

forstarchiv 80, 195-202
(2009)

DOI 10.237603004112-
80-195

© M. & H. Schaper
GmbH
ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:
Marcus.Schmidt@
nw-fva.de

Eingegangen:
03.07.2009

Angenommen:
10.08.2009

Bedeutung der Habitatkontinuität für die Artenzusammensetzung und -vielfalt der Waldvegetation

The importance of habitat continuity for species composition and phytodiversity of forest vegetation

MARCUS SCHMIDT¹, PETER MEYER¹, UWE PAAR² und JAN EVERS²

¹Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Abteilung Waldwachstum, Sachgebiet Waldnaturschutz/Naturwaldforschung, Grätzelstr. 2, D-37079 Göttingen

²Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Abteilung Umweltkontrolle, Sachgebiet Waldzustand und Boden, Grätzelstr. 2, D-37079 Göttingen

Kurzfassung

In der vorliegenden Untersuchung werden die Vegetationsdaten der Bodenzustandserhebung II in den Bundesländern Niedersachsen, Hessen, Sachsen-Anhalt und Bremen genutzt, um die Bedeutung der Habitatkontinuität für die Artenzusammensetzung und -vielfalt der Waldvegetation auf der Grundlage einer großräumigen systematischen Stichprobe (8 x 8 km-Raster) zu analysieren. Dabei sollen überregional gültige Indikatorarten für Habitatkontinuität identifiziert werden. Weiterhin wird überprüft, ob bereits beschriebene Indikatorarten überregional gültig sind und ob die Artenvielfalt der Vegetation auf alten Waldstandorten höher als auf jungen ist.

Zwischen dem Norddeutschen Tiefland und dem Hügel- und Bergland sowie zwischen den Bundesländern bestehen große Unterschiede im Hinblick auf ihren Anteil alter Waldstandorte. In dem durch einen sehr hohen Anteil alter Waldstandorte (90 % der Waldfläche) gekennzeichneten Hügel- und Bergland wurden keine Indikatorarten für Bewaldungskontinuität gefunden. Dagegen lässt sich im Norddeutschen Tiefland die Bindung zahlreicher Gefäßpflanzen an alte Waldstandorte, die hier im Untersuchungsraum nur 40 % der Waldfläche ausmachen, belegen. Dies gilt allerdings nur für basenreiche Standorte. Die basenreichen alten Waldstandorte des Tieflandes zeichnen sich durch eine höhere mittlere Stetigkeit der in der Literatur beschriebenen Artengruppe historisch alter Wälder sowie eine höhere mittlere Artenzahl walddispersiver Gefäßpflanzen aus. Die Untersuchungsergebnisse bestätigen im Grundsatz die Bedeutung alter Waldstandorte für die Artenvielfalt walddispersiver Gefäßpflanzen. Sie zeigen jedoch zugleich, dass die Relevanz der Habitatkontinuität je nach Naturraum und Waldtyp unterschiedlich groß sein kann. Am deutlichsten ausgeprägt ist eine Bindung von Gefäßpflanzen an alte Waldstandorte in Gebieten mit geringem Anteil und hohem Fragmentierungsgrad der Waldflächen wie dem Nordwestdeutschen Tiefland. Für die Zukunft wäre die Erarbeitung methodischer Standards für die Identifikation von Indikatorarten sowie für die Diagnose alter Waldstandorte mithilfe von Pflanzenarten ein wichtiges Ziel.

Schlüsselwörter: Habitatkontinuität, Bodenvegetation, Indikatorarten, Phytodiversität, Naturschutz, Bodenzustandserhebung, Niedersachsen, Hessen, Sachsen-Anhalt, Bremen

Abstract

Numerous studies have shown the importance of habitat continuity for plant species composition and diversity of the species in northwestern and central European forests. On the basis of systematical random sampling (8 x 8 km grid), the forest vegetation data yielded by Soil Survey II (BZE II) for the districts Lower Saxony, Hesse, Saxony-Anhalt and Bremen, offered the opportunity of an extended investigative approach not dependent on subjective observations. Major aims were foregrounded within the context of the nature conservancy and biodiversity discussion. These were the identification of supraregionally valid indicator species for habitat continuity and verification of the validity of previously described indicator species in forests over an extensive area.

Nearly all the 388 BZE plots yielded information with regard to their sylvan continuity. Between the extensive landscapes of the North German Plain as well as its hilly and mountainous regions and the federal states, there are large differences as regards their share of old forests. The hilly and mountainous region is comparatively rich in old forest stands with a share of 90% of the total forested area, though indicator species for old forests are lacking. In comparison, the share of old forests in the North German Plain is far less, with 40% of the entire surveyed forest area. On sites with sufficient base nutrients it could be shown that many vascular plants were linked to old forests, while on sites with insufficient base nutrients only indicator species pertaining to young forests could be found.

In comparison to young forest sites, old sites that are situated in the plain and were rich in base nutrients, could be shown to possess a significantly higher average constancy of the plant species typical of old forests such as those mentioned in previous studies. Old deciduous forests of the plain on base nutrient rich sites were shown to have a higher average number of species of typically sylvan vascular plants as compared to younger forest sites.

In essence, the results of the investigation confirm the significance of old forest sites for the diversity of forest vascular plants. However, they also show that the importance of habitat continuity can vary depending on the natural environment and type of forest. Most clearly evident is the link of vascular plants to old forest sites in areas with a low proportion of forests and high fragmentation such as occurs in the northwestern part of the north German plain. Important aims for the future would appear to be the formulation of methodical standards for the identification of indicator species as well as for the diagnosis of old forest sites with the help of plant species.

Key words: habitat continuity, ground vegetation, indicator species, phytodiversity, nature conservation, soil survey, Lower Saxony, Hesse, Saxony-Anhalt, Bremen

Einleitung

Unterschiede zwischen mehr als 200 Jahre alten („historisch alten“, Definition bei Wulf 1994) und jüngeren Waldstandorten im Hinblick auf ihre Artenausstattung und -vielfalt werden in Europa – ausgehend von Großbritannien (u. a. Peterken 1974, 1977, Rackham 1980, Peterken und Game 1984) – seit mehr als 30 Jahren untersucht (Literaturüberblick bei Wulf 2004). Dabei kommen die meisten Autoren zu dem Ergebnis, dass es floristische Unterschiede zwischen Waldstandorten unterschiedlichen Alters gibt und demzufolge die Bewaldungskontinuität anhand des Vorkommens bestimmter Pflanzenarten erkannt werden kann.

Nach einer Auswertung von 22 regionalen Untersuchungen von Laubwäldern aus acht nordwest- und mitteleuropäischen Ländern erstellten Hermy et al. (1999) eine 132 Arten umfassende Liste von Pflanzenarten mit Bindung an historisch alte Wälder (Aktualisierung durch Verheyen et al. 2003). Hermy et al. (1999) konnten zeigen, dass die an alte Waldstandorte gebundenen Arten durch bestimmte Eigenschaften gekennzeichnet sind. Im Vergleich mit anderen Waldpflanzenarten sind sie schattentoleranter, bevorzugen eine mittlere Wasser- und Stickstoffverfügbarkeit und zeichnen sich durch eine geringere Diasporenproduktion sowie eine schlechtere Fähigkeit zur Fernausbreitung aus. Häufig handelt es sich um Geophyten und Hemikryptophyten. Hermy et al. (1999) gehen davon aus, dass alte Waldstandorte Biodiversitätszentren darstellen. Im Hinblick auf die Indikatorfunktion von Arten alter Waldstandorte betonen sie, dass regionale Artenlisten zielführender sind als eine europäische Gesamtliste. In dieser Hinsicht stimmen sie mit vielen anderen Autoren (z. B. Rackham 1994, Wulf 1994, 1997, 2004, Kühn 2000) überein.

Im Zuge der Bodenzustandserhebung II wurde in den Bundesländern Niedersachsen, Hessen, Sachsen-Anhalt und Bremen erstmalig die Waldvegetation auf der Grundlage einer systematischen, repräsentativen Stichprobe großräumig erfasst. Diese Erhebung bietet die Möglichkeit, einigen Fragestellungen zur Bedeutung alter Waldstandorte anhand eines umfangreichen, beobachterunabhängigen Datensatzes nachzugehen:

- Welche Unterschiede bestehen hinsichtlich der Waldkontinuität zwischen Tiefland und Bergland?
- Lassen sich mit einem systematischen Stichprobendesign auch großräumig Indikatorarten für unterschiedliche Habitatkontinuität identifizieren?
- Treten die in der Literatur genannten Pflanzenarten alter Waldstandorte auch überregional häufiger in Wäldern mit langer Habitatkontinuität auf?
- Zeichnet sich die Vegetation von alten Waldstandorten durch eine größere Vielfalt walddispersiver Arten aus?
- Ist die Verwendung von Pflanzenarten historisch alter Wälder bei der Identifikation von Biodiversitäts-Hotspots zielführend?

Material und Methoden

Als Datengrundlage dienen 388 Wald-Vegetationsaufnahmen der Bundesländer Niedersachsen (169), Hessen (139), Sachsen-Anhalt (76) und Bremen (4) an Stichprobenpunkten (Plots) der Bodenzustandserhebung (BZE) II in einem 8 km x 8 km-Stichprobennetz (Abbildung 1). Für alle BZE-Plots wurden in den Vegetationsperioden 2006 bis 2008 Vegetationsaufnahmen nach gleicher Methodik erstellt. Dabei wurden innerhalb eines Radius von 30 m um den Mittelpunkt der BZE-Fläche nach einem einheitlichen Lageschema 400 m² (20 x 20 m) große Dauerbeobachtungsflächen eingerichtet, auf denen die Arten der Baum-, Strauch- und Krautschicht mit Deckungsgrad in Prozent, die Arten der Moosschicht (Moose, Flechten) ohne quantitative Angaben erfasst wurden. Darüber hinaus wurde

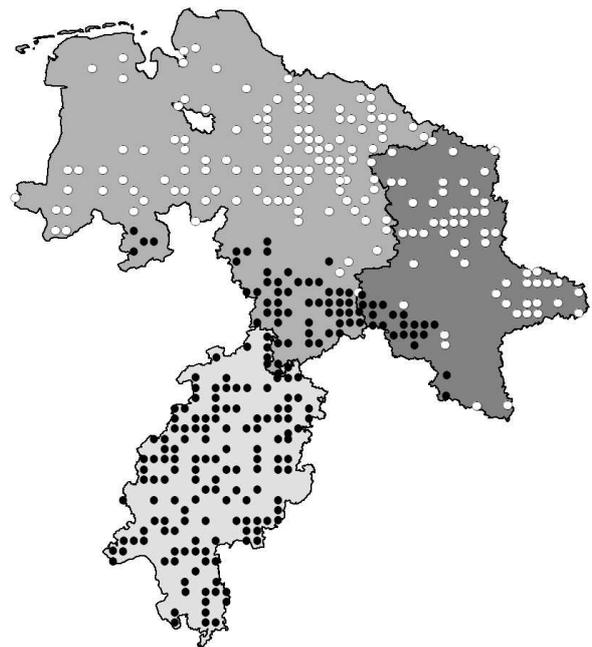


Abb. 1. Stichprobenpunkte der Bodenzustandserhebung II in den Ländern Niedersachsen, Hessen, Sachsen-Anhalt und Bremen. Schwarze Punkte: Hügel- und Bergland, weiße Punkte: Norddeutsches Tiefland.

The random sample grid of soil survey BZE II in the forest. Black dots: hilly and mountainous land. White dots: North German Plain.

eine Artenliste (ohne Deckungsgradangabe) aller weiteren innerhalb des 30 m-Radius (2827 m²) vorkommenden Gefäßpflanzen erstellt (weitere methodische Details s. BMELV 2006).

Für alle BZE-Plots wurde mithilfe einer GIS-Abfrage überprüft, ob sie seit mindestens 200 Jahren kontinuierlich mit Wald bedeckt sind. Datengrundlage für diese Zuordnung war die bundesweite Erfassung der historisch alten Waldstandorte von Glaser und Hauke (2004) für die auf der Basis von CORINE Land Cover (CLC) ermittelte aktuelle Waldfläche. Dabei bestehen Ungenauigkeiten vor allem in Randbereichen größerer Wälder und für kleinere Waldgebiete, da die Erfassungsuntergrenze von CLC ca. 25 ha bei einer Mindestbreite von 100 m beträgt. Glaser und Hauke (2004) empfehlen daher eine Überprüfung und Korrektur der Daten für regionale Auswertungen. Hierfür standen eine unveröffentlichte Dokumentation zur Ermittlung alter Waldstandorte des Niedersächsischen Forstplanungsamtes sowie eine vergleichbare Kartenauswertung der ehemaligen Forstlichen Versuchsanstalt Sachsen-Anhalt zur Verfügung. In wenigen Zweifelsfällen wurden darüber hinaus direkt historische Karten herangezogen oder Forstämter befragt. Auf diese Weise ließen sich für 387 der 388 Plots Aussagen über die Bewaldungskontinuität treffen.

Die Vegetationsaufnahmen wurden anhand der Artenzusammensetzung der oberen Baumschicht den Typen Laub- und Nadelwald zugeordnet. Dabei wurden im Laubwald bis zu 10 % Nadelbäume, im Nadelwald bis zu 10 % Laubbäume toleriert. Eine Einstufung im Hinblick auf die Bodenreaktion erfolgte über den Mittelwert der Reaktionszahl (Ellenberg et al. 2001) je Vegetationsaufnahme. Bestände mit mittlerer Reaktionszahl (mR) ≤ 5 werden im Folgenden vereinfachend als basenarm, solche mit > 5 als basenreich bezeichnet. Die Zuordnung der BZE-Plots zu den naturräumlichen Großregionen Norddeutsches Tiefland (kurz: Tiefland) und Hügel- und Bergland (kurz: Bergland) folgt Meynen und Schmithüsen (1953-1962, vgl. Ssymank et al. 1998).

Tab. 1. Prozentuale Anteile alter und junger Waldstandorte in verschiedenen Bezugsräumen sowie Anteile von Laub- und Nadelholzbestockung.
Percentage share of old and young forest sites in the various surveyed areas and amount of deciduous and coniferous forests.

	NI, HB Tiefland	NI Bergland	NI, HB gesamt	HE gesamt	ST Tiefland	ST Bergland	ST gesamt	Tiefland gesamt	Bergland gesamt
Ergebnisse flächenhafte Auswertung									
Anteil alter Waldstandorte ¹	25	88	45	88	61	95	70	37	89
Anteil junger Waldstandorte ¹	75	12	55	12	39	5	30	63	11
Ergebnisse Stichprobe BZE:									
Anteil alter Waldstandorte ²	32	91	50	89	59	95	68	41	90
davon Laubwald ²	40	61	52	64	30	47	37	35	62
davon Nadelwald ²	61	39	48	36	70	53	64	65	38
Anteil junger Waldstandorte²	68	9	50	11	41	5	32	59	10
davon Laubwald ²	25	40	26	40	26	100	29	25	43
davon Nadelwald ²	75	60	74	60	74	0	71	75	57

Abkürzungen: HB – Bremen, HE – Hessen, NI – Niedersachsen, ST – Sachsen-Anhalt

¹Flächenanteile berechnet nach Daten von Glaser und Hauke (2004), ²Punktinformationen der BZE II

¹Area percentage calculated from data given by Glaser and Hauke (2004), ²locations obtained from BZE II

Tab. 2. Prozentuale Anteile der Waldtypen Laub- und Nadelwald basenarmer und -reicher Standorte unterschiedlicher Habitatkontinuität im Tiefland bzw. Bergland, berechnet auf Grundlage der BZE-II-Daten.

Percentage share of deciduous and coniferous forests on sites with rich and poor base nutrients with differing habitat continuity on the plain and in mountainous regions, as calculated on the basis of BZE II data.

Waldtyp	Tiefland		Bergland	
	alt (≥ 200 Jahre)	jung (< 200 Jahre)	alt (≥ 200 Jahre)	jung (< 200 Jahre)
Laubwald basenarm	5	9	29	2
Laubwald basenreich	9	6	26	2
Nadelwald basenarm	25	41	31	2
Nadelwald basenreich	2	3	3	3
Summe	41	59	90	10

Ergebnisse

Anteile alter und junger Waldstandorte im Untersuchungsgebiet

Erwartungsgemäß lassen sich im Hinblick auf den Anteil alter Waldstandorte zwischen dem Tiefland und dem Bergland sowie zwischen den Bundesländern große Unterschiede finden. Dabei ergeben sich gute Übereinstimmungen zwischen den Ergebnissen der flächendeckenden GIS-Analyse und den an den Rasterpunkten der BZE II gewonnenen Informationen (Tabelle 1). Dies bestätigt die großräumige Repräsentativität der BZE. So beträgt der Anteil alter Waldstandorte in dem hier betrachteten Ausschnitt des Norddeutschen Tieflandes 37 bzw. 41 %. Den insgesamt geringsten Anteil alter Waldstandorte weist das niedersächsische Tiefland (einschließlich Bremen) mit 25 bzw. 32 % auf, während im Tiefland Sachsen-Anhalts 61 bzw. 59 % der Wälder als historisch alt eingestuft werden können. Im Bergland hingegen zeichnet sich der überwiegende Teil der Waldfläche durch eine lange Habitatkontinuität aus. Hier können 89 bzw. 90 % der Waldstandorte als alt gelten. Dabei bestehen zwischen den betrachteten drei Bundesländern große Übereinstimmungen.

Deutliche Unterschiede bestehen zwischen Tiefland und Bergland auch in der Verteilung basenarmer und -reicher Standorte sowie ihrer Bestockung mit Laub- bzw. Nadelwald auf alten und jungen

Waldstandorten (Tabelle 2). So herrschen im Tiefland basenarme Standorte auf 80 % der Waldfläche vor. Diese werden überwiegend von Nadelwald eingenommen, der auf mehr als zwei Drittel der Waldfläche stockt. Mit rund einem Drittel der Waldfläche sind basenreiche Standorte im Bergland häufiger. Sie werden hier überwiegend von Laubwald eingenommen, der in Hessen sowie im Bergland der Bundesländer Niedersachsen und Sachsen-Anhalt rund 60 % der Waldfläche ausmacht.

Als Fazit lässt sich festhalten, dass aufgrund des außerordentlich hohen Anteils alter Waldstandorte die Frage der Waldkontinuität im Bergland großräumig von untergeordneter Bedeutung sein muss (vgl. Wulf 1994). Auf der Ebene einzelner Naturräume können jedoch in Abhängigkeit von der Waldgeschichte davon abweichende Verhältnisse bestehen.

Lassen sich überregional Indikatorarten für Habitatkontinuität identifizieren?

Um die Bindung von Pflanzenarten (Gefäßpflanzen, Moose, Flechten) an alte bzw. junge Waldstandorte unter vergleichbaren Randbedingungen zu testen, wurden die Stichprobenpunkte 8 verschiedenen Klassen nach den Kriterien naturräumliche Großregion (Tiefland, Bergland), Bodenreaktion (basenarm, basenreich) und Waldkonti-

Tab. 3. Bindung von Gefäßpflanzenarten im Tiefland an alte bzw. junge Waldstandorte im Datensatz der BZE II (Bezugsfläche: 2827 m²) bei 2-stufiger Aufgliederung des Aufnahmematerials über die mittlere Reaktionszahl (basenarm: mR ≤ 5, basenreich: mR > 5). Die Häufigkeiten der jeweiligen Arten auf alten und jungen Waldstandorten wurde mit dem Chi-Quadrat-Test auf signifikante Abweichungen von der erwarteten Häufigkeit bei zufälliger Verteilung getestet (proc freq unter SAS 9.1). Signifikant höhere Werte sind fett hervorgehoben. Waldbindung nach Schmidt et al. (2003): B – Art der Baumschicht, K1.1 – Art geschlossener Wälder, K2.1 – im Wald wie im Offenland vorkommend, K2.2 – auch im Wald, aber schwerpunktmäßig im Offenland vorkommend. n: Anzahl Stichprobenpunkte.

The linkage of vascular plants in the plain to old and to young forest sites according to the dataset of BZE II (reference area = 2827 m²) by 2-phase breakdown of samples over average reaction (base nutrient poor mR ≤ 5, base nutrient rich: mR > 5). The chi square test was used to check the frequency of the respective species found on old and young forest sites for important divergence from the expected frequency at random distribution (proc freq under SAS 9.1). Significantly higher values are highlighted in bold. Forest linkage according to Schmidt et al. (2003): B - Species of tree layer, K1.1 - species of closed forests, K2.1 - occurring both in forest and open land, K2.2 - in forest, but mainly in open land. n: number of sampling points.

Art	Anzahl (n)	n alt (≥ 200 Jahre)	n jung (< 200 Jahre)	Boden- reaktion	Waldbindung	P > Z
<i>Deschampsia cespitosa</i>	15	12	3	basenreich	K2.1	0,046
<i>Milium effusum</i>	11	10	1	basenreich	K1.1	0,015
<i>Oxalis acetosella</i>	12	10	2	basenreich	K1.1	0,043
<i>Stellaria holostea</i>	11	10	1	basenreich	K1.1	0,015
<i>Cerastium holosteoides</i>	23	3	20	basenarm	K2.2	0,017
<i>Holcus lanatus</i>	64	16	48	basenarm	K2.2	0,044
<i>Hypochaeris radicata</i>	32	5	27	basenarm	K2.2	0,012
<i>Prunus serotina</i>	73	17	56	basenarm	B	0,014
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	38	8	30	basenarm	K2.1	0,040

Tab. 4. Bindung von Gefäßpflanzenarten im Tiefland an alte und junge Waldstandorte im Datensatz der BZE II (Bezugsfläche: 2.827 m²) bei 2-stufiger symmetrischer Aufgliederung des Aufnahmematerials über den Median der mittleren Reaktionszahl (basenarm: mR ≤ 4,3, basenreich: mR > 4,3). Die Häufigkeiten der jeweiligen Arten auf alten und jungen Waldstandorten wurde mit dem Chi-Quadrat-Test auf signifikante Abweichungen von der erwarteten Häufigkeit bei zufälliger Verteilung getestet (proc freq unter SAS 9.1). Signifikant höhere Werte (p < 0,05) sind fett hervorgehoben. Waldbindung nach Schmidt et al. (2003): B - Art der Baumschicht, K1.1 - Art geschlossener Wälder, K2.1 - im Wald wie im Offenland vorkommend, K2.2 - auch im Wald, aber schwerpunktmäßig im Offenland vorkommend. n - Anzahl Stichprobenpunkte.

The linkage of vascular plants in the plain to old and to young forest sites according to the dataset of BZE II (reference area = 2,827m²) by 2- phase symmetrical breakdown of sample material over the median of the average reaction (base nutrient poor mR ≤ 4.3, base nutrient rich: mR > 4.3). The chi square test was used to check the frequency of the respective species found on old and young forest sites for important divergence from the expected frequency at random distribution (proc freq under SAS 9.1). Significantly higher values (p < 0.05) are highlighted in bold. Forest linkage according to Schmidt et al. (2003): B - species of tree layer, K1.1 - species of closed forests, K2.1 - occurring both in forest and open land, K2.2 - in forest, but mainly in open land, n - number of sample points.

Art	Anzahl (n)	n alt (≥ 200 Jahre)	n jung (< 200 Jahre)	Boden- reaktion	Waldbindung	P > Z
<i>Athyrium filix-femina</i>	18	12	6	basenreich	K1.1	0,041
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	19	15	4	basenreich	K1.1	0,001
<i>Carpinus betulus</i>	21	14	7	basenreich	B	0,027
<i>Circaea lutetiana</i>	21	14	7	basenreich	K1.1	0,027
<i>Dactylis polygama</i>	17	12	5	basenreich	K1.1	0,021
<i>Deschampsia cespitosa</i>	24	16	8	basenreich	K2.1	0,018
<i>Festuca gigantea</i>	18	13	5	basenreich	K1.1	0,012
<i>Fraxinus excelsior</i>	23	15	8	basenreich	B	0,030
<i>Glechoma hederacea</i>	13	10	3	basenreich	K2.1	0,013
<i>Milium effusum</i>	17	13	4	basenreich	K1.1	0,005
<i>Oxalis acetosella</i>	19	15	4	basenreich	K1.1	0,001
<i>Poa nemoralis</i>	18	13	5	basenreich	K1.1	0,012
<i>Scrophularia nodosa</i>	12	9	3	basenreich	K2.1	0,024
<i>Stellaria holostea</i>	15	13	2	basenreich	K1.1	0,001
<i>Cerastium holosteoides</i>	15	2	13	basenarm	K2.2	0,041
<i>Hypochaeris radicata</i>	18	2	16	basenarm	K2.2	0,015
<i>Larix kaempferi</i>	15	2	13	basenarm	B	0,041
<i>Prunus serotina</i>	56	13	43	basenarm	B	0,015

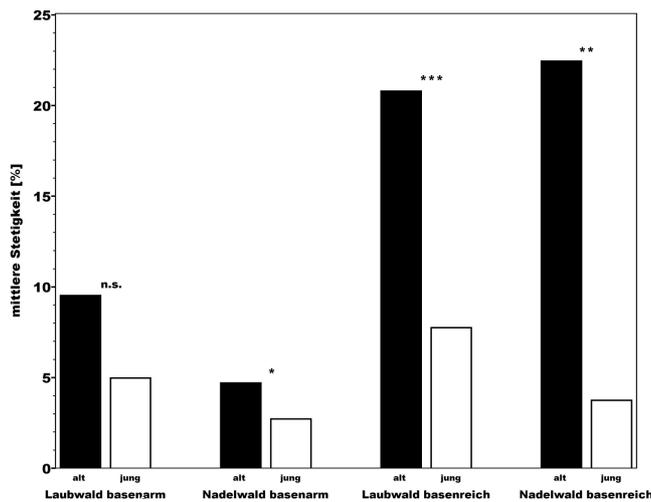


Abb. 2. Mittlere Stetigkeit der Gruppe von Indikatorarten historisch alter Wälder nach Hermy et al. (1999), Heinken (1998) und Wulf (2004) auf alten bzw. jungen Waldstandorten im Tiefland. Datengrundlage: BZE II, 2827 m² Fläche, Grenze basenarm/basenreich bei mR ≤ 5. Prüfung auf Unterschiede zwischen alten und jungen Waldstandorten mit dem Rangtest von Wilcoxon für gepaarte Stichproben. n.s. = nicht signifikant, * = p < 0,05, ** = p < 0,01, *** = p < 0,001.

Average constancy of the group of indicator species of old forests according to Hermy et al. (1999), Heinken (1998) and Wulf (2004) on old and young forest sites on the Plain. Based on data of BZE II, 2827 m², the divide between base nutrient rich and poor is mR ≤ 5. The checking for differences between old and young forest sites was carried out with Wilcoxon's test for paired random samples. n.s. = not significant, * = p < 0.05, ** = p < 0.01, *** = p < 0.001.

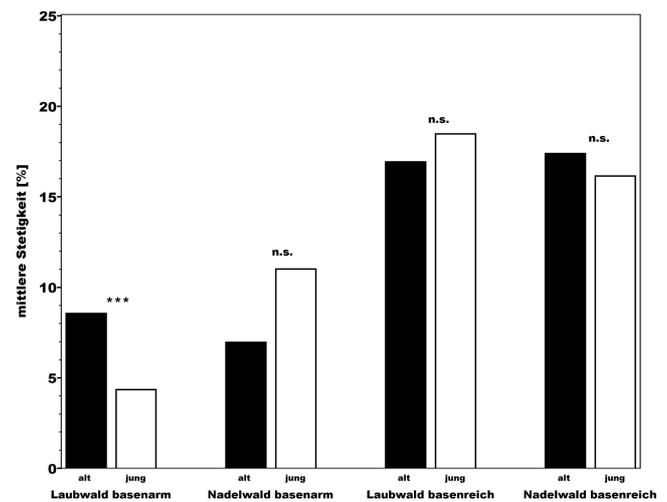


Abb. 3. Mittlere Stetigkeit der Gruppe von Indikatorarten historisch alter Wälder nach Hermy et al. (1999), Heinken (1998) und Wulf (2004) auf alten bzw. jungen Waldstandorten im Bergland. Datengrundlage: BZE II, 2827 m² Fläche, Grenze basenarm/basenreich bei mR ≤ 5. Prüfung auf Unterschiede zwischen alten und jungen Waldstandorten mit dem Rangtest von Wilcoxon für gepaarte Stichproben. n.s. = nicht signifikant, *** = p < 0,001.

Average constancy of the group of indicator species of old forests according to Hermy et al. (1999), Heinken (1998) and Wulf (2004) on old and young forest sites in the mountainous region. Based on data of BZE II, 2827 m², the divide between base nutrient rich and poor is mR ≤ 5. The checking of differences between old and young forest sites was carried out with Wilcoxon's test for paired random samples. n.s. = not significant, *** = p < 0.001.

nuität (alter, junger Waldstandort) zugeordnet. Bei der im Kapitel „Material und Methoden“ beschriebenen Differenzierung zwischen Beständen basenarmer (mR ≤ 5) und -reicher Standorte (mR > 5) lässt sich eine Reihe von Gefäßpflanzen (keine Moose oder Flechten) als Indikatorarten alter bzw. junger Waldstandorte identifizieren (Tabelle 3), jedoch nur für das Tiefland. Dabei konzentrieren sich die Arten alter Waldstandorte ausschließlich auf basenreiche, die Arten jüngerer Wälder auf basenarme Standorte.

Bei einer annähernd symmetrischen Aufteilung des Datensatzes über den Median der mittleren Reaktionszahl pro Vegetationsaufnahme ergeben sich zwei ähnlich große Gruppen von 191 (mR ≤ 4,3) bzw. 196 (mR > 4,3) Plots. Dies ermöglicht eine statistische Absicherung der Bindung an unterschiedliche Habitatkontinuität für eine doppelt so große Anzahl von Arten (Tabelle 4). Dabei steigt die Anzahl von Arten mit Bindung an alte basenreiche Waldstandorte von 4 auf 14, während sich die an junge basenarme Standorte gebundene Artengruppe von 5 auf 4 verringert. Die beiden Gruppen enthalten jeweils fast alle der auch in Tabelle 3 aufgeführten Arten.

Die Mehrzahl der Gefäßpflanzenarten, die im vorliegenden Datensatz eine Bindung an alte Waldstandorte zeigen, sind Arten mit enger Bindung an geschlossene Wälder (Waldartengruppe K1.1 nach Schmidt et al. 2003) oder im Wald wie im Offenland gleichermaßen verbreitete Pflanzen (Waldartengruppe K2.1). Bei den Arten der jungen Waldstandorte überwiegen hingegen die Arten mit Schwerpunkt im Offenland (Waldartengruppe K2.2).

Überregionale Gültigkeit bereits beschriebener Indikatorarten alter Waldstandorte

Die Zahl der Gefäßpflanzenarten mit signifikanter Bindung an Bewaldungskontinuität ist im Datensatz der BZE II gegenüber den in der Literatur (Hermy et al. 1999, Verheyen et al. 2003, Wulf 2004)

aufgeführten Arten relativ klein (Tabellen 3 und 4). Da die Gruppe der Indikatorarten alter Waldstandorte auf die im Tiefland relativ seltenen reicheren Standorte konzentriert und hier überwiegend im Bereich der Laubwälder zu finden ist, ist zu vermuten, dass die Häufigkeit vieler Arten bei dem gegebenen Stichprobenumfang für eine statistische Absicherung zu gering ist (Eingangsvoraussetzung für die Durchführung des Chi-Quadrat-Tests ist ein Erwartungswert von mindestens 5 Fällen je Klasse). Um diese Hypothese zu überprüfen, wurde von uns die Stetigkeit der Gruppe der Indikatorarten alter Waldstandorte in den beschriebenen Klassen getestet. Dabei wurde zusätzlich nach Laub- und Nadelwäldern unterschieden und die Liste von Hermy et al. (1999) um die bei Heinken (1998: Tabelle II) und Wulf (2004: Tabellen 51, 52) aufgeführten Arten ergänzt. Die Analyse beschränkt sich auf 90 Arten, die in mindestens 3 von insgesamt 24 durch die oben genannten Autoren ausgewerteten Publikationen als Indikatorarten alter Waldstandorte eingestuft werden.

Im Tiefland (Abbildung 2) zeigt sich eine signifikant höhere mittlere Stetigkeit der Gruppe von Indikatorarten historisch alter Wälder bei drei von vier Waldtypen (Nadelwald basenarm, Laubwald basenreich und Nadelwald basenreich). Generell erreicht die Gruppe der Indikatorarten historisch alter Wälder die höchsten Stetigkeiten auf basenreichen Standorten. Nadelwälder basenarmer Standorte zeichnen sich hingegen insgesamt durch die geringste Stetigkeit der Artengruppe aus. Im Bergland tritt nur bei Laubwäldern basenarmer Standorte die Gruppe der Arten historisch alter Wälder signifikant häufiger auf alten Waldstandorten auf (Abbildung 3). Zwar ist sie auch im Bergland insgesamt mit den höchsten Stetigkeiten auf basenreichen Standorten zu finden, hier jedoch auch häufig auf Standorten mit Waldkontinuität von weniger als 200 Jahren. Dieser Befund bestätigt das Ergebnis, dass die Frage der Waldkontinuität im Bergland insgesamt für Waldgefäßpflanzen von untergeordneter Bedeutung sein muss.

Sind historisch alte Waldstandorte reicher an waldtypischen Arten?

Die Hypothese, dass sich alte Waldstandorte durch eine größere Artenvielfalt in Bezug auf waldtypische Gefäßpflanzen auszeichnen, wurde nur für das Tiefland überprüft. Dabei wurden alle nach Schmidt et al. (2003) im Norddeutschen Tiefland als Waldgefäßpflanzen eingestuft Arten mit Ausnahme der schwerpunktmäßig im Offenland auftretenden (Gruppen S2.2, K2.2) in die Analyse einbezogen. Aufgrund der Vergleichbarkeit mit anderen Untersuchungen beschränkt sich die Auswertung hier auf die 400-m²-Fläche.

Dabei bestätigt sich die oben formulierte Hypothese ausschließlich für die Laubwälder basenreicher Standorte, die auf alten Waldstandorten signifikant reicher an waldtypischen Gefäßpflanzenarten sind (Abbildung 4). Die bei Nadelwäldern basenreicher Standorte ebenfalls erkennbaren deutlichen Unterschiede sind aufgrund des geringen Stichprobenumfangs statistisch nicht absicherbar.

Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen grundsätzlich die bereits in zahlreichen Arbeiten herausgestellte Bedeutung alter Waldstandorte für die Artenvielfalt waldtypischer Gefäßpflanzen. Es wird jedoch auch deutlich, dass diese Aussage in erster Linie für basenreiche Laubwaldstandorte im Norddeutschen Tiefland gilt, auf denen auch die meisten bisherigen Arbeiten durchgeführt wurden. Allein der hohe Anteil alter Waldstandorte im Hügel- und Bergland zeigt, dass die Naturschutzdiskussion um historisch alte Wälder in Deutschland zu Recht bisher vorwiegend in Bezug auf das Norddeutsche Tiefland geführt wurde. Im Bergland sind die meisten jungen Waldstandorte nicht weit von alten entfernt oder grenzen sogar direkt an alte an, sodass eine Besiedelung mit waldtypischen Pflanzen leichter erfolgen kann. Unter solchen Bedingungen sind Indikatorarten historisch alter Wälder nicht nachweisbar (vgl. Dzwonko und Gawronski 1994).

Am deutlichsten ausgeprägt ist eine Bindung von Gefäßpflanzen an alte Waldstandorte in Gebieten mit geringem Waldanteil und hohem Fragmentierungsgrad der Waldflächen (Hermy 1994, Wulf 1994, 1997), wie dies auch für Teile des Norddeutschen Tieflandes gilt. Aber auch in den verschiedenen Tieflandregionen ist die Bedeutung alter Waldstandorte für den Erhalt der waldtypischen Biodiversität unterschiedlich hoch einzuschätzen. Während für das niedersächsische Tiefland (inklusive Bremen) der Anteil alter Waldstandorte unter einem Drittel der ohnehin geringen Waldfläche liegt (Tabelle 1), ist für die Tieflandsregionen der anderen deutschen Bundesländer nach Glaser und Hauke (2004) von Anteilen $\geq 50\%$ auszugehen (Schleswig-Holstein: 50 %, Mecklenburg-Vorpommern: 52 %, Brandenburg: 58 %, Sachsen-Anhalt 62 %). Die bundesweit niedrigsten Anteile haben die im Nordwestdeutschen Tiefland gelegenen Naturräume Schleswig-Holsteinische Marschen und Nordseeinseln (0 %), Ems- und Wesermarschen (1 %) sowie die Dümmergeestniederung und Ems-Hunte-Geest (9 %). Generell ist allerdings davon auszugehen, dass Glaser und Hauke (2004) bei der auf der Grundlage von CORINE Land Cover durchgeführten Auswertung den Anteil alter Waldstandorte im Tiefland etwas unterschätzen, da hier viele historisch alte Wälder unterhalb der Mindestflächengröße liegen. Es ist zu vermuten, dass die über die BZE II gewonnenen Flächenanteile (Tabelle 1) eher die tatsächlichen Größenordnungen widerspiegeln, da zusätzlich höher aufgelöste Informationsquellen einbezogen werden konnten. Auch für Brandenburg berechneten Wulf und Schmidt (1996) abweichend zu dem oben genannten Wert einen mit 65 % etwas höheren Anteil historisch alter Wälder an der gesamten Waldfläche.

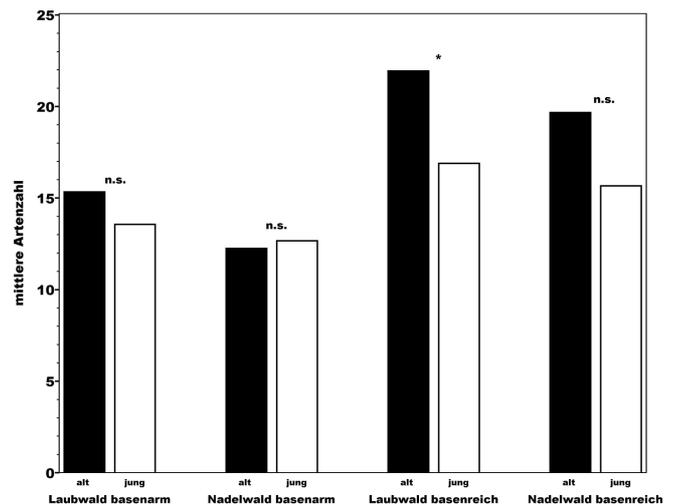


Abb. 4. Mittlere Artenzahl waldtypischer Gefäßpflanzen auf alten und jungen Waldstandorten im Tiefland. Bezugsfläche: 400 m²; Grenze basenarm/basenreich bei mR ≤ 5 . Prüfung auf Unterschiede zwischen alten und jungen Waldstandorten mit dem Rangtest von Wilcoxon für gepaarte Stichproben. n.s. = nicht signifikant, * = $p < 0,05$.

Average number of species of typically forest vascular plants in old and young forests in the plain. Reference area = 400 m², the divide between base nutrient rich and base nutrient poor is mR ≤ 5 . The checking for differences between old and young forest sites was carried out with Wilcoxon's test for paired random samples. n.s. = not significant, * = $p < 0,05$.

Mit Ausnahme von *Fraxinus excelsior* und *Glechoma hederacea* sind alle der im Rahmen der vorliegenden Untersuchung identifizierten Pflanzenarten mit Bindung an alte Waldstandorte (Tabellen 3 u. 4) bereits beschriebene Indikatorarten historisch alter Wälder und in den bei Hermy et al. 1999 und/oder Verheyen et al. 2003 aufgeführten Listen enthalten. *Fraxinus excelsior* wurde allerdings auch von Wulf (2004) als Indikatorart alter Waldstandorte eingestuft. Die Gewöhnliche Esche zählt wie auch *Athyrium filix-femina*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca gigantea*, *Glechoma hederacea* und *Scrophularia nodosa* zu einer Gruppe von Arten, die mit großer Wahrscheinlichkeit nicht aufgrund von Ausbreitungsschwierigkeiten, sondern wegen ihres ökologischen Schwerpunktes auf (wechsel-)feuchten Standorten im Tiefland eine Bindung an historisch alte Wälder zeigt. Solche Standorte sind aufgrund ihrer eingeschränkten Nutzbarkeit als Acker seltener entwaldet worden als frische oder trockene (vgl. Hermy und Stieperaere 1981, Wulf 1994, Heinken 1998).

Die Indikatorarten junger Waldstandorte (Tabellen 3 u. 4) sind zum einen Waldgefäßpflanzen mit Schwerpunkt im Offenland (vgl. Schmidt et al. 2003), die als „Relikte“ aus der Zeit der Entwaldung (Heide- oder Ackernutzung) interpretiert werden müssen – dies gilt für *Holcus lanatus* und *Hypochaeris radicata*. Zum anderen sind Störungszeiger (*Cerastium holosteoides*, *Taraxacum* sect. *Ruderalia*) und Neophyten (*Prunus serotina*, *Larix kaempferi*) generell typisch für Vegetationstypen mit geringer Habitatkontinuität (vgl. Zerbe 2007).

Auch wenn im Rahmen der vorliegenden Untersuchung sehr plausible Ergebnisse gewonnen werden konnten, die mit denen bisheriger Untersuchungen im Einklang stehen, bestätigte sich die von Kühn (2000) getroffene Aussage, dass beim floristischen Vergleich zwischen alten und jungen Waldstandorten das Ergebnis stark von der Methodik der floristischen Erfassung und der weiteren Behandlung der Daten (Gruppenzuordnung) abhängig ist. Dabei ist es sicher als besonderer Schwachpunkt der Diskussion um die Arten historisch alter Wälder zu bewerten, dass die methodische Herange-

hensweise der bisherigen Untersuchungen sehr uneinheitlich ist (vgl. Hermy et al. 1999, Wulf 2004). Dies wirkt sich vermutlich stärker aus als die Areale der untersuchten Pflanzenarten. Ein systematischer Ansatz, wie er in der vorliegenden Arbeit verfolgt wurde, kann zur Objektivierung der Diskussion beitragen. Von Nachteil ist jedoch, dass für seltene und gefährdete Arten sowie für seltene Waldtypen keine Aussagen statistisch absicherbar sind.

Naturschutzaspekte

Die Diskussion um die Bedeutung der Habitatkontinuität für die walddtypische Flora und Fauna ist – nicht nur in Deutschland – von Beginn an meist mit Naturschutzaspekten verknüpft worden (z. B. Peterken 1974, NNA 1994). Die Bewahrung oder Entwicklung einer möglichst vollständigen und typischen Artenausstattung von Waldökosystemen ist ein wichtiges naturschutzfachliches Ziel (Meyer und Schmidt 2008). In diesem Zusammenhang kann auch die Habitatkontinuität von großer Bedeutung sein. Als notwendiger Zeitraum für eine weitgehende Wiederherstellung des (gebiets-) typischen und vollständigen Arteninventars von Wäldern in Europa werden 350-800 Jahre angenommen (Peterken 1977, Rackham 1980, Falinski 1986, Otte 1996). Dabei bestehen offenbar Unterschiede zwischen verschiedenen Waldtypen. So ist das Regenerationspotenzial von Laubwäldern basenreicher Standorte geringer als das bodensaure Laubwälder, die weniger eng an Wälder gebundene Arten enthalten (Heinken 1998, vgl. Schmidt et al. 2003). Im Niedersächsischen Tiefland konnten sich bodensaure Laubwälder nach Entwaldung in weniger als 200 Jahren so weit regenerieren, dass sie floristisch den Beständen alter Waldstandorte bereits sehr ähnlich sind (Heinken 1998). Zum gleichen Ergebnis kommt Kühn (2000) für Stieleichen-Hainbuchen-Wälder der Westfälischen Bucht auf jungen Waldstandorten, deren Flora und Vegetation nach 120-170 Jahren weitgehend typisch ausgebildet ist. Es ist allerdings sehr fraglich, ob die Regeneration unter heutigen Rahmenbedingungen ebenso schnell möglich wäre (vgl. Kühn 2000, Otte 1996). Entscheidend im Hinblick auf das Regenerationspotenzial ist auch die Art der Nutzung zwischenzeitlich entwaldeter Standorte. So können bei Grünland- oder Heidenutzung mehr walddtypische Arten überdauern als bei Ackernutzung (vgl. Schmidt et al. 2003, Wulf 2004).

Neben dem Anteil alter Waldstandorte eines Naturraums ist aus naturschutzfachlicher Sicht auch die Naturnähe der Baumartenzusammensetzung von besonderer Bedeutung. So beträgt in der Lüneburger Heide, dem in Mitteleuropa größten zusammenhängenden Gebiet mit überwiegend jungen Waldstandorten, der Anteil von alten Laubwäldern rund 2 % (Glaser und Hauke 2004). Damit ist die Artenzusammensetzung der Wälder in der Lüneburger Heide wahrscheinlich weiter von ihrem Naturzustand entfernt als in jedem anderen deutschen Naturraum, und alte Laubwaldreste verdienen besonderen Schutz (Leuschner und Immenroth 1994).

Generell muss betont werden, dass für viele alt- und totholzwohnende Organismengruppen, z. B. epiphytische und epixyle Moose und Flechten (Ernst und Hanstein 2001, Homm 1999, Thiel und Preußing 2004, Vullmer 2001), Käfer („Urwaldreliktarten“, Müller et al. 2005), Pilze (Erdman et al. 2004) – anders als für die Gefäßpflanzen – nicht allein die Bewaldungskontinuität, sondern eine Altholz-Kontinuität von entscheidender Bedeutung ist. In diesem Sinne sind sie eher Indikatorarten alter Bäume als alter Waldstandorte, zumal einige dieser Arten auch in alten Baumgruppen außerhalb des Waldes gefunden werden können.

Vor dem Hintergrund der Diskussion um den Erhalt der biologischen Vielfalt von Wäldern sind geeignete Indikatoren für Biodiversitäts-Hotspots von zentraler Bedeutung (Meyer et al. 2009). Solche Indikatoren können innerhalb der Gruppe der Indikatorarten alter

Waldstandorte erwartet werden. Allerdings kommen seltene und gefährdete Indikatorarten historisch alter Wälder vorwiegend in großen Waldgebieten vor (u. a. Wulf 2004, Zacharias 1996, vgl. Zacharias und Brandes 1990). Kühn (2000) untersuchte die diagnostische Qualität von Indikatorarten alter und junger Waldstandorte. Die Wahrscheinlichkeit, mithilfe von vier der von ihm gefundenen Indikatorarten einen jungen Waldstandort anzutreffen, beziffert er mit 100 %, die Wahrscheinlichkeit, mit 2 Indikatorarten historisch alter Wälder einen alten Waldstandort zu treffen, mit 89 %. Ähnliche Ansätze verfolgten Hermy (1985) sowie Hermy et al. (1993). Problematisch ist jedoch, dass nur wenige gute Indikatorarten für einen größeren Teil Europas gültig sind (vgl. Wulf 1997, Kühn 2000). Eine Regionalisierung scheint daher – vergleichbar der von Roten Listen – unumgänglich. Allein zur Klärung des Alters eines Waldstandortes sollten im Zweifel historische Karten herangezogen werden. Nur dort, wo keine historischen Kartenwerke vorliegen, können Indikatorarten alter Waldstandorte wichtige Informationen liefern.

Abschließend muss noch betont werden, dass Wälder mit langer Habitatkontinuität auch ohne Nachweis von Indikatorarten eine große naturschutzfachliche Bedeutung haben können (z. B. als Referenzflächen). Dies gilt besonders für Regionen mit geringem Anteil alter Waldstandorte wie das Nordwestdeutsche Tiefland.

Ausblick

Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Ergebnisse zeigen, dass in der Diskussion um historisch alte Wälder eine sehr differenzierte Betrachtung notwendig ist. Dies betrifft insbesondere die Unterschiede zwischen naturräumlichen Regionen und zwischen Waldtypen im Hinblick auf die Bedeutung der Habitatkontinuität für die Artenausstattung ihrer Lebensgemeinschaften. Im Bezug auf populationsbiologische Fragestellungen (insbesondere Ausbreitung und Etablierung) im Zusammenhang mit dem Alter von Waldstandorten besteht weiterhin großer Forschungsbedarf. Für die Zukunft wären die Erarbeitung methodischer Standards für die Identifikation von Indikatorarten sowie für die Diagnose alter Waldstandorte mithilfe von Arten historisch alter Wälder wichtige Ziele.

Danksagung

Ute Bedarff, Egon Heubeck und Wolfgang Schmidt (alle NW-FVA) sowie Dr. Thomas Kompa (Göttingen), Dr. Gunnar Waesch (Gütersloh) und Dr. Martin Weckesser (Karlsruhe) danken wir für ihre Mitwirkung bei der Datenerhebung, dem Bundesamt für Naturschutz (BfN, Bonn) für die Überlassung von Geofachdaten zu alten Waldstandorten.

Literatur

- BMELV (Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz) 2006. Arbeitsanleitung für die zweite Bodenzustandserhebung im Wald (BZE II). 2. Aufl. Berlin
- Dzwonko Z., Gawronski S. 1994. The role of woodland fragments, soil types, and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothills. *Vegetatio* 111, 149-160
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. 2001. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. *Scripta Geobot.* 18
- Erdman M., Gustafson M., Stenlid J., Ericson L. 2004. Abundance and viability of fungal spores along a forestry gradient – responses to habitat loss and isolation? *Oikos* 104, 35-42
- Ernst G., Hanstein U. 2001. Epiphytische Flechten im Forstamt Sellhorn – Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. *NNA-Ber.* 2/2001, 28-85
- Falinski J.B. 1986. *Vegetation Dynamics in temperate lowland primeval forests.* Geobotany 8
- Glaser F.F., Hauke U. 2004. Historisch alte Waldstandorte und Hudewälder in Deutschland. Ergebnisse bundesweiter Auswertungen. *Angew. Landschaftsökol.* 61, 1-193
- Heinken T. 1998. Zum Einfluss des Alters von Waldstandorten auf die Ve-

- getation in bodensauren Laubwäldern des Niedersächsischen Tieflandes. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 37, 201-232
- Hermý M. 1985. Ecologie en fytosociologie van oude en jonge bossen in Binnen-Vlaanderen. Doctoraatsverhandeling, Rijksuniversiteit Gent
- Hermý M. 1994. Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. In: Boyle T.J.B., Boyle C.E. B. (eds.) Biodiversity, Temperate Ecosystems, and Global change. Berlin, Heidelberg, 123-144
- Hermý M., Stieperaere H. 1981. An indirekt gradient analysis of the ecological relationship between ancient and recent riverine woodlands to the south of Breges (Flanders, Belgium). Vegetatio 44, 43-49
- Hermý M., van den Brecht P., Tack G. 1993. Effects of site history on woodland vegetation. In: Broekmeyer M.E.A., Vos W., Koop H. (eds.) European forest reserves. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, 219-232
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C., Lawesson J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. Biol. Conserv. 91, 9-22
- Homm, T. 1999. Moose und Flechten des Hasbruches. Schriftenr. Waldentwickl. Nieders. 8, 52-63
- Kühn I. 2000. Ökologisch-numerische Untersuchungen an Wäldern in der Westfälischen Bucht. – Ein Beitrag zur Biodiversitäts- und Altwald-Forschung. Arch. Naturwiss. Diss. 12, 1-192
- Leuschner C., Immenroth J. 1994. Landschaftsveränderungen in der Lüneburger Heide 1770-1985. Dokumentation und Bilanzierung auf der Grundlage historischer Karten. Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 33, 85-139
- Meyer P., Schmidt M. 2008. Aspekte der Biodiversität von Buchenwäldern – Konsequenzen für eine naturnahe Bewirtschaftung. Beitr. Nordwestdt. Forstl. Versuchsanst. 3, 159-192
- Meyer P., Schmidt M., Spellmann H. 2009. Die „Hotspots-Strategie“ – Waldnaturschutz auf landschaftsökologischer Grundlage. AFZ/DerWald 64, 822-824
- Meynen E., Schmithüsen J. 1953-1962. Handbuch der Naturräumlichen Gliederung Deutschlands. Bad-Godesberg
- Müller J., Bussler H., Bense U., Brustel H., Flechtner G., Fowles A., Kahlen M., Möller G., Mühle H., Schmidl J., Zabransky P. 2005: Urwald relict species – Saproxyllic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. Waldökologie online 2, 106-113
- NNA (Norddeutsche Naturschutzakademie) (Hrsg.) 1994. Bedeutung historisch alter Wälder für den Naturschutz. NNA-Ber. 7
- Otte V. 1996. Das Alter des Waldstandortes als Ursache floristischer Unterschiede in Forsten des Alvensleber Hügellandes. Hercynia 30, 53-68
- Peterken G.F. 1974. A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. Biol. Conserv. 6, 239-245
- Peterken G.F. 1977. Habitat conservation priorities in British and European woodlands. Biol. Conserv. 11, 223-236
- Peterken G.F., Game M. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. J. Ecol. 72, 155-182
- Rackham O. 1980. Ancient woodland, its history, vegetation and uses in England. London
- Rackham, O. 1994. The illustrated history of the countryside. London
- Schmidt M., Ewald J., Fischer A., Oheimb G. v., Kriebitzsch W.U., Schmidt W., Ellenberg H. 2003. Liste der Waldgefäßpflanzen Deutschlands. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- u. Holzwirtschaft. 212, 1-68
- Szymank A., Hauke U., Rückriem C., Schröder E. 1998. Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000. Schriftenr. Landschaftspfl. Natursch. 53
- Thiel H., Preußing M. 2004. *Dicranum viride* (SULL. & LESQ.) LINDB. in Thüringen – Lebensraum, Vergesellschaftung, Verbreitung, Bestandsentwicklung, Schutz. Haussknechtia 10, 69-102
- Verheyen K., Honnay O., Motzkin G., Hermý M., Foster, D.R. 2003. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. J. Ecol. 91, 563-577
- Vullmer H. 2001. Moose in (Eichen-)Buchenaltbeständen auf historisch alten Waldstandorten im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. NNA-Ber. 2, 86-96
- Wulf M. 1994. Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt am Beispiel „historisch alter Wälder“. NNA-Ber. 7(3), 3-14
- Wulf M. 1997. Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. J. Veg. Sci. 8, 635-642
- Wulf M. 2004. Auswirkungen des Landschaftswandels auf die Verbreitungsmuster von Waldpflanzen, Konsequenzen für den Naturschutz. Diss. Bot. 392
- Wulf, M., Schmidt, R. 1996. Die Entwicklung der Waldverteilung in Brandenburg in Beziehung zu den naturräumlichen Bedingungen. Beitr. Forstwirtschaft. Landschaftökol. 30, 125-131
- Zacharias D. 1996. Flora und Vegetation von Wäldern der Querco-Fagetea im nördlichen Harzvorland Niedersachsens. Natursch. Landschaftspfl. Nieders. 35
- Zacharias D., Brandes D. 1990. Species area-relationships and frequency – Floristical data analysis of 44 isolated woods in northwestern Germany. Vegetatio 88, 21-29
- Zerbe S. 2007. Neophyten in mitteleuropäischen Wäldern. Eine ökologische und naturschutzfachliche Zwischenbilanz. Natursch. Landschaftspl. 39(12), 361-368