6/7). Es besteht aber doch ein größerer **Kern gemeinsamer Arten**, der fast überall in eutraphenten Buchenwäldern vorkommt, allerdings nicht auf diese beschränkt ist. So lässt sich keine echte Charakterart über weite Gebiete hinweg ausmachen. Eine relativ enge Bindung im gesamten Areal zeigt am ehesten *Galium odoratum*. Die meisten Arten der folgenden Gruppe sind typisch für viele europäische sommergrüne Laubwälder mittlerer Standorte und darüber hinaus (Arten der *Fagetalia sylvaticae* und *Querco-Fagetea*):

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Fagus sylvatica; *Allium ursinum, Anemone nemorosa, Athyrium filix-femina, Brachypodium sylvaticum, Dryopteris filix-mas, Epilobium montanum, Galium odoratum, Geranium robertianum, Melica uniflora, Milium effusum, Mycelis muralis, Oxalis acetosella, Poa nemoralis, Sanicula europaea.*

Eine zweite Gruppe zeigt im Buchenwaldareal regionale Lücken, ist aber doch mit der vorigen eng verbunden:

Abies alba, Acer platanoides, Fraxinus excelsior; *Hedera helix, Lonicera xylosteum*; *Actaea spicata, Anemone ranunculoides, Arum maculatum, Cardamine bulbifera, Carex sylvatica, Circaea lutetiana, Dryopteris carthusiana* agg., *Euphorbia amygdaloides, E. dulcis, Festuca altissima, Fragaria vesca, Hepatica nobilis, Hieracium murorum, Hordelymus europaeus, Lamiastrum galeobdolon, Lilium martagon, Mercurialis perennis, Moehringia trinervia, Neottia nidus-avis, Paris quadrifolia, Phyteuma spicatum, Polygonatum multiflorum, P. verticillatum, Prenanthes purpurea, Scrophularia nodosa, Solidago virgaurea, Stachys sylvatica, Stellaria holostea, Veronica chamaedrys, V. montana.*

Weithin ähnlich ist ein auffälliger **phänologischer Jahresrhythmus**, angepasst an den Wechsel von Sommer und Winter sowie den damit verbundenen unterschiedlichen Strahlungseinfluss auf den Unterwuchs im Wechsel von Belaubung und Kahlheit der Gehölze (s. LAUSI & PIGNATTI 1973, DIERSCHKE 1982, 1989b u.a.; Bild 7, 8). Nach ersteren Autoren gibt es mehrere Blühwellen, die sich je 1° nördlicher Breite bzw. mit je 100 Höhenmetern um 3–4 Tage verschieben. DIERSCHKE unterscheidet in Mitteleuropa 10 Phänophasen vom zeitigen Frühjahr bis zum Winter. Die Zahl blühender Arten steigt von der *Corylus-Leuco-*



Bild 5: Niederwaldartige Strukturen im Buchenwald.
Links: Naturnaher Krüppelbuchenwald der Hochvogesen (1300 m NN), rechts: Buchen-Niederwald mit Stockausschlag in Nord-Griechenland (Photo E. Bergmeier).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

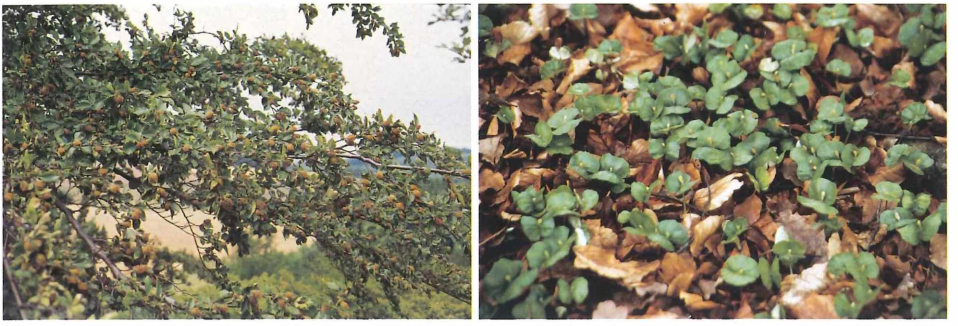


Bild 6: Buchen-Mastjahr mit reichlicher Keimung im Folgejahr.

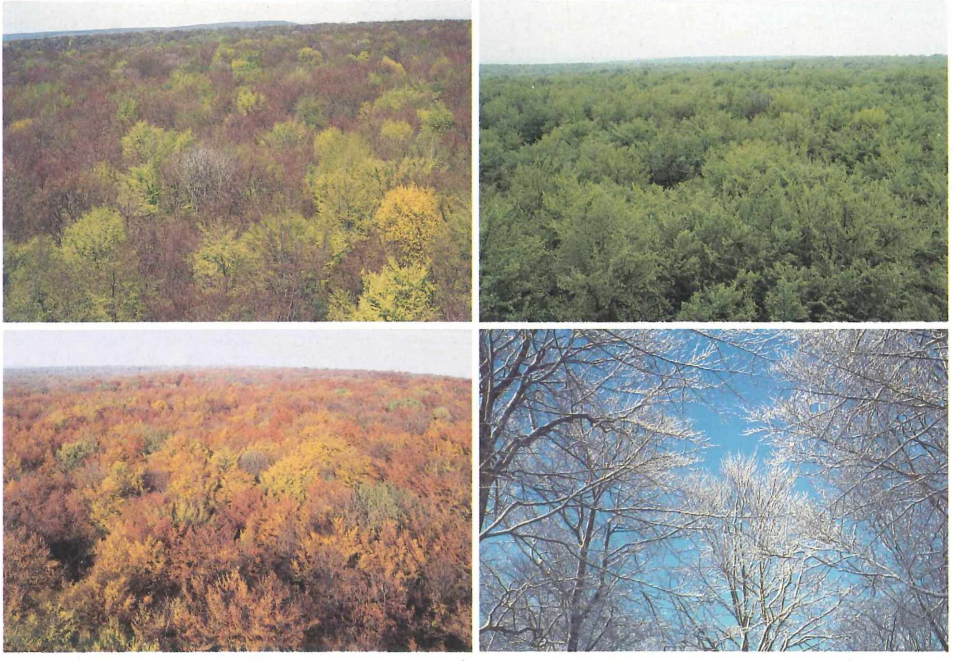


Bild 7: Phänologische Entwicklung der Kronenschicht von Buchenwäldern.
Frühling (mit blühendem Spitzahorn und kahler Esche), Sommer; Herbst (mit noch grünen Eschen), Winter.

jum- zur *Acer platanoides-Anemone*-Phase rasch an. Es folgen bis zur vollen Belaubung der Bäume die *Prunus-Ranunculus auricomus-* und die *Fagus-Lamiastrum*-Phase. Bis hierhin bestimmen oft Frühlingsgeophyten und andere Frühblüher das Bild. Im Frühsommer folgt die *Sorbus-Galium odoratum*-Phase. Danach nimmt die Zahl blühender Arten allmählich ab, so schon in der *Cornus sanguinea-Melica uniflora*-Phase, gefolgt von der *Ligustrum-Stachys sylvatica-* und *Clematis-Galium sylvaticum*-Phase im Hochsommer. Zu dieser Zeit sind viele Frühlingsblüher bereits wieder verschwunden. In der *Hedera-Solidago*-Phase im Spätsommer ist der Wald fast blütenleer.

Die zahlreichen Arten der Krautschicht kommen teilweise in bunt gemischten Beständen vor. Da vegetative gegenüber generativer Vermehrung oft vorherrscht (s. 5; Ausnahme: *Allium ursinum* mit sehr hoher Samenproduktion und vielen Jungpflanzen), gibt es vielfach fleckige Horizontalstrukturen verschiedener Populationen durch Polykormone. Es kann aber auch zur Dominanz einzelner Arten kommen (z.B. *Allium ursinum, Mercurialis peren-*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

nis), was die Artendiversität reduziert (s. z.B. DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Die *Allium ursinum*-Fazies von Kalkbuchenwäldern zeichnet sich in der Krautschicht durch besonders hohe Produktivität und oberirdische Biomasse aus; erstere erreicht nach SCHMIDT et al. (1989) über 8% der Nettoprimärproduktion der Bäume.

4. Ökologische Bedingungen

Die Buche vereint Schattentoleranz mit hohem Wuchs, guter Naturverjüngung und weiter Standortamplitude und wird von OTTO (1994) als Durchsetzungs-Stratege bezeichnet. Die optimalen Wuchsbedingungen von *Fagus sylvatica* werden großflächig bestimmt von einem gemäßigt-ozeanischen **Klima**. Temperate Sommer, gleichmäßig verteilte Jahresniederschläge über 500 (bis über 2000) mm und eine Vegetationsperiode (Monatsmittel über 10° C) von mindestens 5 Monaten sagen der Buche besonders zu, verbunden mit relativ kurzen, nicht zu kalten, z.T. schneereichen Wintern. Im wärmsten Monat (Juli) herrscht eine Mitteltemperatur von (10) 16–22 (25)° C. Entscheidend für die Arealgrenze im Norden sind zu kurze Vegetationsperioden, eine Januartemperatur von im Mittel unter –4° C und ein Temperaturminimum unter –30° C, im Osten auch Spätfröste (Bild 9) und Sommertrockenheit. Letztere ist im Südwesten, Süden und Südosten überall die Hauptursache der Buchengrenze (s. auch BOHN et al. 2003, S. 321ff.). Die Buchengrenze im Nordwesten ist eher anthropogen zu begründen (s. 6), kann aber bei sehr hohen Niederschlägen auch durch starke Auswaschung und Vernässung der Böden verursacht sein.

Ihr Wachstumsoptimum erreicht die Buche auf frischen Standorten des humiden Hügel- und Berglandes, wie sie vor allem in Mitteleuropa großflächig gegeben sind. Die vorherrschenden **Böden** eutraphenter Buchenwälder sind Braun- und Parabraunerden sowie Rendzinen bis Terra fusca aus Karbonat- und basenreichen Silikatgesteinen. Die Laubstreu zersetzt sich aufgrund der Aktivitäten von Bodentieren und Mikroorganismen relativ rasch, bildet aber über lange Zeit des Jahres eine lockere Auflage. Als Humusformen herrschen Mull bis schwacher Moder vor.

Die **ökologischen Wuchsgrenzen und Konkurrenzbeziehungen** der stark schattenwerfenden und gut schattenverträglichen Buche zu ihren Begleitgehölzen analysiert LEUSCHNER (1998; s. auch OTTO 1994, ELLENBERG 1996). Kleinräumig gibt es Trocken- und Nässegrenzen, während schlechte Basen/Nährstoffversorgung der Buche weniger Probleme bereitet. Auf feuchteren Böden grenzen teilweise Eichen-Hainbuchenwälder (*Carpinion betuli*) an, auf trockenen Böden submediterran-subkontinentale Eichenwälder (*Quercion pubescenti-petraeae*), auf sehr sauren Standorten oligotraphente (Birken-)Eichenwälder (*Quercion roboris*). Auch Blockschutthänge sagen der Buche wenig zu. Hier wird sie durch Laubmischwälder aus Ahornen, Linden, Bergulme und Esche (*Tilio-Acerion*) ersetzt. Die ökologischen Grenzen verschieben sich bei forstlichen Eingriffen zu Ungunsten der Buche. So sind viele der heutigen Eichen-Hainbuchenwälder durch Mittel- und Niederwaldwirtschaft entstanden, wo die wenig regenerationsfreudige Buche zurücktritt oder ganz fehlt (s. auch 5).

Mit der Buche und ihren wenigen Begleitbaumarten ist eine **standörtlich-floristische Untergliederung** kaum möglich. Dagegen reagieren die Pflanzen der Krautschicht teilweise sehr fein auf Unterschiede des Bodens und Mikroklimas. Allen gemeinsam ist eine hohe Schattenverträglichkeit; der Lichtgenuss unter dichter Kronenschicht liegt oft nur bei 1–5% des Freilandlichtes. Entsprechend ihrer teilweise engen ökologischen Amplitude gibt es zahlreiche **ökologische Artengruppen** mit gutem Zeigerwert. Solche Gruppen wurden schon frühzeitig von Forstleuten und Botanikern erkannt und sind vielfach publiziert, zuletzt bei ELLENBERG (1996, S. 136ff.). Die bereits in Kap. 3 genannten Arten sind großenteils Zeiger mittlerer Bodenbedingungen. Als besonders anspruchsvoll gelten sog. „Mullbodenpflanzen" wie *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum*, *Anemone ranunculoides*, *Arum maculatum*, *Corydalis cava*, *C.solida*, *Leucojum vernum*, *Ranunculus lanuginosus* u.a. Übergänge zu Feucht- und damit Grenzstandorten der Buche indizieren *Athyrium filix-femina*, *Circaea lutetiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca gigantea*, *Impatiens noli-tangere*, *Stachys sylvatica* u.a. In kühl-humiden Berglagen wachsen teilweise Hochstauden-reiche (Bergahorn-)Buchen-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Bild 8: Phänologische Aspekte in der Krautschicht eutraphenter Buchenwälder.
Hepatica nobilis (*Corylus-Leucojum-Phase*); *Anemone nemorosa, A. ranunculoides, Primula elatior, Pulmonaria obscura* (*Acer platanoides-Anemone*-Phase); *Euphorbia amygdaloides, Lathyrus vernus* (*Prunus-Ranunculus auricomus*-Phase); *Lamiastrum galeobdolon* (*Fagus-Lamiastrum*-Phase); *Galium odoratum* (*Sorbus-Galium odoratum*-Phase); *Allium ursinum* mit bereits vergilbenden Blättern (dieselbe Phase); *Lilium martagon*, sich auflösende Frühlings-Krautschicht (*Ligustrum-Stachys sylvatica*-Phase); *Arum maculatum* fruchtend, blütenloser Unterwuchs (*Clematis-Galium sylvaticum*-Phase).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Bild 9: Im Austrieb ist die Buche besonders frostempfindlich.

wälder (s. Artengruppe g unter 6.3). Hingewiesen sei ferner auf eine artenreiche Zeigergruppe für warm-trockene Standorte, auf die schon der Name „Orchideenbuchenwälder" hinweist.

Die verschiedenen Buchenwälder beherbergen eine große Zahl von **Tierarten**, die in ihrem Lebensrhythmus teilweise mit dem Wechsel der Phänophasen (s. 3) verbunden sind. Nach OTTO (1994) leben allein in Mitteleuropa in Buchenwäldern 7–10000 Tierarten, was etwa 20% aller Arten bedeutet. Sie bilden mit den Pflanzen, Pilzen und Mikroorganismen in enger Verbindung mit Flüssen und Kreisläufen von Energie, Stoffen und Wasser ein sehr komplexes Wirkungsgefüge, was letztlich das **Ökosystem Buchenwald** ausmacht (s. OTTO 1994, ELLENBERG 1996 u.a.). Die Bodenfauna eines Kalkbuchenwaldes analysiert SCHAEFER (1989). Sie besitzt eine hohe Artenvielfalt und Biomasse; zwei Drittel gehören zu den Regenwürmern, deren Bioturbation auch die Mikroflora positiv beeinflusst. Das insgesamt sehr komplexe Beziehungsnetz zeigt eine starke raum-zeitliche Heterogenität (s. auch SCHAEFER 2003).

Neben diesen kleinräumig-standörtlich bedingten Artengruppen gibt es weitere, die durch großklimatische Faktoren und florengeschichtliche Ereignisse bedingt sind. Auf sie wird in den Kapiteln 6/7 näher eingegangen.

Die ökologischen Bedingungen der Buchenwälder Mitteleuropas sind sehr gut bei ELLENBERG (1996) dargestellt und gelten mit gewissen Abstrichen auch für andere Gebiete. Neuere Daten im Überblick finden sich bei LEUSCHNER (1999).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

5. Dynamik

Buchenwälder haben sich in Europa über mehrere Jahrtausende entwickelt (s. 6.1) und bis heute erhalten. Sie stellen somit unter den aktuellen Klimabedingungen sehr stabile, wenn auch **dynamische (elastische) Ökosysteme** dar. Die Buche und ihre Begleitbaumarten können 300–600 Jahre alt werden, müssen sich also zumindest in längeren Zeiträumen, insbesondere nach Störungen auch wesentlich kurzfristiger erneuern können. Als **natürliche Störfaktoren** nennt OTTO (1994) Stürme, Feuer, Nassschnee- und Eisbruch, Sommerdürre, Spätfröste im Frühjahr und Frühfröste im Herbst. Insektenbefall spielt hingegen bei der Buche keine größere Rolle, wohl aber Verbiss des Jungwuchses der Bäume bei unnatürlich hoher Wilddichte. Hinzu kommen verschiedene anthropogene Einflüsse. Kleinere Störungen, die nur zu lokaler Kronenauflichtung führen, werden meist durch raschen Horizontalwuchs der Buchenkronen ausgeglichen. So kann sich ein älterer Buchenwald recht lange stabilisieren; dies gilt auch für sein Innenklima, insbesondere die Lichtverhältnisse. Erst großflächige Schäden bzw. natürliches Alterssterben größerer Baumgruppen führen zu einer deutlichen zyklischen Sukzession.

Im Verlauf einer **zyklischen Sukzession** von Wäldern werden verschiedene Entwicklungsstadien und -phasen unterschieden (s. z.B. LEIBUNDGUT 1982, KORPEL 1995, ELLENBERG 1996). Das „normale" Waldbild entspricht dem Optimalstadium mit Hochwaldcharakter (Bild 2), wobei zunächst bei hohem Zuwachs noch eine stärkere Gehölzschichtung gegeben ist (Optimalphase), während später das Wachstum der Bäume stagniert. In dieser Terminalphase gibt es oft Buchen-Hallenwälder (s. 2/3), in denen gegen Ende bereits die ersten Altbäume abzusterben beginnen. Damit ist das Ende des geschlossenen Waldes erreicht; es beginnt das Zerfallsstadium mit zunehmender Auflichtung durch Kronenbruch, Windwurf, tote Bäume u.a., das gleitend in das Verjüngungsstadium übergeht (Abb. 2, Bild 10, 11). Diese Stadien und Phasen sind zeitlich und räumlich eng verbunden. Ihre mosaikartige Anordnung veranlasste REMMERT (1990 u.a.) zur Formulierung des **Mosaikzyklus-Konzeptes**. Der dort u.a. postulierte Baumartenwechsel lässt sich zumindest in Buchenwäldern meist nicht beobachten; die Buche behält während des ganzen Regenerationszyklus über lange Zeit oder dauernd die Oberhand (s.u.). KORPEL (1995) rechnet für Buchen-Urwälder der Westkarpaten mit Entwicklungszyklen von 230–250 Jahren, bei hochmontanen Fichten-Tannen-Buchenwäldern sogar mit 350–400 Jahren. Dort wurden Regenerationsschübe durch Naturverjüngung etwa alle 60 Jahre festgestellt.

Leider bleibt bei solchen Untersuchungen meist die Krautschicht außerhalb der Betrachtung. Ausgewertet wird dagegen oft der Anfall von **Totholz**, das einen wichtigen Lebensraum für zahlreiche Organismen bildet (Bild 11). Auf dem Boden liegende Holzreste von Buche, Ahorn und Esche zersetzen sich in 20–30 Jahren, bei Nadelholz kann es über 50 Jahre dauern (KORPEL 1995).

Genauere Angaben zur **Walddynamik der Gehölze** macht LOCHOW (1987) für nordwestdeutsche Naturwaldreservate, die aus Wirtschaftswäldern hervorgegangen sind. Im Buchenwald tendiert die Entwicklung deutlich zu strukturarmen Hallenwäldern mit Buchendominanz im Optimalstadium. Mit steigendem Bestandesalter nehmen Höhe, Kronenvolumen und Stammdurchmesser der herrschenden Bäume zu, während zurückbleibende Exemplare im Schatten absterben. Auf etwas ärmeren Böden (*Galio odorati-Fagetum*) beherrscht die Buche allein die Regeneration in allen Phasen, wie z.B. urwaldartige Buchenwälder in Mecklenburg zeigen (s. KNAPP & JESCHKE 1991, OTTO 1994, S. 351; Bild 10, 11). Auf reicheren Standorten (z.B. *Hordelymo-Fagetum*) konkurriert die Buche dagegen vor allem im Verjüngungsstadium mit rascherwüchsigen Edellaubhölzern (bes. Esche, Berg- und Spitzahorn; Bild 11, 14), die bereits im vorhergehenden Altholzstadium als Jungpflanzen startbereit sind. In Dickungen bis ins junge Stangenholz haben sie einen Entwicklungsvorsprung (ZÜGE 1986). Nach 30–35 Jahren bekommt im Kronenbereich die Buche aber wieder die Oberhand und spielt ihre Konkurrenzkraft voll aus. Die Edellaubhölzer bleiben zurück und werden ausgedunkelt. Im Optimalstadium können sie ganz verschwinden, es sei denn, sie

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

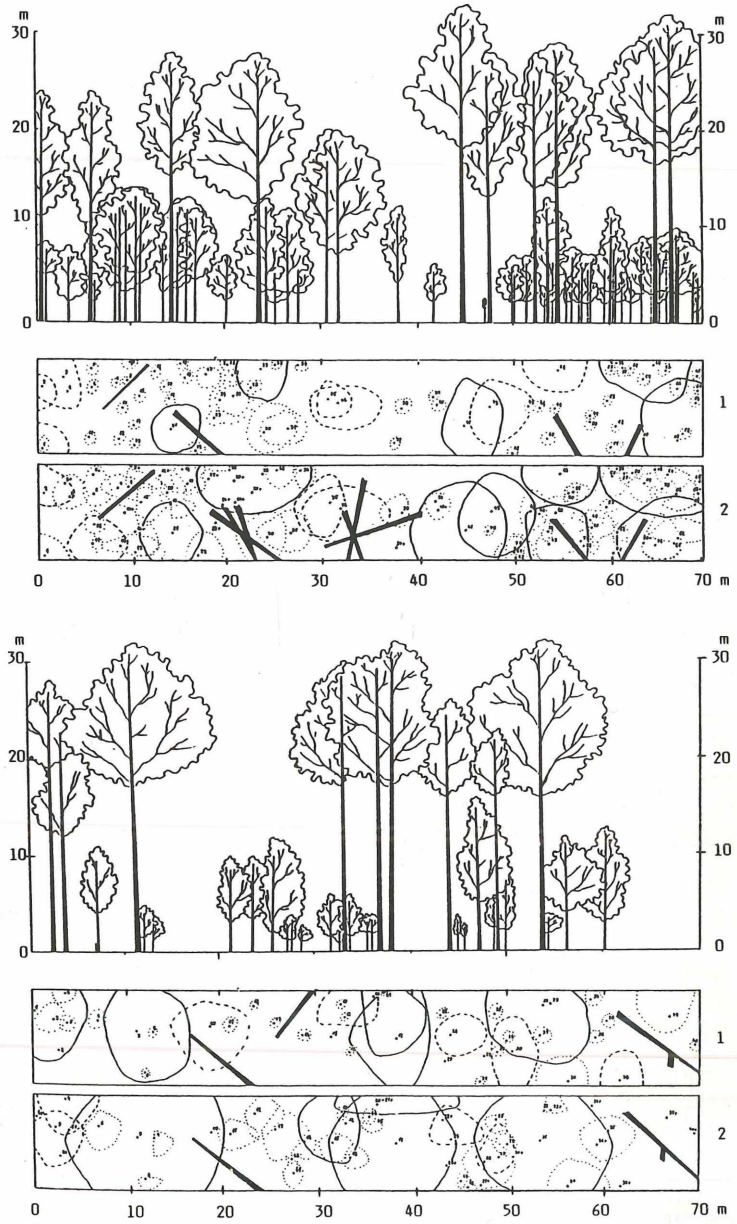


Abb. 2: Bestandesprofile aus dem Buchen-Urwald im Reservat Vihorlat (Westkarpaten) (aus KORPEL 1995, leicht verändert). Oben: Anfang des Optimalstadiums mit Hallenwaldstruktur; unten: Zerfallsstadium mit beginnender Verjüngung.

werden durch forstliche Maßnahmen freigestellt. Ein Modell dieser Dynamik mit einem Pionierstadium zeigt Abb. 3.

Die **Krautschicht** wird in ihrer Dynamik vor allem von wechselndem Strahlungseinfluss, teilweise auch von Bodenveränderungen (z.B. bei Windwurf) beeinflusst, wobei beschleunigte Stoffumsätze und höheres Wasserangebot nach Ausschaltung der Baumkonkurrenz zeitweise für günstigere Bedingungen sorgen. Dies gilt vor allem für das Zerfalls- und Verjün-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Bild 10: Natürliche Regeneration von Buchenwäldern.
Zerfalls-/Verjüngungsstadium (Serrahn/Mecklenburg), Zerfallsstadium mit Kronenlücken (Heilige Hallen/Mecklenburg), Sturmbruch (Harzrand).



Bild 11: Buchenwald-Regeneration.
Oben links: Aufwachsende Jungbuchen (Insel Vilm), rechts: Jungeschen nach Windwurf (Göttinger Wald); Unten links: offene Stelle mit Halbschattenpflanzen (*Rubus idaeus*, *Calamagrostis epigejos*, *Urtica dioica*; Heilige Hallen), rechts: Totholz-Kleinbiotop (Göttinger Wald).

gungsstadium, wo kurzzeitig mehr Licht, Nährstoffe und Wasser, auch offene Bodenstellen zur Keimung zur Verfügung stehen. Hier treten zu den Waldpflanzen Halbschatten- und Lichtpflanzen, meist Arten von Saum- und Schlaggesellschaften, auch einige Pioniergehölze wie *Rubus*-Arten, Holunder, Salweide und Birken (Bild 11). Die Waldpflanzen selbst können ebenfalls profitieren, z.B. Farne durch besseres Wasserangebot. In Dickungen und Stangenholz nimmt das Licht in Bodennähe rasch ab bis zu einem Minimum. Dort gehen selbst die

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

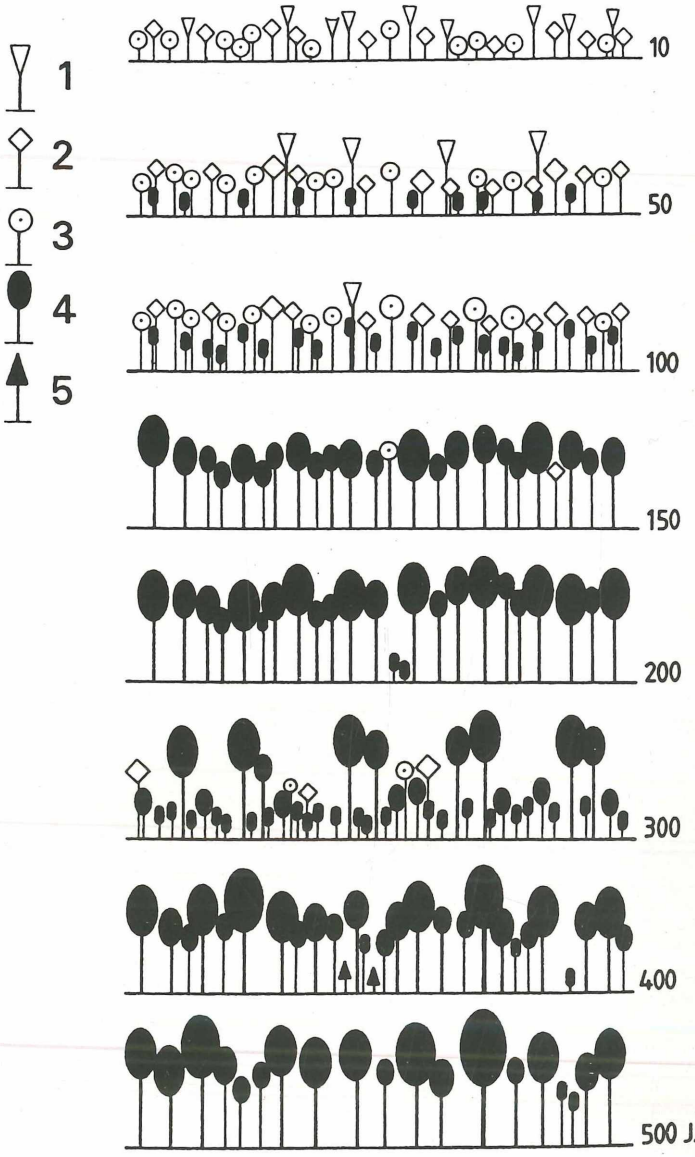


Abb. 3: Modell der Dynamik eines eutraphenten Buchenwaldes in Nordwest-Deutschland mit Birke (1), Ahorn (2), Esche (3), Buche (4) und Fichte (5) (nach ROLOFF aus FISCHER 1997). Die Entwicklung beginnt mit einem Pionierstadium; die Buche wächst erst allmählich nach und erreicht nach 150 Jahren das Hochwald-Optimalstadium. Nach 300 Jahren ist ein Zerfalls- bis Verjüngungsstadium mit Ahorn und Esche erkennbar, das zyklisch wieder in einen Buchen-Hallenwald übergeht.

meisten schattenverträglichen Waldpflanzen zurück, die sich erst im Baumholzstadium wieder ausbreiten. Auch sonst gibt es zumindest langfristig feine Veränderungen in der Krautschicht, die teilweise aber mehr einer Fluktuation als einer Sukzession entsprechen (s. z.B. DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2003).

Bei Veränderungen in der Krautschicht herrscht vorwiegend vegetative **Vermehrung und Ausbreitung**. Zahlreiche Hinweise auf Ameisenausbreitung (Myrmechorie) erscheinen in ihrer Bedeutung zu stark eingeschätzt. Auch Fernausbreitung durch Endochorie von Säugetie-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

ren trägt kaum zur Samenverteilung von Waldpflanzen bei (HEINKEN et al. 2001, 2002). Untersuchungen zur Ausbreitung von Waldpflanzen aus alten in angrenzende junge Wälder in Süd-Schweden ergaben Wanderwege bis zu einem Meter pro Jahr (im mittel 0,3 bis 0,5 m) (BRUNET & OHEIMB 1998; s. auch VERHEYEN & HERMY 2001), was immerhin die rasche Neubesiedlung kleiner Störstellen bewirken kann. Das **Diasporenreservoir in Waldböden** enthält generell fast keine langlebigen Samen von Waldpflanzen, wohl aber von einigen der Waldverlichtungen; die meisten aktuellen Waldpflanzen kommen in der Samenbank nicht vor (FISCHER 1987, 1997). Dies zeigen auch Untersuchungen von ABS et al. (1999). Im Vergleich von Wirtschafts- und Urwald des *Tilio-Carpinetum* von Bialowieza war die Samenbank im ersteren etwa dreimal so groß, insbesondere durch Samen von waldfremden Arten oder Störungszeigern. Dagegen unterschied sich die Artenzusammensetzung der aktuellen Krautschicht zwischen beiden Wäldern nur unwesentlich; beide gehören pflanzensoziologisch zur selben Assoziation und Subassoziation.

Die Entwicklung der Bodenvegetation nach **Sturmwurf** eines Buchenwaldes auf Dolomit am Harzrand (*Hordelymo-Fagetum*) beschreibt SCHMIDT (2002). Innerhalb von 4 Jahren erfolgte rasch eine Naturverjüngung aus Esche, daneben Buche und Bergahorn, in einer dichten, bis 4 m hohen Strauchschicht, an der auch Himbeere und Schwarzer Holunder als Arten der Schlagfluren vertreten sind. Das Maximum an Arten der Krautschicht war nach drei Jahren erreicht in Form einer Mischung von Waldpflanzen und Störungszeigern (z.B. *Atropa bella-donna*, *Cirsium arvense*, *Urtica dioica*). Alle Waldpflanzen blieben erhalten, teilweise aber mit deutlich verringertem Deckungsgrad.

Die Sukzession eines größeren **Buchenwald-Kahlschlages** (*Hordelymo-Fagetum*) mit leichter Störung des Oberbodens (1971) beschreibt DIERSCHKE (1988; s. auch Bild 12). Zunächst entwickelt sich ein krautiges Pionierstadium im Verlaufe von 4–5 Jahren, gefolgt von einem *Rubus*-Stadium (3–4 Jahre) und einem langlebigeren Vorwaldstadium mit Pioniergehölzen (*Betula*, *Sambucus*) und ersten Waldbäumen (*Prunus avium*, *Fraxinus excelsior*). Obwohl ausgewachsene Buchen unmittelbar ringsum den Hochwald beherrschen, kommt *Fagus sylvatica* bis 2003, d.h. nach 32 Jahren, nur mit wenigen Exemplaren im Unterwuchs vor, was eigentlich eher ungewöhnlich ist.

Die Entwicklung kleiner **Lochhiebe** (30 m Durchmesser) im Kalkbuchenwald analysiert SCHMIDT (1997). Hier sind die Artenverschiebungen gegenüber dem geschlossenen Wald vor allem in der Krautschicht gering, was als hohe Stabilität und Resilienz des Ökosystems gewertet wird.

Die heutigen Buchenwälder sind vorwiegend **Wirtschaftswälder**; viele haben sich erst in den letzten 150 Jahren aus Niederwäldern regeneriert oder sie wurden neu gepflanzt. Nur in höheren, z.T. schwer zugänglichen Berglagen konnten sich durchgehend naturnähere Bestände erhalten. Ansonsten haben Streunutzung,Waldweide, Schneiteln, Nieder- und Mittelwaldwirtschaft und bewusste Förderung der Eichen über Jahrhunderte massiv in die natürlichen Waldbestände eingegriffen oder sie durch Überweidung oder Rodung ganz vernichtet (Bild 13; s. Übersicht bei ELLENBERG 1996). Buchenwaldstandorte tieferer Lagen sind bis heute bevorzugte Gebiete für Ackernutzung. Im Wuchsbereich meso- bis eutraphenter Buchenwälder war die Degradation der Standorte weniger gravierend als auf basenarmen Böden. In Mitteleuropa zeigt die Buche im Gegensatz zu vielen anderen Gehölzen aber oft eine schlechte **vegetative Regeneration** nach Schlag und wurde deshalb weithin zurückgedrängt (s. auch 3). Schon im westlichen Mitteleuropa und ebenfalls in West- bis Südeuropa erscheint die Buche regenerationskräftiger und kann selbst Stockausschlag-Niederwälder bilden (Bild 5). In vielen Fällen konnte die Buche aber erst bei Übergang zur **Hochwaldwirtschaft** ihren alten Platz allmählich zurückerobern. Teilweise – vor allem auf basenarmen Standorten – wurde sie aber ganz durch Nadelhölzer ersetzt. Die Rückwanderung von *Fagus sylvatica* hält bis heute an, wie z.B. nachwachsende Buchen in alten Eichen-Hainbuchen-Mittelwäldern zeigen (Bild 14). Auch in ausgewachsenen Buchenwäldern findet man gelegentlich als Zeugen der abgelaufenen Dynamik noch alte breitkronig-knorrige Eichen (Bild 13). Die frühere Kahlschlagwirtschaft führte zu abrupten Sprüngen in der zyklischen Sukzession mit strukturarmen Altersklassenwäldern (Bild 15). Heute versucht man zunehmend, sich durch Femel- und Plen-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Bild 12: Progressive Sekundärsukzession eines Buchenwald-Kahlschlages bei Göttingen.
Oben links: nach Schlag im Frühjahr 1971, noch dominieren die Waldpflanzen; rechts: lockeres Kräuterstadium im 2. Jahr mit Disteln, *Atropa bella-donna* u.a.; Mitte links: Übergang vom Kräuter- zum Himbeer/Brombeer-Stadium 1974; rechts: *Rubus*-Stadium mit aufkommenden Jungbäumen (bes. *Fraxinus excelsior*) 1975; Unten links: Lichter Jungwald 1983 aus Esche, Vogelkirsche und Birke mit waldähnlicher Krautschicht, kleinere Bäume und Sträucher bereits abgestorben; rechts: Bestand 2001 mit deutlicher Waldstruktur, hinten erste Buche, am Boden u.a. *Ranunculus ficaria*, *Anemone nemorosa*, *Asarum europaeum*.

terschlag, bei denen nur einzelne Bäume oder kleine Baumgruppen genutzt werden, der natürlichen Walddynamik anzupassen, was die Strukturdiversität erhöht und eine nachhaltige Bewirtschaftung ermöglicht (Bild 14). Das bisher gewohnte Bild großräumiger und gleichaltriger Buchen-Hallenwälder wird dadurch immer mehr verschwinden. Insgesamt erreichen die meso- bis eutraphenten Buchenwälder in der heutigen Landschaft in tieferen Lagen allerdings nur geringe, in höheren Lagen etwas größere Flächenanteile. In Deutschland beträgt ihr potenzieller Anteil 28% der Landfläche, wovon aber nur noch ein Viertel Laubwald und noch weniger Buchenwald aufweist (BOHN et al. 2003).

Abschließend sei darauf hingewiesen, dass die vielen Beispiele, vorwiegend aus Mitteleuropa, sicher auch die Walddynamik in anderen Gebieten mit artenreichen Buchenwäldern widerspiegeln, dass es im Einzelnen aber viele ortsspezifische Besonderheiten geben kann.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

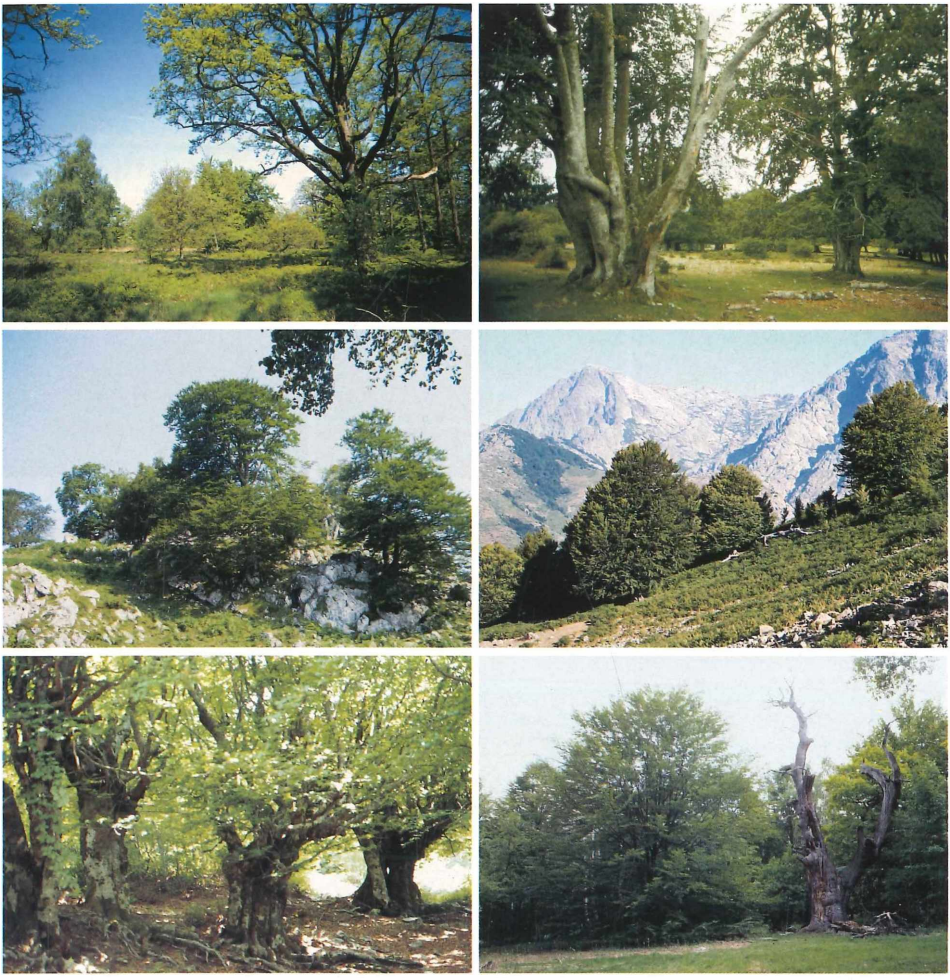


Bild 13: Einwirkungen von Waldweide auf Buchenwälder.
Oben links: Hudewald mit Buche, Eiche und Vogelbeere (Bramwald); rechts: großräumige Hudewälder (Kantabrisches Gebirge); Mitte links: Buchenwaldreste auf unzugänglichen Kalkfelsen inmitten überweideter Bereiche (Picos d'Europa, Kantabrien); rechts: offener Buchenwald mit *Pteridium*-Weideland (Korsika); Unten links: Weidewald mit kopfgeschneitelten Buchen auf Korsika; rechts: Tote Eiche als Relikt eines ehemaligen Hudewaldes (Reinhardswald).

Das Gesamtbild des Buchenwaldes als ein stabiles, elastisches Waldökosystem wird durch mannigfache Untersuchungen in Urwäldern und Wirtschaftswäldern gestützt. Wie sich in Zukunft **globale Veränderungen** durch Klimawandel und Stoffeinträge auswirken werden, ist ungewiss. FISCHER (1997) nennt als mögliche Folgen einer Erwärmung die Verschiebung der Buchengrenze nach Norden und in der Höhe, auch Trockenschäden im jetzigen Areal, geht aber von einer großen Anpassungsfähigkeit und damit langfristigen Erhaltung der Buchenwälder aus. WALTHER & GRUNDMANN (2001) fanden beim Vergleich von Optimalstadien der Laubwälder im Schweizer Mittelland über einen Zeitraum von 50 Jahren starke floristische Veränderungen. Lichtliebende Arten haben abgenommen, was auf bestandesinterne Entwicklungen zurückgeführt wird. Hingegen deutet die Zunahme von Nährstoffzeigern und thermophilen Arten (einschließlich exotischer Immergrüner) auf großräumige Veränderungen und globale Zusammenhänge hin.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Bild 14: Buchennachwuchs in lichteren Wäldern.
Links: NSG in Nordost-Polen; Mitte: forstlich aufgelockerter Bestand mit starkem Jungwuchs von *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, etwas *Fagus sylvatica*) (Göttinger Wald); rechts: von unten nachwachsende Buche in ehemaligem Eichen-Hainbuchen-Mittelwald bei Göttingen.



Bild 15: Altersklassenwälder mit flächigem Wechsel verschiedener Altersstadien (links: Pfälzer Wald; rechts: bei Göttingen).

6. Verbreitung und regionale Gliederung

6.1. Postglaziale Einwanderung der Buche

Die heutige Verbreitung europäischer Buchenwälder ist vorwiegend durch Sukzessionsvorgänge seit dem Boreal bis Atlantikum in Verbindung mit standortökologischen Gegebenheiten, am Ende auch durch anthropogene Wirkungen zu erklären. Eine zusammenfassende Darstellung der Vegetationsgeschichte gibt POTT (2000), der wir hier folgen. Während der letzten Vereisung gab es für *Fagus sylvatica* verschiedene **Refugien** in Südost- bis Südwest-Europa, vermutlich besonders im Bereich der Dinariden, des Apennin und Kantabriens. Klimatische Veränderungen in Richtung eines der Buche zuträglichen feucht-kühlen Klimas seit dem Atlantikum ermöglichten eine Ausbreitung im Süden und die Wanderung nach Norden, möglicherweise beschleunigt durch anthropogene Auflichtung der damals vorherrschenden Laubmischwälder seit der Jungsteinzeit. Die Einwanderung folgte einer östlichen Route von der Balkanhalbinsel über die Ostalpen, das Donautal und Böhmen bis in die nördlichen Tiefländer. Ein zweiter Wanderweg lässt sich von der Apenninhalbinsel sowie aus Kantabrien rekonstruieren; er führte über die Pyrenäen, das Französische Zentralmassiv und Nordwest-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Frankreich bis nach Wales und Süd-England, wo stärkere menschliche Aktivitäten der Expansion einen Endpunkt setzten. Beide Wege trafen sich am Alpen-Nordrand, von wo aus seit etwa 7000 B.P. die deutschen Mittelgebirge besiedelt wurden. Bis 6500 B.P. erreichte die Buche die nördlichen Lössgebiete, etwa 1800 B.P. die Küstenbereiche der Nordsee und die Baltische Jungmoräne entlang der Ostsee. Zur Vorherrschaft kam *Fagus sylvatica* aber erst seit dem 4./5. Jahrhundert, nachdem in der Völkerwanderungszeit große Nutzflächen wieder aufgegeben wurden.

Für Arten des Unterwuchses gelten vermutlich teilweise dieselben Wanderwege. Für sie gab es aber wesentlich mehr Refugien, und viele Arten dürften bereits vor der Buche eingewandert sein. So findet man heute mehr oder weniger deutliche floristische **Diversitätsgradienten** mit allgemeiner Artenabnahme von den Refugien im Süden bis zu den Grenzen des Buchenwaldes im nördlichen Mitteleuropa und im Nordwesten. Die nacheiszeitliche Floren- und Vegetationsgeschichte beeinflusst damit maßgeblich die aktuelle floristische Gliederung der Buchenwald-Gesellschaften (s. 6.3, 7).

6.2. Gesamtareal der Buchenwälder

Die Karte der natürlichen Verbreitung aller Buchenwälder Europas (Abb. 4) zeigt ein sehr weiträumiges Wuchsgebiet. Relativ scharf sind die **Arealgrenzen im Norden und Osten**, in Süd-Schweden (mit kleiner Exklave in Südost-Norwegen), dem nördlichen Polen, weiter südlich mit deutlichem Einschnitt bis nach Mitteldeutschland sowie im östlichen Vorland der Karpaten. Hier setzt ein Komplex kontinentaler Klimaeinflüsse dem Buchenwald eine abrupte Grenze (s. 4; MATUSZKIEWICS 1989); dieser wird vor allem in Tieflagen durch verschiedene Laubmischwälder mit teilweise denselben Arten im Unterwuchs ersetzt (s. auch DIEKMANN 2004, in diesem Band). Die ebenfalls scharfe Grenze in **Großbritannien** ist hingegen anthropogen erklärbar (s. 6.1). Für diese These sprechen Beobachtungen über weiter nördlich und in Irland vorkommende, gutwüchsige Buchenpflanzungen mit Naturverjüngung (s. DIERSCHKE 1985). Heute dominieren dort und auch bis nach Nord-Spanien in tieferen Lagen artenreiche Eschenmischwälder (s. auch LOIDI 2004, in diesem Band). Im **Westen** bildet die Meeresküste am Ende des Kontinents teilweise eine scharfe Grenze.

Innerhalb seines nördlichen Arealteiles hat der Buchenwald (potenziell) eine ziemlich geschlossene Verbreitung, sowohl in den Mittelgebirgen als auch im Tiefland, von der Bretagne im Westen bis Kaschubien und Ermland in Nordost-Polen, von Norddeutschland bis zum Alpenrand. Dieses Gebiet stellt heute das klimatisch-großräumige **Optimalgebiet der Buchenwälder** dar, auch wenn es aus florengeschichtlichen Gründen relativ artenarm ist. Frei von Buchenwäldern sind einmal stärker vernässte bis vermoorte Bereiche der Tiefländer sowie die Küstenmarschen, außerdem sommerwarm-trockene Tieflagen und Becken, wie z.B. größere Teile der Oberheinebene und des Böhmischen Beckens oder die zentralalpischen Täler. Betrachtet man nur die meso-eutraphenten Buchenwälder (Abb. 5), wird das Arealbild wesentlich lückiger, da es vor allem in Mitteleuropa große Bereiche mit basenarmen Gesteinen gibt, die nur artenärmere, bodensaure Buchenwälder oder Eichenwälder (s. HÄRDTLE 2004, in diesem Band) zulassen. Die äußeren Arealgrenzen werden aber auch dort sichtbar.

In **Süd-Europa** setzen längere sommerliche Trockenperioden der Buche eine Grenze. Nur in regenreichen Gebirgslagen, von Kantabrien über die Pyrenäen, Südalpen, Apennin, Dinariden, Rodopen bis zu den Karpaten hat sie größere, aber stark zersplitterte Wuchsgebiete mit Vorposten in Nord-Spanien, Korsika, Sizilien und bis nach Mittel-Griechenland (s. auch BERGMEIER et al. 2004, in diesem Band). Da hier die glazialen Refugien liegen (s. 6.1), sind diese eutraphenten Buchenwälder teilweise besonders artenreich und floristisch eigenständig.

In Abb. 4 ist auch eine Höhengliederung der Buchenwälder erkennbar. Im Norden geht *Fagus sylvatica* vielfach bis ans Meer und erreicht fast nirgends ihre potenzielle Höhengrenze. Nur im Harz wird sie bei 8–900 m NN von *Picea abies* abgelöst. Nach Süden steigt die **Höhengrenze** ständig an. Im Schwarzwald liegt sie bei 1400 m, in den nördlichen Kalkalpen schon bei etwa 1500–1700 m, ähnlich in den Karpaten. In Südeuropa erreicht die Grenze oft

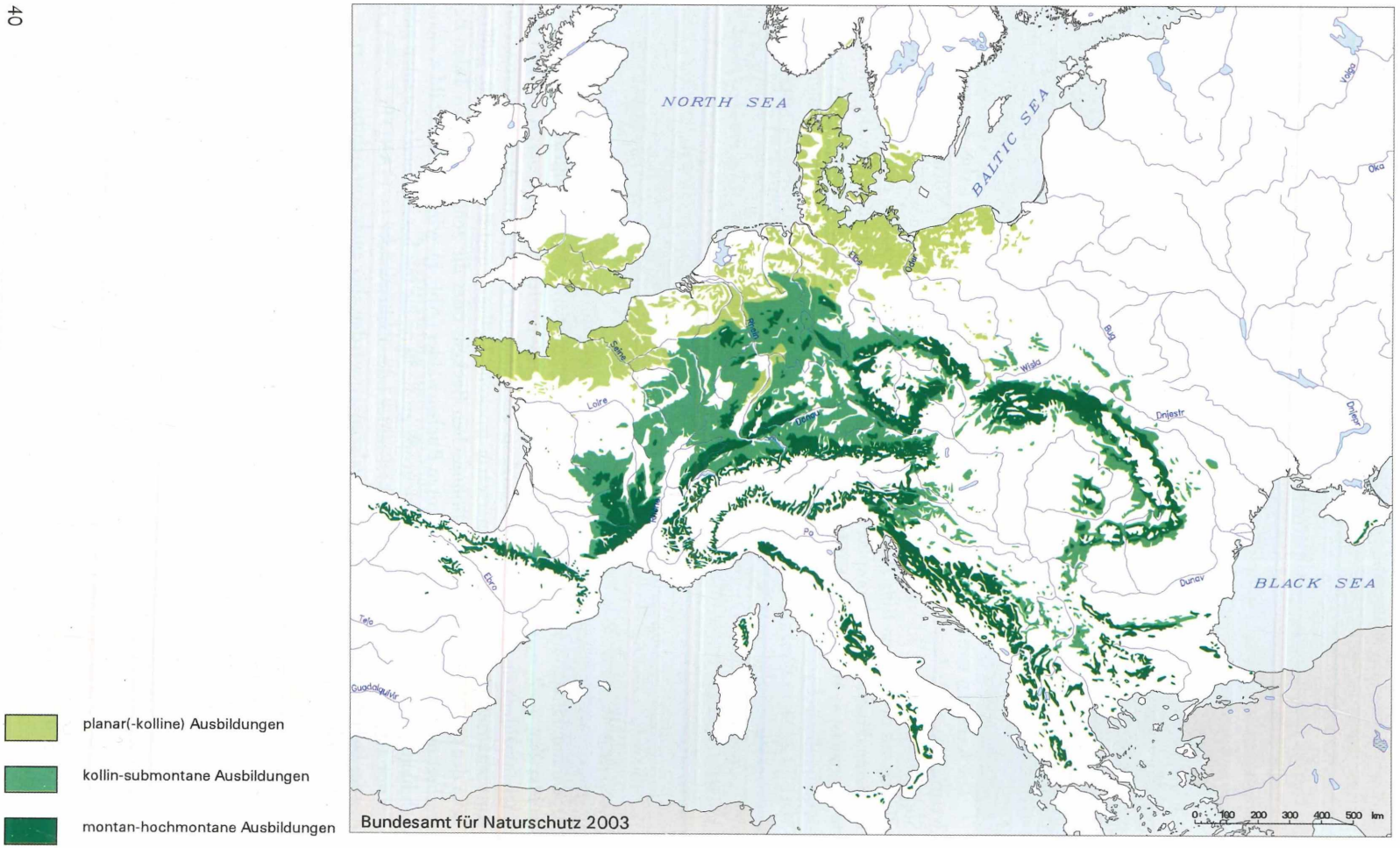


Abb. 4: Karte der Buchenwälder Europas mit Höhenstufen (aus BOHN et al. 2000/2003).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft, www.tuexenia.de, download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

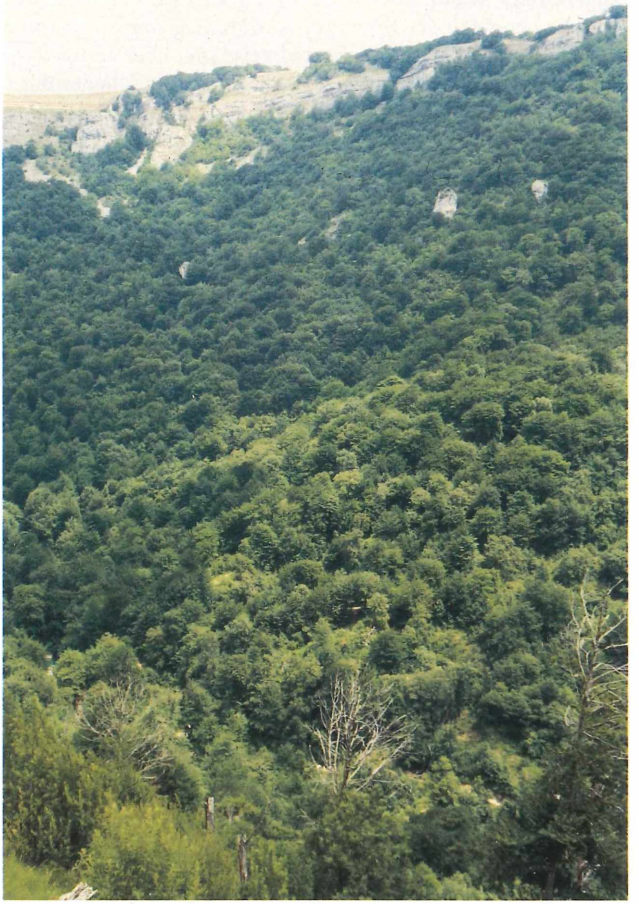


Bild 16:
Untergrenze des montanen Buchenwaldes am Südabfall des Kantabrischen Gebirges mit nach unten angrenzenden Flaumeichen-Mischwäldern.

1800–1900 m, teilweise bis auf über 2000 m ansteigend (z.B. Ätna bis 2300 m; POLI MARCHESE & PUZZOLO 1999). Häufig folgt oberhalb der Buchenwälder eine Nadelwaldstufe (s. ELLENBERG 1996, S. 122ff. für Mitteleuropa), vor allem bei relativ kontinentalem Klima. In humiden, wintermilden Hochlagen Südeuropas, auch schon im westlichen Mitteleuropa und in den Südalpen, kann die Buche dagegen mit Krummholz-artigen Beständen (s. Bild 5) die **obere Waldgrenze** bilden. Im Südwesten, Süden und Südosten gibt es eine **untere Trockengrenze**, oft etwa zwischen 600 und 850 m NN, wo der Buchenwald von submediterranen bis subkontinentalen sommergrünen Laubmischwäldern der *Quercetalia pubescenti-petraeae* (Bild 16) und immergrünen Laubwäldern der *Quercetea ilicis* abgelöst wird.

6.3. Geografische Differenzierung eutraphenter Buchenwälder

Heute bilden Buchenwälder die vorherrschende zonale Vegetation im ozeanisch beeinflussten Mittel- bis West-Europa, mit Ausläufern bis in die montan-hochmontane Stufe der Gebirge Süd- und Südost-Europas. Während in der Baumschicht überall *Fagus sylvatica* dominiert (Bild 2), gibt es in der Krautschicht stärkere floristische Differenzierungen von Gebiet zu Gebiet. Allgemein lässt sich eine Artenabnahme von den vermuteten Glazialrefugien Südeuropas (s. 6.1) nach Norden und Nordwesten erkennen. **Diversitätszentren** liegen vor

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

allem in den Ostkarpaten, Dinariden und Pyrenäen. Je nach Wanderfähigkeit haben sich die zugehörigen Waldpflanzen mehr oder weniger von dort wieder ausgebreitet.

Die bereits in der Einleitung erwähnte große Übersichtstabelle eutraphenter Buchenwälder Europas ergab zahlreiche, teilweise sich überlappende **Artengruppen mit gebietsweisen Schwerpunkten,** die sich für eine europaweite Gliederung anbieten. Einige Ergebnisse wurden bereits publiziert (DIERSCHKE 1997). Im Folgenden werden zunächst einige weiter verbreitete Gruppen (a–e) vorgestellt, die allerdings nur innerhalb der artenreichen Buchenwälder gewisse Verbreitungsschwerpunke aufweisen. Dies gilt besonders für Gruppe d mit vorwiegend atlantisch-subatlantisch verbreiteten Arten. Diese gelten zwar allgemein großenteils als Säurezeiger weiterer Verbreitung, mischen sich aber in ozeanischen Gebieten in Buchenwäldern stärker mit anspruchsvolleren Arten und können so als geografische Differenzialarten verwendet werden. Enger räumlich eingrenzbare Artengruppen mit stärkerer Relevanz für syntaxonomische Gliederungen werden erst in Kap. 7.2 genannt. Auf die dort angeführten Verbände wird jeweils in Klammern hingewiesen. Zur Auffüllung der Gruppen wurde weitere neuere Literatur gesichtet, ohne in jedem Fall genannt zu sein. Ähnliche Ergebnisse für Teilbereiche zeigt eine multivariate Analyse von 242 Gefäßpflanzenarten italienischer Buchenwälder (NIMIS & BOLOGNINI 1993).

a) Arten mit vorrangigem Vorkommen auf der Balkanhalbinsel, z.T. auch in den Karpaten und bis Italien (V 1–5)

Aremonia agrimonoides, Asperula taurina, Calamintha grandiflora, Doronicum orientale, Erythronium dens-canis, Euphorbia carniolica, Festuca drymeia, Gentiana asclepiadea, Helleborus odorus, Lathyrus laevigatus, L. venetus, Pulmonaria rubra, Ruscus hypoglossum, Scrophularia scopolii, Waldsteinia geoides.

b) Teilweise wie a), aber bis an den nördlichen Alpenrand, z.T. auch bis Süd-Frankreich verbreitet (V 1–5, 6)

Adenostyles alliariae, A. glabra, Aposeris foetida, Cardamine enneaphyllos, C. pentaphyllos, C. trifolia, Doronicum austriacum, Lonicera alpigena, L. nigra, Petasites albus, Rosa pendulina, Salvia glutinosa, Saxifraga rotundifolia, Symphytum tuberosum ssp. *angustifolium, Veronica urticifolia.*

c) Arten wie a), auch in den Pyrenäen, z.T bis Kantabrien und in den Nordwesten verbreitet (V 1–5, 9)

Asplenium scolopendrium, Daphne laureola, Galanthus nivalis, Isopyrum thalictroides, Polystichum aculeatum, Potentilla micrantha, Primula vulgaris, Rubus hirtus agg., *Ruscus aculeatus.*

d) Arten besonders im Nord- und Südwesten sowie im Süden (V 1, 3, 5, 8–9)

Blechnum spicant, Buxus sempervirens, Conopodium majus, Deschampsia flexuosa, Digitalis purpurea, Ilex aquifolium, Lonicera periclymenum, Pteridium aquilinum, Tamus communis.

e) Arten, die im Nordwesten bis Südwesten relativ selten vorkommen oder fehlen (V 1–7)

Actaea spicata, Asarum europaeum, Cardamine bulbifera, Maianthemum bifolium, Picea abies, Pulmonaria officinalis agg., *Ranunculus lanuginosus, Senecio ovatus.*

Neben diesen horizontal in ihrer Verbreitung eingeschränkten Arten gibt es solche verschiedener **Höhenstufen,** teilweise wieder gebietsbezogen (s.o.):

f) Arten mit planarem bis submontanem Verbreitungsschwerpunkt (z.T. übergreifende Arten aus *Carpinion betuli, Ostryo-Carpinion orientalis, Quercetalia pubescenti-petraeae*), z.B.

Acer campestre, Carpinus betulus, C. orientalis, Castanea sativa, Clematis vitalba, Cornus sanguinea, Euonymus europaea, Fraxinus ornus, Hedera helix, Prunus avium, Quercus div. spec., *Rosa arvensis, Tilia cordata, Viburnum opulus;*
Bromus benekenii, Campanula trachelium, Carex digitata, C. pilosa, C. umbrosa, Dactylis polygama, Daphne laureola, Galium sylvaticum, Melica nutans, Neottia nidus-avis, Polygonatum multiflorum, Potentilla sterilis, Stellaria holostea, Vicia sepium.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

g) Arten mit montan-hochmontanem bzw. oromediterranem Schwerpunkt, z.B.

Abies alba; Adenostyles alliariae, A. glabra, Astrantia major, Athyrium distentifolium, Cardamine bulbifera, Cicerbita alpina, Geranium sylvaticum, Luzula sylvatica, Lysimachia nemorum, Petasites albus, Phegopteris connectilis, Polygonatum verticillatum, Polystichum lonchitis, Prenanthes purpurea, Ranunculus aconitifolius, R. platanifolius, Rumex alpestris, Saxifraga rotundifolia, Senecio hercynicus, Stellaria nemorum, Streptopus amplexifolius, Veratrum album, Viola biflora.

7. Syntaxonomische Klassifikation

Die vorhergehenden Kapitel zeigen einmal die relativ große Einheitlichkeit in der Baumschicht aller eutraphenten Buchenwälder Europas, aber auch die großräumige bis standörtliche Differenzierung der Krautschicht. Viele Arten besitzen einen guten Zeigerwert für spezifische Wuchsbedingungen, teilweise verbunden mit florengeschichtlichem Hintergrund.

Da Buchenwälder in großen Teilen Europas eine wichtige Rolle spielen, gibt es bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts syntaxonomische Gliederungsversuche. Vor allem auf Assoziationsebene herrscht allerdings eher (noch) ein Chaos an beschriebenen Einheiten als eine brauchbare Übersicht. Für ganz Europa erscheint ohnehin (wie auch bei anderen Vegetationstypen) die Verbandsebene (V), eventuell mit Aufteilung in Unterverbände (UV), eine geeignetere Grundlage. Auch hier wird eine Übersicht allerdings nicht einfach, da die floristische Eigenständigkeit nach ökologischen und/oder regionalen Kriterien teilweise gering ist, andererseits aber doch eine große Vielfalt an Vegetationseinheiten erkennbar ist. So enthält die Europakarte (BOHN et al. 2000/2003) für meso-eutraphente Buchenwälder 57 Einheiten. Voller syntaxonomischer Konsens besteht allerdings nicht einmal auf Ordnungs- und Klassenebene.

7.1. Geschichte der Syntaxonomie der Buchenwälder

7.1.1. Beginn syntaxonomischer Darstellungen

Erste syntaxonomisch relevante Beschreibungen europäischer Buchenwälder stammen bereits aus den Anfängen des Braun-Blanquet-Systems zu Beginn des 20. Jahrhunderts (s. auch DIERSCHKE 1997, 2000). Ein umfassendes *Fagion* als Verband aller Buchenwälder Europas geht nomenklatorisch auf LUQUET (1926) zurück, basierend auf einer *Ass. à Fagus sylvatica* aus den Mont-Dores in Südfrankreich, mit den AC *Scilla lilio-hyacinthus*, *Anemone ranunculoides*, *Milium effusum*, *Pulmonaria affinis*. Als mögliche VC sind neben *Fagus sylvatica* u.a. genannt: *Adoxa moschatellina, Arum maculatum*, *Galium odoratum*, *Melica uniflora*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Veronica montana*. Bis heute wird deshalb der Name *Fagion sylvaticae* Luquet 1926 in vielen Arbeiten verwendet. TÜXEN & DIEMONT (1936) trennen die echten Buchenwälder als *Eufagion* von verwandten Laubmischwäldern (*Fraxino-Carpinion*) ab und geben dem Verband erstmals eine klarere Umgrenzung.

7.1.2. Weitere Entwicklung in Mitteleuropa

Bis etwa 1960 beziehen sich viele syntaxonomische Diskussionen über Buchenwälder vorwiegend auf Mitteleuropa. In einem vervielfältigten Manuskript gibt KNAPP (1942) erstmals eine weiträumige Übersicht der eurosibirischen Wälder, mit dem *Asperulo-Fagion* (*Asperula odorata* = *Galium odoratum*) für artenreiche Buchenwälder. In seiner syntaxonomischen Übersicht für Nordwest-Deutschland unterscheidet TÜXEN (1955) drei Verbände (vermutlich eher als UV gedacht): *Luzulo-Fagion*, *Asperulo-Fagion* (= *Eu-Fagion*) und neu für warm-trockene Kalkhänge das *Cephalanthero-Fagion*. Diese Syntaxa werden später oft als UV des *Fagion sylvaticae* aufgefasst (z.B. OBERDORFER 1957, 1987, 1992, TÜXEN 1960, LOHMEYER et al. 1962, DIERSCHKE 1989a, MATUSZKIEWICZ 1989, 1997, POTT 1995, ELLENBERG 1996, EWALD 1997, MORAVEC 1997, WILLNER 2002). Weitere UV

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

des *Fagion* sind das *Acerenion pseudoplatani* Oberd. 1957 für montane Bergahorn-Buchenwälder (nach MÜLLER 1995 nicht notwendig) und das *Galio-Abietenion* Oberd. 1962 für montane Fichten- und Tannen-reiche Buchenwälder. Für Kalkbuchenwälder frischer Standorte schlägt MÜLLER (1966) ein eigenes *Daphno-Fagenion* vor, das aber später bei OBERDORFER et al. (1967) als nicht notwendig erachtet wird (s. dagegen MUCINA et al. 1993). Die klarste mit Vegetationstabellen unterlegte Übersicht mitteleuropäischer Buchenwälder findet sich bei OBERDORFER (1992) für Süd-Deutschland (für Nord-Deutschland s. DIERSCHKE 1989a).

7.1.3. Ausweitung auf ganz Europa

Seit den 1960er Jahren weitet sich der Blick stärker auf Buchenwälder ganz Europas. Schon bei OBERDORFER (1957) wird eine arealgeografische Gliederung angedeutet, mit dem mitteleuropäischen *Eu-Fagion*, dem *Scillo-Fagion* (prov.) im Südwesten und dem *Fagion illyricum* im Südosten (bereits 1938 von HORVAT beschrieben). Bald folgen in rasch zunehmender Folge umfangreiche Arbeiten aus verschiedenen Gebieten. BRAUN-BLANQUET (1967) beschreibt endgültig das *Scillo-Fagion* für die **Pyrenäen und Kantabrien** (mit *Scilla lilio-hyacinthus*). Ähnlich wie in Mitteleuropa gibt es dort später 2 UV: *Scillo-Fagenion* und *Epipactido-Fagenion* für mittlere bzw. warm-trockene Wuchsbereiche (s. RIVAS-MARTINEZ et al. 1984). Nach der Originalbeschreibung von LUQUET (1926) gehört hierzu auch sein *Fagion*. Deshalb wird letzterer Name von RIVAS-MARTINEZ et al. (1998) folgerichtig nur für die Buchenwälder Südwest-Europas verwendet, was allerdings nomenklatorische Konfusion erzeugt (für Mitteleuropa verwenden die Autoren nomenklatorisch konsequent aber inhaltlich unsinnig den nächstjüngeren Namen: *Luzulo-Fagion*!). **Es wird deshalb von uns vorgeschlagen, den Namen *Fagion sylvaticae* Luquet 1926 als *nomen ambiguum* (ICPN Art. 36) zu verwerfen.**

Das *Scillo-Fagion* stellt hinsichtlich des Artenreichtums ein Diversitätszentrum europäischer Buchenwälder dar, entsprechend seiner Nähe zu eiszeitlichen Refugien (s. 6). Nach Nordwesten bis Nordosten werden die Buchenwälder artenärmer. Insbesondere die Wälder im südlichen Großbritannien sind floristisch lediglich negativ abgrenzbar. Einige atlantisch verbreitete Arten erlauben jedoch eine floristisch nur schwach begründete Zusammenfassung mit den Buchenwäldern Nordwest-Frankreichs zu einem regionalen Verband oder Unterverband, von DIERSCHKE (1989c, 1990) als *Endymio-Fagenion* vorgeschlagen.

Ein zweites Diversitätszentrum liegt im **Südosten** – mit dem Kerngebiet in Slovenien/Kroatien und Ausstrahlungen bis nach Italien – in den Illyrischen Buchenwäldern, mit allgemeiner Abnahme der Artenzahl nach Norden und Süden. Es gibt auch dort verschiedene Ansätze für regionale Syntaxa mittlerer Systemebenen (V, UV). Aus dem *Fagion illyricum* (HORVAT 1938) entwickelt BORHIDI (1963, 1965) nomenklatorisch korrekter und inhaltlich gefestigt das *Lonicero-Fagion* (allerdings ohne Angabe einer *Lonicera*-Art). Auch er unterscheidet verschiedene UV für Wälder frischer und warm-trockener Standorte (s. auch BORHIDI 2003). BORHIDI (1963) weist darauf hin, dass eine solche regionale Zusammenfassung den auf floren- und vegetationsgeschichtlichen Vorgängen beruhenden Artenkombinationen mit jeweils andersartigen Konkurrenzverhältnissen am besten gerecht wird.

Zur gleichen Zeit schlägt SOÓ (1964) eine Gesamtgliederung der Buchenwälder Europas in 6 Regionalverbände vor: *Fagion medioeuropaeum*, *Scillo-Fagion* (SW), *Fagion austro-italicum* (Süd-Italien), *Fagion illyricum* (SO), *Fagion dacicum* (Karpaten) und *Fagion orientalis*, letzteres mit einer eigenen Buchensippe (*Fagus sylvatica* ssp. *orientalis*) ganz im Südosten. Diesen Vorschlägen folgen teilweise HORVAT et al. (1974), die eindeutig für eine vorrangig regionale Gliederung plädieren. Hingewiesen wird besonders auf das florengeschichtlich bedingte Diversitätszentrum; nach BORHIDI (1966) gibt es im *Fagion illyricum* insgesamt etwa 700 Gefäßpflanzenarten, in mitteleuropäischen Buchenwäldern nur etwa 450. Auch die taxonomische Diversität mancher Gattungen (z.B. *Anemone*, *Cardamine*, *Helleborus*) weist auf ein Entfaltungszentrum in Südost-Europa hin.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Eine Klärung, ob ein weit gefasstes *Fagion* oder eine Gliederung in regionale Verbände floristisch besser begründbar ist, versuchen TÖRÖK et al. (1989) durch multivariate Datenvergleiche von Vegetationsaufnahmen. Ein Dendrogramm mit soziologischen Artengruppen spricht für den zweiten Ansatz mit deutlicher Eigenstellung des *Fagion illyricum* mit etwa 30 Kenn- und Trennarten gegenüber anderen Gebieten. Der Verbandsname wird in *Aremonio-Fagion* korrigiert (s. ebenfalls ZUKRIGL 1989). Auch BERGMEIER (1990) errechnet für nordgriechische Buchenwälder (s.u.) eine untereinander größere floristische Ähnlichkeit als zwischen standörtlich verwandten Buchenwäldern von Südost- bis Mitteleuropa.

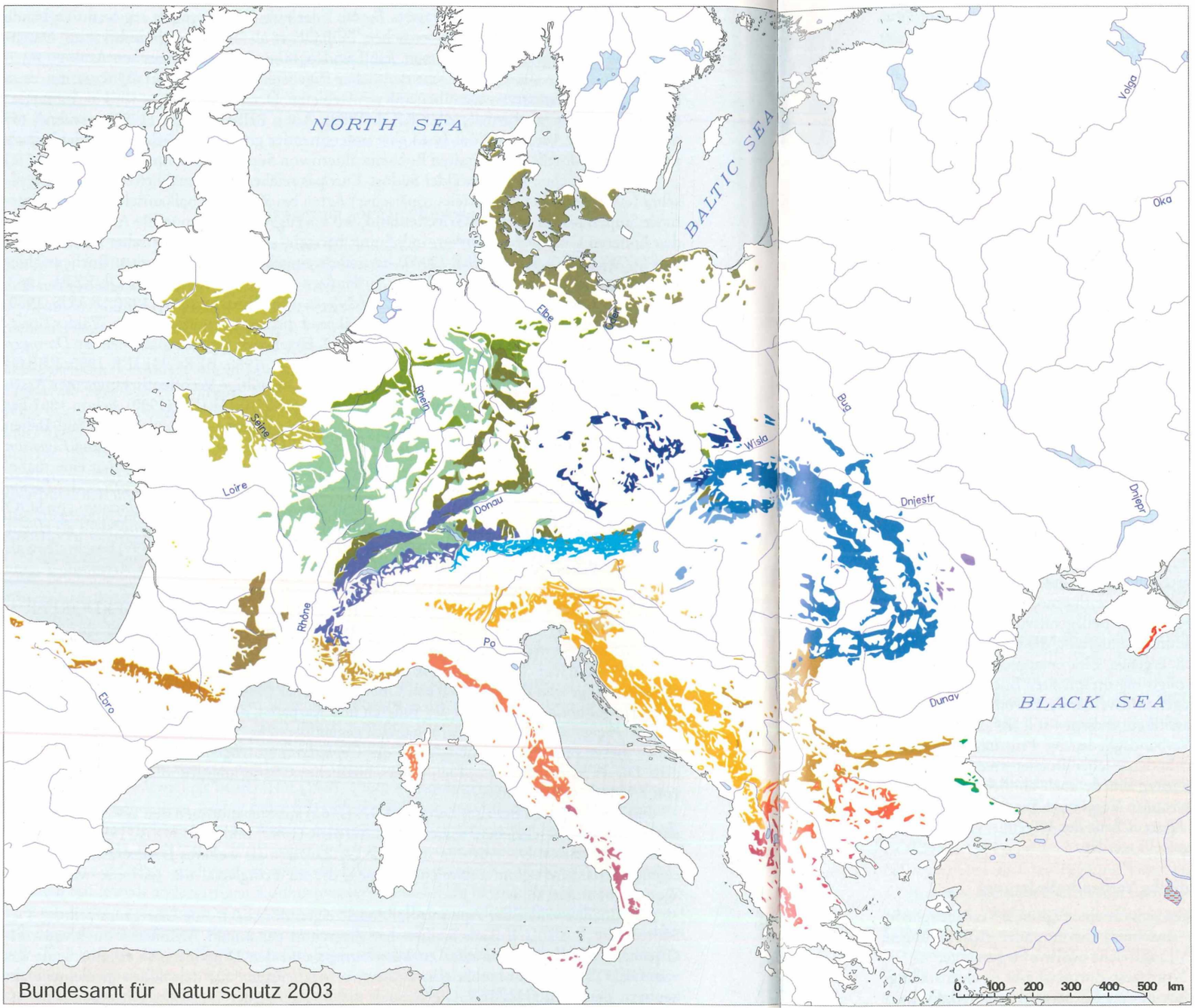
Die artenreichen Buchenwälder Südost-Europas reichen mit allmählicher Abnahme typischer (eurosibirischer bis mitteleuropäischer) Arten bei Zunahme balkanischer und mediterraner Sippen bis ins mittlere **Griechenland**, wo vorzugsweise thermophile Ausprägungen in den höheren Gebirgen zu finden sind. Somit herrscht ein starker floristischer Gradient, auf den DZWONKO & LOSTER (2000) besonders eingehen. Die griechischen Buchenwälder wurden erst spät und vorwiegend von Ausländern untersucht (besonders QUÉZEL 1967, BARBERO & QUÉZEL 1977, GAMISANS & HEBRARD 1979, 1980, RAUS 1980, BERGMEIER 1990, SCHREIBER 1998). Während die nordwestgriechischen Wälder floristische Verbindungen zu Süd-Italien zeigen (s.u.), lassen sich die nordöstlichen als *Doronico orientalis-Fagion moesiacae* (oder als UV; s. RAUS 1977, 1980, BERGMEIER 1990, BERGMEIER & DIMOPOULOS 1999) abgrenzen. Die erste gültige Veröffentlichung einer Assoziation und damit auch des UV erfolgte aber erst bei BERGMEIER (1990). Schon 1967 hat QUÉZEL die floristische Verwandtschaft zwischen Nordwest-Griechenland und Süd-Italien herausgestellt. Er schlägt ein *Fagion meridionale* mit 2 UV: *Fagenion hellenicum* und *Fagenion austro-italicum* vor. BERGMEIER et al. (2004, in diesem Band) unterscheiden eine mazedonisch-rodopische und eine hellenische Buchenwaldregion. Schon vorher gab es das *Fagion moesiacae* für die kontinentaleren Bereiche des Balkans (s. auch das *Fagion dacicum* von SOÓ 1964), z.B. bei HORVAT et al. (1974); der taxonomische Status von *Fagus moesiaca* als eigene Art ist allerdings fraglich (s. BERGMEIER 1990). DZWONKO et al. (1999) beschreiben als Teil dieses Verbandes neu das *Doronico columnae-Fagenion* innerhalb des *Aremonio-Fagion* für Süd-Serbien und Mazedonien (+ Albanien, West-Bulgarien).

Mit einer Arbeit über südmitteleuropäische Buchenwälder dehnen OBERDORFER & MÜLLER (1984) die regionalen Gliederungsansätze weiter aus. Sie schlagen eine Abtrennung der **präalpinen artenreichen Buchenwälder** am Nordrand der Alpen von den weiter nördlichen und ihre Vereinigung mit denjenigen Illyriens und Nord-Italiens im UV *Lonicero alpigenae- Fagenion* Borhidi 1963 em. Oberd. et Müller 1984 vor. Neu genannt wird auch das *Dentario glandulosae-Fagenion* der Sudeten und Karpaten, denen das relativ artenarme *Galio odorati-Fagenion* des übrigen Mitteleuropa gegenübersteht. Nicht gerade konsequent gibt es neben diesen regional orientierten UV das *Cephalanthero-Fagenion* warm-trockener Standorte. Dieser formale Widerspruch unterschiedlicher Gliederungsgrundlagen wird besonders von EWALD (1997) kritisiert.

Für die **Karpaten** hat aber bereits VIDA (1963) aus Siebenbürgen den UV *Symphyto cordatae-Fagenion* beschrieben, später von TÄUBER (1982) und COLDEA (1991) als eigener Verband aufgefasst. Die Autoren sehen die Ostkarpaten als weiteres Diversitätszentrum mit eigenem Glazialrefugium zahlreicher Sippen, die im Postglazial nur teilweise weiter nach Westen gewandert sind.

Die Buchenwälder der **Apenninhalbinsel** zeigen floristisch eine Übergangsstellung. Der Südteil mit Ausläufern nach Sizilien hat die schon genannten Affinitäten zu Nordwest-Griechenland, der Norden eher zu Mitteleuropa und den Dinariden. So scheint heute das von GENTILE (1969) beschriebene *Geranio striati-Fagion* für den Süden großenteils akzeptiert, dem BERGMEIER (1990) auch die Buchenwälder Nordwest-Griechenlands anschließen möchte. Für den nördlichen Teil Italiens gibt es unterschiedliche syntaxonomische Vorstellungen, von einer Angliederung an mitteleuropäische V/UV (z.B. UBALDI 1981, PAGLIA 1995) bis zu eigenen höheren Syntaxa (z.B. *Geranio nodosi- Fagion* bei GENTILE 1974, als UV bei UBALDI & SPERANZA 1985; *Cardamino kitaibelii-Fagenion* des *Aremonio-Fagion* bei BIONDI et al. 2002).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Planare Ausbildungen
- Südbritisch, pikardisch
- Subatlantisch-mitteleuropäisch
- Südskandinavisch-nordostmitteleuropäisch

Kolline bis hochmontane Ausbildungen
- Atlantisch
- Subatlantisch(-mitteleuropäisch)
- Mitteleuropäisch
- Südwestmitteleuropäisch, westalpisch-jurassisch
- Nordalpisch
- Herzynisch
- Nordpannonisch-vorkarpatisch
- Vorkarpatisch, karpatisch
- Moldauisch
- Kantabrisch, pyrenäisch
- Causses, Zentralmassiv
- Provenzalisch-ligurisch
- Korsisch, nord- und mittelapenninisch
- Süditalisch-sizilianisch
- Südostalpisch-illyrisch-westpannonisch
- Illyrisch-dinarisch, dalmatisch
- Mösisch
- Mazedonisch-rhodopisch
- Pindisch, pelagonisch
- Krimisch
- Westeuxinisch

Abb. 5: Verbreitung und geografische Gliederung eutraphenter Buchenwälder in Europa (aus BOHN et al. 2000/2003).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Nur am Rande sei hier noch kurz auf die **bodensauren Buchenwälder** eingegangen, die ebenfalls im gesamten Buchenareal weit verbreitet sind, sich auf Grund ihrer allgemeinen Artenarmut aber schwerer gliedern lassen. In einer Fußnote bei TÜXEN (1954) wird erstmals von LOHMEYER und TÜXEN ein eigener V *Luzulo-Fagion* vorgeschlagen, später (zuletzt bei WILLNER 2002) oft als UV eines breiten *Fagion sylvaticae* aufgefasst. Enge floristisch-ökologische und teilweise auch dynamische Verwandtschaft zu bodensauren Eichenwäldern haben neuerdings verschiedene Autoren veranlasst, das *Luzulo-Fagion* neben dem *Quercion roboris* in die *Quercetalia roboris* zu stellen (z.B. MÜLLER 1991, MUCINA et al. 1993, HÄRDTLE et al. 1997, EWALD 1997, STORTELDER et al. 1999, DIERSCHKE 2000, PREISING et al. 2003). Sowohl für diesen Anschluss als auch für den an die *Fagetalia sylvaticae* gibt es diskutable Argumente (s. auch WILLNER 2002). Wahrscheinlich lassen sich auch hier mehrere regionale Verbände unterscheiden (vgl. BOHN et al. 2003, S. 319 und Karte 11).

Wenn sich auch allmählich deutlicher abgrenzbare Syntaxa europäischer Buchenwälder herauskristallisieren, bleibt doch ein Ausspruch von TÜXEN (1960, S. 48) immer noch gültig: „Trotz aller bis jetzt geleisteten Arbeit sind wir noch weit von einer klaren, allgemein anerkennbaren Abgrenzung der verschiedenen Buchenwald-Assoziationen Europas entfernt." Dies gilt abgemildert auch für höherrangige Syntaxa (V, UV) und wird wohl immer ein gewisser Diskussionsbereich bleiben.

7.2. Aktuelle Situation

Bis heute haben die beiden syntaxonomischen Ansätze eines umfassenden *Fagion sylvaticae* mit einer floristisch-standörtlichen Untergliederung (basenarm – basenreich, frisch – trocken) bzw. einer stärker arealgeografisch orientierten Aufteilung in mehrere Verbände oder Unterverbände nebeneinander Bestand. Für beide Richtungen gibt es gute Argumente. Im Bereich der relativ artenarmen Buchenwälder Mitteleuropas herrscht die erstere Richtung vor (zuletzt WILLNER 2002), da hier standörtliche Unterschiede stärker ins Gewicht fallen. Dies ändert sich, wenn man die Diversitätszentren der Buchenwälder oder das Gesamtareal von *Fagus sylvatica* berücksichtigt. Im Erläuterungsband zur Vegetationskarte Europas (BOHN et al. 2003) werden beide Ansätze vereinigt. In der Hauptkarte sind als Übergruppen einmal die artenarm-oligo-mesotraphenten, zum anderen die artenreich-meso-eutraphenten Buchenwälder abgetrennt und jeweils in Höhenformen untergliedert; die thermophilen Ausprägungen haben eine eigene Signatur. In einer hier wiedergegebenen Beilagenkarte (Abb. 5) sind die eutraphenten Buchenwälder in geografische Ausbildungen unterteilt, die teilweise regionalen Verbänden entsprechen und eine sehr klare Übersicht ergeben. Eine entsprechende Untergliederung gibt es bei BOHN et al. (2003) auch für die oligo-mesotraphenten Buchenwälder.

In einer syntaxonomischen Übersicht aller Vegetationsverbände Europas, die auch als Grundlage für eine naturschutzrelevante Biotopklassifikation dienen soll (RODWELL et al. 2002), wird ganz klar einer arealgeografischen Verbandsgliederung Priorität eingeräumt, allerdings inkonsequent neben Regionalverbänden bodenfrischer Buchenwälder mit einem einheitlichen *Cephalanthero-Fagion*. Erstere Gliederung wurde auch ähnlich erstmals von DIERSCHKE (1997) auf einem Symposium des European Vegetation Survey (EVS) in Rom vorgetragen und allgemein positiv aufgenommen. Hierauf baut der folgende Vorschlag auf, dem einige Argumente für diese Gliederung vorangestellt werden.

7.3. Vorschläge für eine arealgeografische Verbandsgliederung

Nimmt man pragmatische Aspekte hinzu, ergeben sich für eine regionale Verbandsgliederung artenreicher Buchenwälder (mit jeweiligem Anschluss thermophiler Ausprägungen, eventuell auch verwandter Laubmischwälder als UV) zahlreiche positive Argumente:

– In vielen Gebieten (mit Ausnahme Mittel- und Nordwest-Europas) gibt es eigenständige Gruppen von Kenn- und Trennarten, die zumindest in den Kernarealen eine relativ klare Charakterisierung und Differenzierung erlauben.

– Solche Artengruppen spiegeln nicht nur heutige Unterschiede im Großklima wider, sondern sie sind auch oft das Ergebnis langzeitiger Artenwanderungen aus ihren eiszeitlichen Refugien im Südosten, Süden und Südwesten Europas (s. 6) und stellen somit eine umfassende Grundlage für eine arealgeografische Gliederung dar.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– Vergleiche der floristischen Ähnlichkeit zeigen für die Diversitätszentren artenreicher Buchenwälder ein Übergewicht regionaler floristischer Verwandtschaft gegenüber standörtlichen Einheiten mit großräumiger Verbreitung (s. 7.1.3).
– Nach dem Prinzip regional eigenständiger Charakterarten innerhalb von Verbandsarealen (BERGMEIER et al. 1990, DIERSCHKE 1992) wird eine konsequentere, besser überschaubare Gliederung in Regional-Assoziationen möglich, bzw. entsprechende Gepflogenheiten erhalten eine solidere Basis. Dies gilt insbesondere für die Buchenwälder Mitteleuropas.
– Ein zunächst auf den unteren Ebenen floristisch-standörtlichen Gradienten folgendes System innerhalb geografisch-florengeschichtlich begründeter Verbände ist auch für den Praktiker (Naturschutz, Forstwirtschaft u.a.) leichter nachvollziehbar und anwendbar.
– Pflanzensoziologisch begründbare regionale Vegetationseinheiten bieten eine gute Grundlage für eine europaweite Biotop-Klassifikation, die für überregionale Aufgaben des Naturschutzes (z.B. im Rahmen der FFH-Richtlinie und NATURA 2000) unerlässlich ist.

Nach diesen Vorgaben wird hier der Vorschlag von DIERSCHKE (1997) in erweiterter Form aufgegriffen. Demnach lassen sich für artenreiche Buchenwälder frischer Standorte mindestens 9 regionale Verbände nennen. Einige sind sehr gut durch Kenn- und Trennarten (VC/D) abgrenzbar. Das Artengefälle von den floristischen Diversitätszentren weg bringt es mit sich, dass vor allem die im nördlichen Mittel- bis West-Europa wachsenden Wälder teilweise nur nach dem Prinzip gestufter Artenabnahme, also vorwiegend durch das Fehlen bestimmter Artengruppen abtrennbar sind, wie es gut von den illyrischen über die präalpinen zu den mitteleuropäischen Buchenwäldern (*Aremonio-*, *Lonicero alpigenae-*, *Galio odorati-Fagion*) zu erkennen ist.

Die folgende Aufstellung gibt, soweit vorhanden, die VC/D wieder, wie sie sich aus der in Kap. 1 genannten Übersichtstabelle ergeben, ergänzt anhand weiterer jeweils genannter Literatur. Die hinzu kommenden weiter verbreiteten Artengruppen wurden schon unter 6.3 aufgeführt; ihre Buchstaben a–e stehen jeweils am Ende. DIERSCHKE (1997) hat bereits teilweise nomenklatorische Typen (NT) (Lectotypen gemäß ICPN; WEBER et al. 2001) für Verbandsnamen genannt. Sie werden hier wiederholt oder neu hinzugefügt. Wichtige Assoziationen finden sich bei BOHN et al. (2003, S. 319ff.).

1) *Aremonio-Fagion* (Borhidi 1963) Borhidi in Török et al. 1989

Sehr artenreiche „Illyrische Buchenwälder" der Dinariden von Slowenien bis Albanien, mit Ausläufern in den Südost-Alpen.

NT: *Lamio orvalae-Fagetum* Borhidi 1963

Anemone trifolia, Cardamine kitaibelii, C. waldsteinii, Cyclamen purpurascens, Epimedium alpinum, Hacquetia epipactis, Helleborus dumetorum ssp. *atrorubens, H. niger, Homogyne sylvestris, Knautia drymeia, Lamiastrum galeobdolon* ssp. *flavidum, Lamium orvala, Omphalodes verna, Scopolia carniolica, Vicia oroboides* (+ Elemente der Artengruppen a, b, c, d, e).

2) *Symphyto cordatae-Fagion* (Vida 1963) Täuber 1982

Artenreiche Buchenwälder der Karpaten mit Ausläufern bis zu den Sudeten (bes. nach COLDEA 1991).

NT: *Symphyto cordatae-Fagetum* Vida 1963

Aconitum lycoctonum ssp. *moldavicum, Cardamine glanduligera, Cirsium waldsteinii, Crocus heuffelianus, Galium kitaibelianum, Helleborus purpurascens, Hepatica transsilvanica, Hieracium rotundatum, Lathyrus hallersteinii, L. transsylvanicus, Leucanthemum waldsteinii, Moehringia pendula, Primula elatior* ssp. *leucophylla. Pulmonaria filarszkyana, Symphytum cordatum* (+ Elemente der Artengruppen a, b, c, e).

3) *Doronico columnae-Fagion moesiacae* (Dzwonko et al. 1999) Dierschke stat. nov.

Zentralbalkanische Buchenwälder von Süd-Serbien und Mazedonien bis nach West-Bulgarien (ehemals „*Fagion moesiacae*").

NT: *Doronico columnae-Fagetum moesiacae* Dzwonko et al. 1999

Crepis geracioides, Doronicum columnae, Geranium macrorrhizum, Symphytum ottomanum (+ Elemente der Artengruppen a, b, c, d, e).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Bild 17: Einige Buchenwald-Pflanzen mit unterschiedlichem Gesellschaftsanschluss.
Oben: *Helleborus niger* (V1), *Crepis lapsanoides* (V 9), *Hyacinthoides non-scripta* (V 8);
Unten: *Cardamine enneaphyllos* (Gruppe b), *Salvia glutinosa* (Gruppe b), *Isopyrum thalictroides* (Gruppe c).

4) *Doronico orientalis-Fagion moesiacae* (Raus ex Bergmeier 1990) Dierschke 1997

Gegenüber 1 artenärmere, vorwiegend thermophile Buchenwälder Nordost- bis Mittel-Griechenlands (bes. nach BERGMEIER & DIMOPOULOS 1999, 2001).

NT: *Lathyro alpestris-Fagetum* Bergmeier 1990

Abies borisii-regis, Campanula spatulata ssp. *spruneriana, Cardamine impatiens* ssp. *pectinata, Epipactis gracilis, Euphorbia heldreichii, Helleborus cyclophyllus, Hieracium bracteolatum, H. pojoritense, Lathyrus alpestris, L. laxiflorus, Physospermum cornubiense, Silene multicaulis, Trifolium pignantii* (+ Elemente der Artengruppen a, b, c, e).

5) *Geranio striati-Fagion* Gentile 1969

Artenreiche bis -ärmere Buchenwälder Mittel- und Süd-Italiens bis Sizilien, mit Ausläufern nach Nordwest-Griechenland (nach GENTILE 1963, NIMIS & BOLOGNINI 1993, PAGLIA 1995, BERGMEIER & DIMOPOULOS 1999, 2001, BIONDI et al. 2002).

NT: *Asyneumo-Fagetum* Gentile 1969

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Allium pendulinum, Anemone apennina, Campanula trichocalycina, Cardamine chelidonia, Conopodium capillifolium, Cyclamen hederifolium, C. repandum, Digitalis lutea ssp. *australis (= micrantha), Geranium reflexum, G. versicolor (= striatum), Helleborus bocconei, Hieracium grovesianum, Lamium flexuosum, L. garganicum, Luzula sicula, Melittis melissophyllum* ssp. *albida, Ranunculus brutius* (+ Elemente der Artengruppen a, b, c, d, e).

6) *Lonicero alpigenae-Fagion* (Oberd. et Müller 1984) Dierschke 1997

Relativ artenreiche mitteleuropäische Buchenwälder am Alpen-Nord- und -Ostrand, z.T. bis Nord-Italien.

NT: *Lonicero alpigenae-Fagetum* Oberd. et Müller 1984

Elemente der Artengruppen b, e.

7) *Galio odorati (= Asperulo)-Fagion* Tx. 1955 nom. mut. propos.

Floristisch wenig eigenständige Buchenwälder Mitteleuropas, von den Mittelgebirgen bis in die nördlichen Tiefländer und nach Süd-Skandinavien.

NT: *Hordelymo-Fagetum* Kuhn 1937

Elemente der Artengruppe e.

8) *Endymio-Fagion* Dierschke (1987) 1997

Artenärmere, nur schwach abtrennbare atlantische Buchenwälder Nordwest-Frankreichs bis Großbritanniens.

NT: *Endymio-Fagetum* Durin et al. 1967

Hyacinthoides (= *Endymion*) *non-scripta* (+ Elemente der Artengruppe d).

9) *Scillo-Fagion* Br.-Bl. 1967

Artenreiche Buchenwälder der Pyrenäen mit Ausläufern im Kantabrischen Gebirge und Französischen Zentralmassiv.

NT: *Scillo-Fagetum* Br.-Bl.1952 nom. inv.

Crepis lapsanoides, Euphorbia hyberna, Helleborus viridis ssp. *occidentalis, Laserpitium nestleri, Lathyrus luteus, Meconopsis cambrica, Pulmonaria affinis, Saxifraga hirsuta, S. umbrosa, Scilla liliohyacinthus, Scrophularia alpestris* (+ Elemente der Artengruppen c, d).

Die hier angegebenen Artengruppen mit geografischen Verbreitungsschwerpunkten in Bezug auf eutraphente Buchenwälder sind sicher unvollständig und enthalten andererseits auch Arten mit geringer Stetigkeit. So muss die Gliederung in Verbände auch mehr als Vorschlag denn als eine endgültige Lösung angesehen werden.

8. Produktivität und wirtschaftlicher Wert

Buchenwälder mittlerer Standorte zeigen allgemein sehr gute Wuchsleistungen bis ins hohe Alter, mit Ausnahme von waldgrenznahen Hochlagen. Sie gehören von jeher zu den wichtigsten forstlichen Holzlieferanten für verschiedenste Nutzungen, wenn auch vielfach Nadelholz (bes. Fichte) bevorzugt wird. Besonders gefragt ist das Holz der eingestreuten Edellaubbäume (Esche, Ahorne, Bergulme), die teilweise einen ökonomisch höheren Wert haben als der ganze Buchenbestand. So wird in eutraphenten Buchenwäldern von forstlicher Seite oft angestrebt, ihren Anteil gegenüber der konkurrierenden Buche (s. 5) zu erhöhen.

Schon seit ihrer Entstehung dürften Buchenwälder für den Menschen eine wichtige Rolle gespielt haben. Jagd und Früchtesammeln, später Waldweide, Schneiteln und Streunutzung, Köhlerei, Gewinnung von Brennholz sowie von Bau-, Möbel- und Werkholz waren und sind teilweise bis heute übliche Nutzungen.Vor allem für die Holzkohlegewinnung war das Buchenholz eine lange Zeit unerschöpfliche Quelle und somit wichtigster Energielieferant für die aufkommende Verhüttungs- und Glasindustrie. Mit zunehmender Waldverwüstung im 15./16. Jahrhundert, die in vielen Gebieten zu Holznot führte (POTT 1985), verschwanden dann die Buchenwälder und auch die Buche selbst, spätere Neuaufforstungen geschahen oft mit Fichte oder Kiefer. Wie schon geschildert (s. 5), kam es erst in den letzten 150 Jahren zur Neubegründung vieler Buchenwälder durch planmäßige Forstwirtschaft (Bild 14, 15). Die Preise für Buchenholz waren und sind aber stark konjunkturabhängig. Im Zuge einer nachhaltigen, naturgemäßen forstlichen Nutzung kommt der Buche jedoch weithin und zunehmend eine große Bedeutung zu.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Heute besinnt man sich wieder verstärkt auf den Wert von Buchenwäldern als stabilisierendes Landschaftselement für Klima und Wasserhaushalt, als spezifischen Lebensraum zahlreicher heimischer Organismen und nicht zuletzt als Erholungswald, Naturerbe und Kulturgut.

9. Bedrohung und Schutz

Buchenwälder sind die **endemische Klimaxvegetation** weiter Bereiche Europas mit temperatem Klima. Ihr heutiges natürliches Verbreitungszentrum liegt in Mitteleuropa, verschiedene floristische Diversitätszentren gibt es in den Gebirgen Süd- und Südost-Europas in Nähe eiszeitlicher Refugien (s. 6).

Die Böden mesophiler Buchenwälder sind auch geeignete Standorte für landwirtschaftliche Nutzung. Besonders in tieferen Lagen mit günstigem Relief und tiefgründigen Böden sind die Wälder oft großflächig zu Gunsten von Ackerland, Wiesen und Weiden (z.B. *Arrhenatherion*, *Cynosurion*, *Polygono-Trisetion*, *Mesobromion*) verschwunden. In höheren Berglagen insbesondere Süd-Europas finden sich Buchenwälder teilweise nur noch als Waldinseln inmitten extensiver Weidelandschaften (s. auch Bild 1, 13). Trotzdem gibt es in vielen Gebieten noch großflächige Wälder. Echte **Urwälder** sind heute selten, vorwiegend als kleinere Reste in abgelegenen Berggebieten. LEIBUNDGUT (1982) nennt nur wenige Beispiele aus den Alpen, einige mehr aus Südost-Europa, der Slowakei und Tschechien. KORPEL (1995) beschreibt zahlreiche Urwaldreste aus den Westkarpaten. Auch in den Pyrenäen und im Apennin dürfte es einige Reste geben. In den hiesigen Mittelgebirgen findet man höchstens kleine Reservate mit Urwaldcharakter, die zumindest über einige Jahrzehnte als „Bannwälder" oder „Totalreservate" unberührt geblieben sind. In Nordost-Deutschland blieben so einige sehr alte Buchenwälder auf der Jungmoräne erhalten, z.B. im Naturschutzgebiet „Heilige Hallen"

Weite Bereiche der noch existierenden Buchenwälder werden forstlich genutzt oder sind sogar erst durch forstliche Maßnahmen entstanden oder haben sich regeneriert. In Südeuropa gibt es immer noch stark durch Waldweide geprägte Bestände mit naturferner, wenn auch diverser Struktur (Bild 13). Seit etwa 30 Jahren versucht man, verschiedene Waldtypen mit naturnahem Aufbau zu entwickeln, vor allem in **Naturwaldreservaten** und großflächiger in **Nationalparken**. Hierzu gehören in Deutschland die **Buchenwald-Nationalparke** Jasmund auf Rügen, Hainich in Thüringen, Kellerwald-Edersee in Hessen und Eifel in Nordrhein-Westfalen. In den Nationalparken Harz und Hochharz werden buchenreiche Wälder in ihrer natürlichen Entwicklung gefördert. Auch in fast allen anderen Ländern Europas gibt es Nationalparke oder Planungen dafür. Übersichten finden sich bei MAYER (1984).

Trotzdem sind mesophile Buchenwälder in Europa nicht ungefährdet, wenn auch vielenorts nicht vorrangige Schutzobjekte. Forstliche und andere Nutzungen sowie Stoffeinträge und allgemeiner Waldverlust durch verschiedenste menschliche Aktivitäten sind überall negativ wirksam. Dabei stellen eutraphente Buchenwälder nicht nur besonders artenreiche, naturnahe Ökosysteme mit hohem landschaftsökologischen Wert dar, sondern sie bilden auch wichtige Studienobjekte für natürliche Walddynamik und damit äußert wervolle Grundlagen für eine nachhaltige Forstwirtschaft.

Die Erhaltung oder Entwicklung von Buchenwäldern in ihrer gesamten ökologischen und geografischen (sowie dynamischen) Differenzierung ist eine wichtige Aufgabe des europäischen Naturschutzes (s. auch BOHN et al. 2003). Bezüglich möglicher klimatischer Veränderungen ist insbesondere die Erhaltung der genetischen Vielfalt der Buche eine unbedingte Notwendigkeit. Ein repräsentatives europaweites Netz von Schutzgebieten kann als wichtige Basis dienen und wird mit den Zielen der FFH-Richtlinie und dem Aufbau von NATURA 2000 angestrebt. Eine gute Planungsgrundlage bildet die Europakarte (BOHN et al. 2000/2003). Dennoch sind auch weiterhin vegetationsökologische und -dynamische Forschungen notwendig, vor allem in Gebieten außerhalb Mitteleuropas.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Literatur

ABS, C., FISCHER, A. & FALINSKI, J.B. (1999): Vegetationsökologischer Vergleich von Naturwald und Wirtschaftswald, dargestellt am Beispiel des Tilio-Carpinetum im Waldgebiet von Bialowieza/Nordost-Polen. – Forstwiss. Cbl. 118: 181–196. Berlin.

BARBERO, M. & QUÉZEL, P. (1977): Les groupements forestiers de Grèce Centro-Meridionale. – Ecol. Medit 2: 3–86. Marseille.

BERGMEIER, E. (1990): Wälder und Gebüsche des Niederen Olymp (Káto Olimbos, NO-Thessalien). Ein Beitrag zur systematischen und orographischen Vegetationsgliederung Griechenlands. – Phytocoenologia 18(2/3): 161–342. Berlin, Stuttgart.

– & DIMOPOULOS (1999): Classification of Greek Fagus woodlands: a preliminary survey. – Annali Bot. 57: 91–104. Roma.

–, – (2001): Fagus sylvatica forest vegetation in Greece: Syntaxonomy and gradient analysis. – J. Veg. Sci. 12 (1): 109–126. Uppsala.

–, –, THEODORAPOULOS, K. & ELEFTHERIADOU, E. (2004): Zonale sommergrüne Laubwälder der südlichen Balkanhalbinsel – eine Übersicht. – Tuexenia 24: 89–111. Göttingen.

–, HÄRDTLE, W., MIERWALD, U., NOWAK, B. & PEPPLER, C. (1990): Vorschläge zur syntaxonomischen Arbeitsweise in der Pflanzensoziologie. – Kieler Not. Pflanzenk. Schleswig-Holst. Hamburg: 20 (4): 92–103. Kiel.

BIONDI, E., CASAVECCHIA, S., PINZI, M., ALLEGREZZA, M. & BALDINI, M. (2002): The syntaxonomy of the mesophilous woods of the Cenral and Northern Apennines (Italy). – Fitosociologia 39 (2): 71–93. Ancona.

BOHN, U., NEUHÄUSL, R., GOLLUB, G., HETTWER, C., NEUHÄUSLOVA, Z., SCHLÜTER, H. & WEBER, H. (2000/2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas/Map of the Natural Vegetation of Europe. Maßstab/Scale 1:2500000 – Teil 1: Erläuterungstext mit CD-ROM (2003): 655 S., Teil 2: Legende (2000): 153 S., Teil 3: Karten. – Landwirtschaftsverlag, Münster.

BORHIDI, A. (1963): Die Zönologie des Verbandes Fagion illyricum – 1. Allgemeiner Teil. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 9 (3–4): 259–297. Budapest.

– (1965): Die Zönologie des Verbandes Fagion illyricum 2. Systematischer Teil. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 11: 53–102. Budapest.

– (1966): Die pflanzenzönologische Stellung der illyrischen Buchenwälder. – Angew. Pflanzensoziol. 18/19: 19–24. Wien.

– (2003): Magyarorszag növenytarsulasai. – Budapest: 610 S.

BRAUN-BLANQUET, J. (1967): Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. II. – Vegetatio 14 (1–4): 1–126. Den Haag.

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

COLDEA, G. (1991): Prodrome des associations végétales des Carpates du Sud-Est (Carpates roumaines). – Docum. Phytosoc. N.S. 13: 317–539. Camerino.

DIEKMANN, M. (2004): Sommergrüne Laubwälder der boreo-nemoralen Zone Nordeuropas. – Tuexenia 24: 73–88. Göttingen.

DIERSCHKE, H. (1982): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. – Tuexenia 2: 173–194. Göttingen.

– (1985): Anthropogenous areal extension of central European woody species on the British Isles and its significance for the judgement of the present potential natural vegetation. – In: NEUHÄUSL, R., DIERSCHKE, H., BARKMAN, J.J. (eds.): Chorological phenomena in plant communities. Proceed. 26th Int. Symp. Int. Ass. Veg. Sci. Prague 1982: 171–175, 259–261. Junk, Dordrecht, Boston, Lancaster.

– (1988): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsen. IV. Vegetationsentwicklung auf längerfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. – Tuexenia 8: 307–326. Göttingen.

– (1989a): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 1: 107–147. Hannover.

– (1989b): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – Verhandl. Ges. für Ökologie 17: 131–143. Göttingen.

– (1989c): Species-rich beech woods on mesic habitats in central and western Europe. An attempt towards a regional classification in suballiances. – Studies Plant Ecol. 18: 60–61. Uppsala.

– (1990): Species-rich beech woods in mesic habitats in central and western Europe: a classification into suballiances. – Vegetatio 87: 1–10. Dordrecht.

– (1992): Zur Begrenzung des Gültigkeitsbereiches von Charakterarten. Neue Vorschläge und Konsequenzen für die Syntaxonomie. – Tuexenia 12: 3–11. Göttingen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– (1997): Syntaxomomical survey of European beech forests: Some general conclusions. – Annali. Bot. 55: 17–26. Roma.
– (2000): Entwicklung und Stand der Systematik mitteleuropäischer Buchenwälder. – Forst und Holz 55(15): 467–470. Alfeld.
– (2003): Pflanzendiversität im Göttinger Kalkbuchenwald in Raum und Zeit. – In: GRADSTEIN, S.R., WILLMANN, R. & ZIZKA, G. (Hrsg.): Biodiversitätsforschung. Die Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit. Kleine Senckenberg-Reihe 45: 137–146. Stuttgart.
– & BRÜNN, S. (1993): Raum-zeitliche Variabilität der Vegetation eines Kalkbuchenwaldes. – Untersuchungen auf Dauerflächen 1981–1991. – Scripta Geobotanica 20: 105–151. Göttingen.
DZWONKO, Z. & LOSTER, S. (2000) Syntaxonomy and phytogeographical differentiation of the Fagus woods in the Southwest Balkan Peninsula. – J. Veg. Sci. 11 (5): 667–678. Uppsala.
–, –, DUBIEL, E. & DRENKOVSKI, R. (1999): Syntaxonomic analysis of beechwoods in Macedonia (former Republic of Yugoslavia). – Phytocoenologia 29 (2):153–175. Berlin, Stuttgart.
ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1095 S.
EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. – Diss. Bot. 290: 1–234. Berlin, Stuttgart.
FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. Die Bedeutung von Samenbank und Samenniederschlag für die Wiederbesiedlung vegetationsfreier Flächen in Wald- und Grünlandgesellschaften. – Diss. Bot. 110: 1–234. Berlin, Stuttgart.
– (1997): Vegetation dynamics in European beech forests. – Annali. Bot. 55: 59–76. Rome.
GAMISANS, J. & HEBRARD, J.P. (1979): A propos de la végétation des forêts d'Epire et de Macédoine grecque occidentale. – Docum. Phytosoc. N.S. 4: 289–341. Lille.
–, – (1980): A propos de la végétation des forêts en Grèce du Nord-Est (Macédoine orientale et Thrace occidentale). – Docum. Phytosoc. N.S. 5: 243–289. Vaduz.
GENTILE, S. (1969): Sui faggeti dell'Italia meridionale. – Atti Ist. Bot. Lab. Critt. 6 (5): 207–306. Pavia.
– (1974): Ricerche sui faggeti dell'Apennino ligure. – Not. Fitosoc. 9: 31–138. Bologna.
HÄRDTLE, W. (2004): Bodensaure Eichen- und Eichenmischwälder Europas. – Tuexenia 24: 57–72. Göttingen.
–, HEINKEN, T., PALLAS, J. & WELSS, W. (1997): Querco-Fagetea (H5) – Sommergrüne Laubwälder – Teil 1: Quercion roboris. Bodensaure Eichenmischwälder. – Synopsis Pflanzenges. Deutschlands 2: 1–51. Göttingen.
HEINKEN, T., HANSPACH, H. & SCHAUMANN, F. (2001): Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere? – Untersuchungen in zwei brandenburgischen Waldgebieten. – Hercynia N.F. 34: 237–259. Leipzig.
–, –, RAUDNITSCHKA, D. & SCHAUMANN, F. (2002): Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. – Phytocoenologia 32(4): 627–643. Berlin, Stuttgart.
HORVAT, I. (1938): Pflanzensoziologische Walduntersuchungen in Kroatien. – Anal. Experiments Forest 6: 127–279. Zagreb. (kroatisch)
–, GLAVAC, V. & ELLENBERG, H. (1974): Vegetation Südosteuropas. – G. Fischer, Stuttgart: 768 S.
JAHN, H., NESPIAK, A. & TÜXEN, R. (1967): Pilzsoziologische Untersuchungen in Buchenwäldern (Carici-Fagetum, Melico-Fagetum und Luzulo-Fagetum) des Wesergebirges. – Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. N.F. 11/12: 159–197. Todenmann/Rinteln.
KNAPP, H.D. & JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. – Schriftenr. Vegetationsk. 21: 21–54. Bonn-Bad Godesberg.
KNAPP, R. (1942): Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. – Vervielf. Manuskr. (Beilage 12 Rundbr. Zentralstelle Vegetationskart.). Hannover: 102 S.
KORPEL, S. (1995): Die Urwälder der Westkarparten. – G. Fischer, Stuttgart, Jena: 310 S.
LAUSI, D. & PIGNATTI, S. (1973): Die Phänologie der europäischen Buchenwälder auf pflanzensoziologischer Grundlage. – Phytocoenologia 1 (1): 1–63. Stuttgart, Lehre.
LEIBUNDGUT, H. (1982): Europäische Urwälder der Bergstufe. – Paul Haupt, Bern, Stuttgart: 306 S.
LEUSCHNER, C. (1998): Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 10: 5–18. Hannover.
– (1999): Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 11: 109–131. Hannover.
LOCHOW, A. von (1987): Strukturanalysen in den Buchenwäldern und Buchen-Mischwäldern der niedersächsischen Naturwaldreservate. – Diss. Forst. Fak., Univ. Göttingen, Göttingen: 240 S.
LOHMEYER, W. et al. (1962): Contribution à l'unification du système phytosociologique pour l'Europe moyenne et nord-occidentale. – Melhoramento 15: 137–151. Elvas.
LOIDI, J. (2004): Südwesteuropäische sommergrüne Laubmischwälder. – Tuexenia 24: 113–126. Göttingen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

LUQUET, A. (1926): Essai sur la geographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du Massif des Monts-Dores. – Saint-Dizier: 266 S.
MATUSZKIEWICZ, W. (1989): Über die standörtliche und regionale Gliederung der Buchenwälder in ihrem osteuropäischen Rand-Areal. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 1: 83–92. Hannover.
– (1997): On systematic position of the fertile Sudeten and Carpathian beech forests in Poland. – Annali. Bot. 55: 85–96. Rome.
MAYER, H. (1984): Wälder Europas. – G. Fischer, Stuttgart: 691 S.
MORAVEC, J. (1997): Differentiation of the Fagion and Luzulo-Fagion associations in the Czech Republic. – Annali. Bot. 55: 97–104. Rome.
MUCINA, L., GRABHERR, G. & WALLNÖFER, S. (1993): Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil III. Wälder und Gebüsche. – G. Fischer, Jena, Stuttgart, New York:. 353 S.
MÜLLER, T. (1966): Die Wald-, Gebüsch-, Saum-, Trocken- und Halbtrockenrasengesellschaften des Spitzbergs. – Natur- u. Landschaftsschutzgeb. Baden-Württ. 3: 278–475. Ludwigsburg.
– (1991): Zur synsystematischen Stellung des Luzulo-Fagetum. – Hoppea 50: 189–202. Regensburg.
– (1995): Die synsystematische Stellung des Aceri-Fagetum. – Carolinea 53: 175–184. Karlsruhe.
NEUMANN, M. (1979): Bestandesstruktur und Entwicklungsdynamik im Urwald Rothwald/NÖ und im Urwald Corkova Uvala/Kroatien. – Diss. Univ. Bodenkultur Wien 10: 1–143. Wien.
NIMIS, P.L. & BOLOGNINI, G. (1993): Quantitative phytogeography of the Italian Beech Forests. – Vegetatio 109: 125–143. Dordrecht.
OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Pflanzensoziologie 10: 1–564. G. Fischer, Jena.
– (1987: Süddeutsche Wald- und Gebüschgesellschaften im europäischen Rahmen. – Tuexenia: 7: 459–468. Göttingen.
– (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche. 2. stark bearb. Aufl. – G. Fischer, Jena, Stuttgart, New York: 282 S.+ Tabellenband: 580 S.
–, GÖRS, S., KORNECK, D., LOHMEYER, W., MÜLLER, T., PILIPPI, G. & SEIBERT, P. (1967): Systematische Übersicht der westdeutschen Phanerogamen- und Gefäßkryptogamen-Gesellschaften. Ein Diskussionsentwurf. – Schriftenr. Vegetationsk. 2: 7–62. Bad Godesberg.
–, MÜLLER, T. (1984): Zur Synsystematik artenreicher Buchenwälder, insbesondere im praealpinen Nordsaum der Alpen. – Phytocoenologia 12 (4): 539–562. Stuttgart, Braunschweig.
OTTO, H.-J. (1994): Waldökologie. – Ulmer, Stuttgart: 391 S.
PAGLIA, S. (1995): Sguardo comparativo sulle faggete Italiane. – Atti dei Convegni Lincei 115: 405–422. Rom.
POLI MARCHESE, E. & PUZZOLO, V. (1999): Floristic composition, physiognomic and structural aspects of the Fagus sylvatica L. forests of the Mt. Etna natural Park (Southern Italy). – Annali. Bot. 57: 105–120. Rome.
POTT, R. (1985): Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. – Abh. Westfäl. Mus. Naturk. 47 (4): 1–75. Münster.
– (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Auflage. – Ulmer, Stuttgart: 622 S.
– (2000): Palaeoclimate and vegetation – long-term vegetion dynamics in central Europe with particular reference to beech. – Phytocoenologia 30 (3–4): 285–333. Berlin, Stuttgart.
PREISING, E., WEBER, H.E. & VAHLE, H.-C. (2003): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens – Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. Wälder und Gebüsche. – Naturschutz Landschaftspfl. Nieders. 20 (2): 1–139. Hildesheim.
QUÉZEL, P. (1967): A propos de quelques hêtraies de Macédonie greque. – Bull. Soc. Bot. France 114 (5–6): 200–210. Paris.
RAUS, T. (1977): Klimazonale Vegetationsgliederung und aktuelle Gehölzgesellschaften des Ostthessalischen Berglandes (Griechenland). – Diss. Math.-Nat. Fakultät Westf. Wilhelms-Univ. Münser in Referaten 80: 37–38. Münster.
– (1980): Die Vegetation Ostthessaliens (Griechenland) III. Querco-Fagetea und azonale Gehölzgesellschaften. – Bot. Jahrb. Syst.101 (3): 313–361. Stuttgart.
REMMERT, H. (1990): Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme. – Ber. Norddeutsche Natursch. Akad. 3 (3): 110–117. Schneverdingen.
RIVAS-MARTINEZ, S., DIAZ, T.E., PRIETO, J.A.F., LOIDI, J. & PENAS, A. (1984): Los picos de Europa. La vegetacion de la alta montana Cantabrica. – Ediciones Leonesas, Leon: 295 S.
–, FERNANDEZ-GONZALEZ, F. & LOIDI, J. (1998): Check-list of the high syntaxa of Spain and continental Portugal (Iberian Peninsula, Balearic and Canary Islands). – Folia Bot. Matritensis 17: 1–23. Madrid.
RODWELL, J.S., SCHAMINÉE, J.H.J., MUCINA, L., PIGNATTI, S., DRING, J. & MOSS, D. (2002): The diversity of European vegetation. An overwiew of phytosociological alliances and their relationships to EUNIS habitats. – Wageningen: 168 pp.
SCHAEFER, M. (1989): Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt. – Verh. Ges. für Ökologie 17: 203–212. Göttingen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– (2003): Diversität der Fauna in Wäldern. – Gibt es Gesetzmäßigkeiten? – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. 15: 169–179. Hannover.
SCHMIDT, W. (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. – Forstwiss. Centralbl. 116: 207–217.
– (2002): Die Naturschutzgebiete Hainholz und Staufenberg am Harzrand – Sukzessionsforschung in Buchenwäldern ohne Bewirtschaftung. – Tuexenia 22:151–213. Göttingen.
–, HARTMANN, T., KOTHE-HEINRICH, G. & SCHULTZ, R. (1989): Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. – Verh. Ges. für Ökologie 17: 145–157. Göttingen.
SCHREIBER, H.J. (1998): Waldgrenznahe Buchenwälder und Grasländer des Falakron und Pangäon in Nordostgriechenland – Syntaxonomie, Struktur und Dynamik. – Arb. Institut f. Landschaftsökologie 4: 1–170. Münster.
SOÓ, R. (1964): Die regionalen Fagion-Verbände und Gesellschaften Südosteuropas. – Akadémiai Kiado, Budapest: 132 S.
STORTELDER, A.H.F., SCHAMINÉE, J.H.J. & HOMMEL, P.W.F.M. (1999): De vegetatie van Nederland. Deel 5: Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen. – Leiden: 376 S.
TÄUBER, F. (1982): Phytozönologische Untersuchung der extrakarpatischen Rotbuchenwälder der Lippaer Hochebene (Rumänien). – In: DIERSCHKE, H. (Red.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1981: 621–629. Cramer, Vaduz.
TÖRÖK, K., PODANI, J. & BORHIDI, A. (1989): Numerical revision of the Fagion illyricum alliance. – Vegetatio 81: 169–180. Dordrecht.
TÜXEN, R. (1954): Über die räumliche, durch Relief und Gestein bedingte Ordnung der natürlichen Waldgesellschaften am nördlichen Rande des Harzes. – Vegetatio: 5/6: 454–478. Den Haag.
– (1955): Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. – Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. N.F. 5: 155–176. Stolzenau.
– (1960): Zur Systematik der west- und mitteleuropäischen Buchenwälder. – Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux 2: 45–58. Gembloux.
– & DIEMONT, W.H. (1936): Weitere Beiträge zum Klimaxproblem des westeuropäischen Festlandes. – Mitt. Naturwiss. Ver. Osnabrück 23: 131–184. Osnabrück.
UBALDI, D. (1981): Les hêtraies des Apennins septentrionaux et centraux (Italie). – Docum. Phytosoc. N.S. 5: 157–166. Vaduz.
– & SPERANZA, M. (1985): Quelques hêtraies du Fagion et du Laburno-Ostryon dans l'Apennin septentrional (Italie). – Docum. Phytosoc. N.S. 9: 51–71. Camerino.
VERHEYEN, K. & HERMY, M. (2001): An integrated analysis of the spatio-temporal colonization patterns of forest plant species. – J.Veg.Sci. 12(4): 567–578. Uppsala.
VIDA, G. (1963): Die zonalen Buchenwälder des ostkarpathischen Florenbezirkes (Transsilvanicum) auf Grund von Untersuchungen im Paring-Gebirge. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 9 (1–2): 177–196. Budapest.
WALTHER, G.-R. & GRUNDMANN, A. (2001): Trends of vegetation change in colline and submontane climax forests in Switzerland. – Bull. Geobot. Inst. ETH 67: 3–12. Zürich.
WEBER, H.E., MORAVEC, J. & THEURILLAT, J.P. (2001): Internationaler Code der Pflanzensoziologischen Nomenklatur (ICPN). – Synopsis Pflanzenges. Deutschlands Sonderheft 1: 1–61. Göttingen.
WILLNER, W. (2002): Syntaxonomische Revision der südmitteleuropäischen Buchenwälder. – Phytocoenologia 32 (3): 337–453. Berlin, Stuttgart.
ZÜGE, J. (1986): Wachstumsdynamik eines Buchenwaldes auf Kalkgestein – mit besonderer Berücksichtigung der interspezifischen Konkurrenzverhältnisse. – Diss. Univ. Göttingen – Fotodruck: 213 S.
ZUKRIGL, K. (1989): Die montanen Buchenwälder der Nordabdachung der Karawanken und Karnischen Alpen. – Naturschutz in Kärnten 9: 1–116. Klagenfurt.

Bildnachweis: Alle Fotos, soweit nicht anders angegeben, von H. Dierschke.

Prof. Dr. Hartmut Dierschke
Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften
Untere Karspüle 2
D-37073 Göttingen
E-mail: hdiersc@gwdg.de

Dr. Udo Bohn
Bundesamt für Naturschutz
Konstantinstr. 110
D-53179 Bonn
E-mail: U.Bohn@arcor.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: NS_24

Autor(en)/Author(s): Dierschke Hartmut, Bohn Udo

Artikel/Article: Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa 19-56