

Dynamik durch große wildlebende Pflanzenfresser – eine Voraussetzung für biologische Vielfalt *)

Frans VERA

Summary

The image of the primeval vegetation in the lowlands of Western and Central Europe is that of a closed canopy forest. The main evidence for that comes from abandoned arable land or abandoned pastures that spontaneously became covered with forest. The presence of indigenous large herbivores like Aurochs (*Bos primigenius*) and Tarpan (*Equus przewalski gmelini*), the wild progenitors of cattle and horse, would not have affected the forest because they would have lived there in very low densities. It was the introduction of livestock like cattle that would have led to the disappearance of the forest, because these animals would have prevented the successful regeneration of trees. Therefore the forest changed into open grassland or heath, a process known as a retrogressive succession. However, it is stated that this open land will revert to its natural state – the closed canopy forest – once livestock is removed. This is done in wood-pastures that are nowadays forest reserves, because livestock like cattle and horse were considered to be alien species, introduced by man.

These forest reserves are considered to be modern analogues of the primeval forest. However, in these forest reserves, light-demanding tree species like Pedunculate Oak (*Quercus robur*), Sessile Oak (*Q. petraea*) and Hazel (*Coryllus avellana*) disappear in the presence of shade tolerant species like Lime (*Tilia cordata* and *T. platyphyllos*), Elm (*Ulmus spp.*), Ash (*Fraxinus excelsior*), Sycamore (*Acer pseudoplatanus*), Field Maple (*A. campestre*), Beech (*Fagus sylvatica*) and Hornbeam (*Carpinus betulus*). They are ousted by these shade tolerant tree species. However, pollen analyses show that the light demanding species were present continuously in the primeval vegetation of the lowlands of Central and Western Europe together with the shade tolerant species. Therefore, the concept of the closed canopy forest as the primeval vegetation proves to be erroneous.

Contrary to that, light-demanding oak species and hazel do regenerate successfully in the presence of shade tolerant tree species in wood-pastures. The vegetation follows a cyclical process, in which large grazing ungulates like cattle and horse play an essential

role. The process is that in grazed grassland stands of thorny scrub evolve in which trees grew up being protected from damage by grazing, browsing and trampling by large ungulates. The thorny shrub species like Hawthorn (*Crataegus monogyna*) and Sloe (*Prunus spinosa*) act as so-called nurse species. Depending on whether the shrub remains solitary – like Hawthorn – or spreads clonally – like sloe – trees eventually developed into large open grown solitary trees or groves. The latter can reach a surface up to several hundreds of hectares. The thorny shrub species form a mantle and fringe vegetation around the grove. Hazel is among other light demanding shrub species part of this mantle and fringe vegetation. The grove advances in the open grassland with the speed the root suckers spread into the grassland. Within the grove, the shrubs disappear because of the shade of the canopy of the trees. The regeneration of trees is prevented there by shade because of the grazing, trampling and browsing by the large ungulates. This prevents the shade tolerant tree species that can grow up under the canopy of oak, to oust oak in the grove. This happens if the large ungulates are not there, as is proven in the forest reserves. If a gap in the canopy becomes established, the regeneration of trees is also prevented by the large ungulates. Because of that, the grove slowly degenerates into open grassland under the influence of large herbivores and „catastrophes“ such as drought and storms. Then, in the open grassland thorny nurse species establish themselves again and the whole process of establishing trees by nursing thorny shrub species begins anew. The cycle is closed.

By this process light demanding tree and shrub species persist in the presence shade tolerant species. This is consistent with the pollen data of the primeval vegetation. Therefore and because cattle and horse are considered not to be alien species, but proxies of the Aurochs and the Tarpan, the wood-pasture is considered to be the closest analogue of the primeval vegetation. The conclusion is that on places where trees can grow the primeval vegetation was not a closed canopy forest but consisted of a mosaic of grassland, scrub solitary trees and groves. In this park-like landscape various biotopes were permanently present but

*) Überarbeitete Fassung eines Referates zur Tagung „Bewahren durch Dynamik“ am 10. November 2004 in Regensburg, veranstaltet von der ANL in Kooperation mit der Universität Regensburg und dem Deutschen Verband für Landschaftspflege

not always in the same place. The process behind it is called the theory of cyclical vegetation turnover and is steered by large ungulates. Besides Aurochs and Tarpan, other indigenous ungulates like Red Deer (*Cervus elaphus*), European Bison (*Bison bonasus*) and Moose (*Alces alces*) will have contributed to the turnover of the vegetation as well. The consequences of this concept for nature conservation are taken into consideration, especially re-establishing the role of large ungulates in ecosystems. The results of some areas where this has been done are discussed.

Zusammenfassung

Die allgemeine Vorstellung vom ursprünglichen Wald im Tiefland von West- und Mitteleuropa ist geprägt durch das Bild des geschlossenen Waldes. Dies wird durch die Entwicklung von brachgefallenen Äckern und Weiden begründet, die sich spontan zu einem Wald entwickelt haben. Die ursprünglich heimischen Großherbivoren, wie zum Beispiel Aurochse (*Bos primigenius*) und Tarpan (*Equus przewalski gmelini*), die wilden Vorfahren von Rind und Pferd, haben angeblich keinen Einfluss auf den Wald gehabt, weil sie nur in geringer Dichte in den Wäldern gelebt haben. Die Naturverjüngung des Waldes wurde jedoch aufgrund der Waldweide mit Haustieren unterbunden. Deshalb hat sich der Wald in einem Prozess der retrogressiven Sukzession zu einem offenen Gras- oder Heidefeld verwandelt. Es wird jedoch behauptet, dass sich das Offenland wieder in seinen natürlichen Zustand verwandeln würde, sofern der Weidedruck beseitigt wäre. Dies geschah zum Beispiel in heutigen Waldreservaten, die früher Waldweiden waren. Deren Beweidung wurde aufgegeben, nachdem sich die Erkenntnis durchgesetzt hat, dass Rinder und Pferde unnatürliche Arten sind, die nur durch den Menschen künstlich eingebracht wurden.

Allgemein werden diese Waldreservate für moderne Analogien des ursprünglichen Waldes gehalten. In diesen Waldreservaten verdrängen jedoch schattentolerante Arten, wie zum Beispiel Linde, Ulme, Esche, Ahorn, Buche oder Hainbuche die lichtliebenden Arten, wie zum Beispiel Eiche und Hasel. Im Gegensatz dazu belegen jedoch Pollenanalysen, dass lichtliebende Arten immer zusammen mit schattenverträglichen Arten vorkamen. Deshalb muss das Konzept des geschlossenen Waldes als ursprüngliche Vegetation verworfen werden.

Ein Lebensraum, in dem lichtliebende Eichen und Hasel zusammen mit schattenverträglichen Arten vorkommen, sind Waldweiden. Dort verläuft die Vegetationsentwicklung in einem Zyklus, in dem Großherbivoren (z.B. Rind, Pferd) die entscheidende Rolle spielen: In solchen beweideten Gebieten kommen Dornsträucher auf, in denen verbissempfindliche

Baumarten vor Verbiss und Tritt geschützt sind und deshalb aufwachsen können. Diese Dornsträucher (z.B. Weißdorn oder Schlehe) fungieren somit als Ammengehölze für Baumarten ohne Dornen. Abhängig davon, ob die Sträucher einzeln weiterbestehen oder sich klonal zu Gebüschgruppen entwickeln, entstehen daraus einzelne Bäume oder kleinere Haine von bis zu mehreren hundert Hektar Größe. Diese sind von einem Mantelsaum aus Dornsträuchern umgeben, in dem auch die Hasel neben anderen lichtliebenden Sträuchern vertreten ist. Die Gebüschgruppen wachsen über Wurzelschösslinge weiter in das Offenland hinein. Im Inneren der Gebüschgruppen sterben die Sträucher jedoch unter dem Schatten der Baumkronen. Dadurch können die Großherbivoren die Haine wieder betreten, die die Regeneration von Bäumen durch Fraß und Tritt verhindern. Damit wird ebenfalls verhindert, dass schattenertragende Baumarten unter dem Kronendach keimen, aufwachsen und die lichtliebenden Eichen übergipfeln und schließlich verdrängen. Auch wenn sich eine Lücke im Kronendach bildet, verhindern die Weidetiere, dass dort Bäume aufwachsen. Somit degeneriert der Hain durch den Einfluss von Großherbivoren und „Katastrophenereignissen“ wie zum Beispiel Trockenheit oder Sturm in offenes Grasland. Dort können sich wiederum Dornsträucher als Ammengehölze ansiedeln, so dass sich damit der Zyklus schließt.

Durch diesen Zyklus können lichtliebende Baum- und Straucharten neben schattenverträglichen Arten vorkommen und somit die Ergebnisse der Pollenanalyse in Gebieten mit ursprünglicher Vegetation erklären. Deshalb und weil Rinder und Pferde nicht als naturfremde Arten, sondern als bestmögliche Stellvertreter von Aurochse und Tarpan angesehen werden können, muss die Waldweide als Analogie zur natürlichen, ursprünglichen Vegetation betrachtet werden.

Das heißt, dass überall wo Bäume wachsen können, nicht unbedingt ein geschlossener Wald geherrscht hat, sondern ein Mosaik aus Grasland, Sträuchern, Gebüschgruppen, einzelnen Bäumen und kleinen Hainen vorkam. In dieser parkartigen Landschaft waren die verschiedenen Biotoparten immer vorhanden, aber nicht immer an demselben Ort. Der Prozess dahinter wird als Theorie der zyklischen Vegetationsveränderung bezeichnet, der von großen Herbivoren gesteuert wird. Neben Aurochse und Tarpan haben einheimische Herbivore wie zum Beispiel Rothirsch, Bison und Elch eine wichtige Rolle gespielt. Dies hat zur Folge, dass die Rolle der großen Pflanzenfresser in der naturschutzfachlichen Diskussion höher bewertet werden muss als bisher. Einige Beispiele für die praktische Umsetzung dieser Erkenntnis werden in diesem Artikel vorgestellt.

1. Die natürliche Wald-Vegetation

Alle naturverbundenen Menschen haben eine Vorstellung, wie die Natur aussehen würde, wenn der Mensch nicht eingegriffen hätte. Im europäischen Tiefland wird diese Vorstellung von einem natürlich geschlossenen Wald, dem sogenannten Urwald bestimmt (ELLENBERG, 1986; PETEREKEN, 1996). Im Bialowieza-Nationalpark in Polen soll es noch einen solchen Urwald geben, der so wie vor der Kultivierung durch den Menschen aussieht. Deswegen stellt dieser Nationalpark gleichermaßen ein Wildniskonzept für das Flachland Europas dar (Foto 1), das durch die Theorie vom geschlossenen Wald geprägt wird.

Wie kam diese Theorie vom geschlossenen Wald als natürliche Vegetation im europäischen Tiefland zustande? Sie beruht auf Beobachtungen an der Sukzession von aufgelassenen Äckern und Weiden. Man geht davon aus, dass der Mensch die natürliche Vegetation durch seine Landwirtschaft zerstört hat. Sollte sich der Mensch einschließlich seines Weideviehs wieder zurückziehen, dann würde sich die natürliche Vegetation auch wieder spontan zurückentwickeln. Die spontane Entwicklung, die dann folgt, führt zu einem geschlossenen Wald. Der Wald sollte demnach die sogenannte Schlussformation oder Klimaxvegetation sein. Cotta, der erste moderne Forstwirt, fasste diese Überlegungen in seinem berühmten Buch aus dem Jahr 1816 „Anweisung zum Waldbau“ wie folgt zusammen: „Wenn die Menschen Deutschland verließen, so würde dieses nach 100 Jahren ganz mit Holz bewachsen sein“. DENGLER fügte 1935 im Kapitel „Der Wald als Schlussformation“ seines verbreiteten Lehrbuchs „Waldbau auf ökologischer Grundlage“ hinzu: „Der Wald als Schlussformation. Wir können das auch heute noch gelegentlich hier und da beobachten, wo einmal Neuland durch natürliche Ereignisse (an- oder Abschwemmungen, Erdbeben u. dgl.) entsteht oder wo der Mensch derartiges Neuland künstlich schafft (wie auf alten Kiesgruben, Steinbruchshalden, Wegeböschungen, auch auf aufgegebenen Weiden, Wiesen und Äckern, sog. Ödland). Meist bilden sich hier zuerst andere Vegetationstypen aus wie Grasfluren, Zwergstrauchheiden und Buschwerk. Aber schließlich findet sich ein Bäumchen nach dem andern ein, diese wachsen empor, schließen sich zusammen und verdrängen die waldfremden Elemente in den Unterstufen, während andere zum Walde gehörende sich ansiedeln. Schließlich findet sich bei genügender Größe der Fläche auch die Tierwelt ein. Am Ende dieser Reihenfolge, die man Sukzession genannt hat, steht als Schlussglied (Klimax) immer der Wald! ... Das Wort unseres forstlichen Altmeisters H. Cotta, dass Deutschland, wenn es von allen Menschen verlassen würde, in 100 Jahren wieder ganz von Wald bedeckt sein würde, gilt auch heute noch zu Recht!“ (DENGLER, 1935).

Durch diese Lehrmeister wurde ein Bild geprägt, das den Menschen in seiner Wahrnehmung der natürlichen Entwicklung geprägt hat, dass nämlich der Wald

diejenige von Menschen nicht beeinflusste und deswegen natürliche Vegetation darstellt. Diese Überlegung ist jedoch nur eine Theorie, weil es nirgendwo mehr eine unbeeinflusste Vegetation gibt. Die Theorie ist aber so allgemein akzeptiert, dass sie zu einem Paradigma geworden ist. Das bedeutet, dass wiederum viele andere Theorien darauf begründet sind.

Der Wald sollte als natürliche Vegetation des europäischen Tieflandes ein zyklisches Verjüngungsmodell durchlaufen (LEIBUNDGUT, 1959; 1978). Der Klimax- oder Schlusswald stellt die Optimalphase dar. Ihm folgt die Altersphase und dann die Zerfallsphase. In der letzten Phase stürzen einzelne Bäume um, wodurch Lücken im Kronendach entstehen. Dann fängt die Verjüngungsphase an, weil in den Lücken im Kronendach Sämlinge erfolgreich zu Bäumen heranwachsen können. Je mehr Bäume absterben, desto mehr Sämlinge wachsen zu Bäumen heran. Allmählich werden so alle alten Bäume durch junge Bäume ersetzt (LEIBUNDGUT, 1959; 1978; KORPEL, 1995). Deswegen bleibt der Wald ein Wald.

In den natürlichen Ökosystemen gab es früher Großsäuger, wie zum Beispiel Auerochse (*Bos primigenius*), Tarpan (*Equus przewalski gmelini*), Rothirsch (*Cervus elaphus*), Elch (*Alces alces*), Reh (*Capreolus capreolus*) und Wisent (*Bison bonasus*) (KOENIGSWALD, 2002). Die Dichte dieser Tiere müsste sehr niedrig gewesen sein, weil große Huftiere in hoher Dichte die Verjüngung von Bäumen verhindern (Iversen, 1960; 1973). Das heißt, die niedrige Dichte dieser Tiere wird aufgrund der Annahme geschlussfolgert, dass die natürliche Vegetation ein geschlossener Wald war.

2. Die Umwandlung des Urwaldes zur Kulturlandschaft

Ebenfalls ein Teil der Theorie des geschlossenen Waldes als natürlicher Vegetation Mitteleuropas ist die Öffnung des Waldes durch die Steinzeitbauern. Nach dieser Theorie haben sie Bäume gefällt und die Flächen gerodet um Felder anzulegen, Getreide anzubauen und um Vieh zu halten. Das Vieh wurde auch in den restlichen Wald getrieben. Durch Tritt und Verbiss hatten junge Bäume dort kaum eine Chance heranzuwachsen. Deswegen wandelte sich der Wald über parkartige Stadien schließlich zu offenem Grasland. In der wissenschaftlichen Literatur ist dieser Prozess als „retrogressive Sukzession“ beschrieben (ELLENBERG, 1986).

Das Eingreifen des Menschen in die Natur soll nach der Theorie den Wald hin zu einer Kulturlandschaft verändert haben. In der Kulturlandschaft mit offenen Landschaften können mehr Pflanzen- und Tierarten leben als in einem geschlossenen Wald. Darum soll der Mensch mit seinem Eingreifen die Natur bereichern haben. ELLENBERG (1986) schrieb bereits: „Mitteleuropa wäre ein eintöniges Waldland, wenn nicht der Mensch das bunte Mosaik der Äcker und Heiden,

Wiesen oder Weiden geschaffen hätte“. Ohne den Eingriff des Menschen hätte der Wald nach Ellenberg nur eine sehr geringe Biodiversität. Deswegen schätzen viele Naturschützer die Landwirtschaft im Besonderen, vor allem die präindustrielle Landwirtschaft. Sie behaupten, dass die Arten der offenen Landschaft ohne das Eingreifen des Menschen in unsere Natur nicht vorkommen könnten, weil es in der Naturlandschaft keine Analogien für solche Offenlandschaften gibt. Deswegen bräuchten wir die Landwirtschaft und die Bauern zum Schutz der Natur. Gleichzeitig sind die Forstwirte der Meinung, dass keine Haustiere im Wald gehalten und Wildtiere in geringer Dichte vorkommen sollten, da ansonsten der Wald Schaden nimmt (LANDOLT, 1866; BÜHLER, 1922; REMERT, 1991; KORPEL, 1995).

3. Überprüfung der Theorie

Theorien müssen überprüft werden. Die Theorie des geschlossenen Waldes kann anhand von Waldreservaten in Europa überprüft werden, wie zum Beispiel die Nationalparke Dalby Söderskog in Schweden und Bialowieza in Polen, den Natur- und Waldreservaten La Tillaie in Frankreich im Forêt de Fontainebleau bei Paris und im Neuenburger Urwald bei Wilhelmshafen, dem Hasbrucher Urwald zwischen Bremen und Oldenburg, der Sababurg im Reinhardswald bei Kassel und dem Rohrberg im Spessart in Deutschland (Vera, 2000). Diese Gebiete wurden sich selbst überlassen, um die Entwicklung zu einer natürlichen Vegetation zu beobachten.

Die genannten Gebiete sind aber alle ehemalige Waldweiden. Sie waren parkartige Landschaften mit Grasland, Sträuchern, vereinzelt Bäumen und Gebüsch (Wald) und wurden von Haustieren wie Pferd und Rind beweidet (Foto 2). Nicht nur das Grasland, auch der Wald wird von den Tieren genutzt. Als die Reservate gegründet wurden, sind Pferd und Rind entfernt worden, da man der Meinung war, dass diese Tierarten Fremdkörper im Wald sind und erst vom Menschen in die Natur gebracht wurden. Wenn es in den Wäldern Hirsche gab, wurde die Anzahl durch Abschuss niedrig gehalten, da man ansonsten befürchtete, dass keine Verjüngung der Bäume mehr stattfinden würde. Demnach entwickelte sich ein geschlossener Wald.

Die gängigen Theorien besagen, dass sich diese Reservate analog zum damaligen Urwald entwickeln. Wenn die Theorie stimmt, dann sollten dort auf die Dauer mindestens alle Baum- und Straucharten vertreten sein, die aufgrund von Pollenanalysen aus der Zeit bekannt sind, zu denen der Urwald seine optimale Ausprägung erreicht hatte. Das war im Atlantikum, vor 8 000 bis 5 000 Jahren der Fall. Es gab seinerzeit noch keine Landwirtschaft im europäischen Tiefland. Pollenanalysen aus diesem Zeitraum zeigen, dass in der vom Menschen unbeeinträchtigten Vegetation lichtbedürftige Arten wie zum Beispiel Eiche (*Quer-*

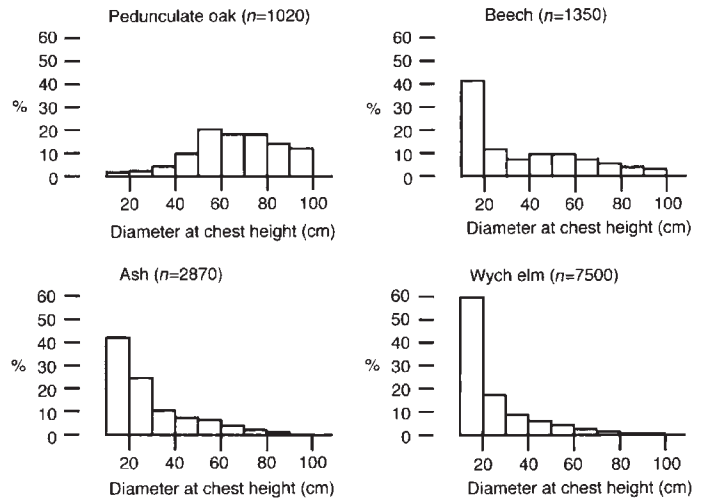
cus petraea und *Q. robur*) und Hasel (*Corylus avellana*) zusammen mit schattenverträglichen Arten wie Linde (*Tilia platyphyllos* und *T. cordata*), Rüster (*Ulmus spp.*) und Esche (*Fraxinus excelsior*) in der natürlichen Vegetation sehr gut vertreten waren (HUNTLEY und BIRKS, 1986; KALIS, 1988; KALIS & BUNNINK, 1990; KOENIGSWALD, 2002). Dass es sich im Atlantikum um einen Wald handelt, ist aber eine Interpretation der Pollendaten.

4. Lichtbedürftige Baum- und Straucharten verschwinden

Wie schon erwähnt wurde mit der Einrichtung der Waldreservate die Beweidung der Waldweiden mit Rind und Pferd aufgegeben. Die Waldreservate sollten sich dann zu einer Analogie des damaligen Urwaldes entwickeln (LÖDL et al., 1977; BROEKMEYER et al., 1993). In dem geschlossenen Wald, der sich danach spontan entwickelte, verschwanden aber die lichtbedürftigen Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* und *Q. petraea*), sowie die Hasel (*Corylus avellana*). Die Arten verjüngten sich nicht oder kaum mehr und werden von schattenertragenden Arten wie zum Beispiel Buche (*Fagus sylvatica*), Sommer- und Winterlinde (*Tilia platyphyllos* und *T. cordata*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Rüster (*Ulmus spp.*), Feldahorn (*Acer campestre*), Bergahorn (*A. Pseudoplatanus*) und Hainbuche (*Carpinus betulus*) verdrängt (VERA, 2000). Im Nationalpark Dalby Söderskog (36 ha) verschwand zum Beispiel die Eiche und die Bedeckung der lichtbedürftigen Sträucher wie zum Beispiel Hasel, Gräser und Kräuter nahm innerhalb von 40 Jahren um 50 % ab (MALMER et al., 1978). Die lichtbedürftigen Arten wurden von schattenverträglichen Baumarten wie zum Beispiel Buche (*Fagus sylvatica*), Esche und Bergulme (*Ulmus glabra*) verdrängt. Bei den schattenverträglichen Baumarten sieht man in den Durchschnittsklassen zahlreiche Jungpflanzen. Die Individuenhäufigkeit nimmt mit zunehmender Altersklasse ab (Abb. 1). Zuletzt bleiben nur wenige große Bäume übrig. Nach Vorstellung der Forstwirte handelt es sich dabei um eine umgekehrte J-Kurve, die eine gesunde Population mit der Fähigkeit zur Verjüngung repräsentiert (CHRISTENSEN, 1977; KOOP & HILGEN, 1987; BERNADZKI et al., 1998)). Hingegen zeigt die lichtbedürftige Eiche eine glockenförmige Populationsentwicklung. Das heißt, es gibt keine jungen Bäume mehr, weil gleichzeitig immer mehr alte Bäume verschwinden. Die glockenförmige Verteilung indiziert somit eine austerbende Population (CHRISTENSEN, 1977; KOOP & HILGEN, 1987). Ein zweites Beispiel ist eines der ältesten Forstreservate in Europa, nämlich La Tillaie im Forêt de Fontainebleau bei Paris. Es wurde um 1860 gegründet, dank der Anstrengungen einer Gruppe von Malern um den Romantiker Rousseau. Sie wollten die Waldweide mit den beeindruckend großen, alten und knorrigen Eichen gegen Forstwirte schützen, die die Eichen zugunsten einer rationellen Forst-

Abbildung 1

Die **prozentuale Verteilung der Größenklassen** (Durchmesser auf Brusthöhe >10 cm) der Stieleiche (*Quercus robur*; n=1020) (links oben), der Buche (*Fagus sylvatica*, n=1350) (rechts oben), der Esche (*Fraxinus excelsior*, n=2870) (rechts unten) und der Bergulme (*Ulmus glabra*, n=7500) (rechts unten) (nach MALMER et al., 1978, übernommen mit Erlaubnis von CABI aus F.W.M. Vera, 2000).



wirtschaft mit Kiefern beseitigen wollten (TENDRON, 1983; KOOP, 1989). Die Gruppe von Malern lebte um die Mitte des 19. Jahrhunderts im Dorf Barbizon am Wald von Fontainebleau. Diese sogenannte Schule von Barbizon malte dort aus unmittelbarem Erleben der Natur, was damals eine revolutionäre Auffassung von Landschaftsmalerei war. Nach Gründung des Reservates sind die Eichen im Laufe der Jahre jedoch abgestorben und letztlich von schattenverträglichen Buchen und Hainbuchen ersetzt worden (LEMÉE, 1978; 1987; KOOP & HILGEN, 1987).

Nicht nur im europäischen Tiefland, sondern auch im Osten der Vereinigten Staaten werden in Waldreservaten lichtbedürftige Eichen (*Quercus spec.*) durch schattenverträgliche Arten wie zum Beispiel Linde (*Tilia spec.*), Ahorn (*Acer spec.*), Ulme (*Ulmus spec.*), Buche (*Fagus spec.*) und Esche (*Fraxinus spec.*) verdrängt (VERA, 2000; FRELICH & REICH, 2002; ABRAMS, 2003).

Allerdings gibt es in Eichenwäldern jedes Jahr zahlreiche junge Sämlinge. Deswegen wird in der Literatur angegeben, dass sich die Eiche auch im geschlossenen Wald natürlich sehr gut vermehrt. Das Problem ist aber, dass es zwar sehr viele Sämlinge geben kann, aber nach vier bis fünf Jahren sterben die jungen Eichen wieder ab. Das ist durch das hohe Lichtbedürfnis der Eichen bedingt. Bei vollem Tageslicht (100%) wachsen alle Baumarten gleich gut ohne große Unterschiede zwischen den Arten. Bei 0% Tageslicht wächst keine Baumart, aber dazwischen gibt es große Unterschiede. Schattenverträgliche Arten wie zum Beispiel die Buche, Linde und Ahorn wachsen bei geringerem Tageslicht besser als die Eiche und gehen aus dem Konkurrenzverhältnis dominant hervor (VERA, 2000).

Wie bereits erwähnt, ist die Eiche eine lichtbedürftige Art. Die gängige Theorie besagt, dass sich Eichen und andere Bäume dort vermehren, wo sich Lücken im Kronendach bilden. Die Entwicklungen in den Waldreservaten zeigen, dass dies für die Eiche jedoch nicht zutrifft. Sie wird auch dort von schatten-

verträglichen Arten verdrängt. Das geschieht sowohl in kleinen wie in großen Lücken im Kronendach (PONTAILLER et al., 1997; HOUTZAGER et al., 2000). Es geschieht ebenfalls in offenen Sturmflächen, obwohl oft behauptet wird, dass derartige Lichtbedingungen der Eiche entsprechen (VERA, 2000). Das Problem in diesem Fall ist aber, dass es im Wald bereits eine Vorverjüngung von schattenverträglichen Bäumen gibt. Sobald das Kronendach vom Sturm zerstört wird, wachsen die schattenverträglichen Baumarten empor und haben wegen der Vorverjüngung bereits einen Vorsprung. Sie wachsen schneller als die Eiche, selbst wenn sie unter einer solchen stehen. Die Eiche kann sich deswegen auch in großflächigen Windwürfen nicht erfolgreich vermehren (SPURR, 1956; PETERSON und PICKET, 1995; PONTAILLER et al., 1997).

5. Die Waldweide mit nicht-linearer, zyklischer Sukzession

Im Gegensatz zu Waldreservaten vermehren sich Eichen und auch andere lichtbedürftige Arten sehr gut in Gesellschaft von schattenverträglichen Arten in parkartigen Waldweiden. Es stellt sich deshalb die Frage, ob die Waldweide eine bessere Analogie für die natürlichen Vegetation als der geschlossene Wald darstellt. Große pflanzenfressende Großsäuger wie Rind und Pferd, die die Waldweiden prägen, gab es auch früher, nämlich Auerochs und Tarpan. Hausrind und Hauspferd sind – obwohl domestiziert – ihre Nachkommen. Sie sind deswegen keine Fremdkörper im europäischen Tiefland, die aus der Natur entfernt werden müssten und können als moderne Analogien von Auerochs und Tarpan betrachtet werden.

In Waldweiden wechseln sich Grasland, Sträucher, solitäre Bäume und Gebüsche ab (Foto 3). Wie zuvor erwähnt werden Waldweiden von großen Huftieren wie zum Beispiel Rind und Pferd beweidet. Innerhalb des Graslandes tauchen immer wieder Sämlinge von Bäumen und Sträuchern auf, die entweder lichtbedürftig oder schattenverträglich sind. Sie werden wie



Foto 1

Der **Nationalpark Bialowieza in Polen** wird als letzter ursprüngliche Urwald des europäischen Tieflandes betrachtet (Foto: F.W.M. Vera)



Foto 2

Die mit Rindern und Pferden besetzte **Waldweide im Borkener Paradise** in Deutschland (Foto: F.W.M. Vera)



Foto 3

Waldweide im Französischen Jura mit Pferden. Zu sehen ist ein Mantel aus Saumvegetation, Schlehe und Hasel, woraus Bäume wie zum Beispiel Eichen aufkommen (Foto: F.W.M. Vera)

Foto 4

Eichen kommen im Borkener Paradies in Deutschland unter dem Schutz des Weißdornes auf, der als Ammengehölz (*nurse species*) dient (Foto: F.W.M. Vera)



Foto 5

Die **Waldweide Borkener Paradies** in Deutschland. Die Büsche sind umgeben von Mantel- und Saumvegetation. Charakteristisch sind die rundlich geformten Büsche, da sich die Schlehe in alle Richtungen gleichermaßen ausdehnt. Dazwischen befindet sich Grasland. Die jüngsten Bäume stehen am Rande der Büsche (Foto: F.W.M. Vera)



Foto 6

Denny Wood in New Forest. Innerhalb der Büsche sind die ältesten Bäume abgestorben. Durch Beweidung hat sich ein kurz gefressener Rasen gebildet (Foto: F.W.M. Vera)



Gräser und Kräuter weggefressen oder zertrampelt. Überleben können sie jedoch, wenn sie neben Pflanzenarten stehen, die von den Tieren gemieden werden. Das sind zum Beispiel mit Stacheln und Dornen bewaffnete Straucharten wie Schlehe (*Prunus spinosa*) oder Weißdorn (*Crataegus monogyna*). Dornsträucher schützen die jungen Bäume wie Stacheldraht gegen Fraß und Tritt (POTT & HÜPPE, 1991; VERA, 2000; BAKKER et al., 2004; Foto 4). Sämlinge von Bäumen und Sträuchern, die innerhalb oder neben einer Schlehe oder eines Weißdornes aufkommen, bleiben geschont und wachsen erfolgreich in Anwesenheit von großen Huftieren heran. Einerseits kommen vom Wind verbreitete Samen der Baumarten wie zum Beispiel Linde oder Ulme durch Zufall in die Nähe der Dornsträucher. Andererseits wird die Aussaat der Eiche von Eichelhähern gefördert (SCHUSTER, 1950; BOSSEMA, 1979; VULLMER & HAUSTING, 1995). Der Eichelhäher gräbt die Eichel an ganz bestimmten Orten ein, an denen er sie wiederfinden kann. Er braucht eine Orientierungshilfe im Feld, dafür eignen sich die Sträucher in der Graslandschaft. Diese Orte sucht er dann im Winter auf, um die Eichel auszugraben, zu schälen und zu fressen. Manchmal überdauert das Versteck bis in den Frühling. Dann ist die Eichel bereits gekeimt und hat schon einen ersten Blätterkranz gebildet. Der Eichelhäher kommt mit seinen Jungen, die noch kaum fliegen können, und zieht die Sämlinge empor, bis die Eichel, die noch immer an der Pfahlwurzel festhaftet, aus den Boden kommt, schält die Eichel und verfüttert die Keimblätter an die Jungen. Die lange Pfahlwurzel der jungen Eiche bleibt jedoch im Boden, und die Eiche kann weiterwachsen (BOSSEMA, 1979). Es ist dem Eichelhäher zu verdanken, dass es sich bei den Sämlingen innerhalb oder neben den Dornengebüschen meistens um Eichen handelt. Auch die lichtbedürftige Hasel findet man dort. Sie wird durch den Kleiber ausgebreitet. Der Kleiber „pflanzt“ ähnlich wie der Eichelhäher die Nüsse der Hasel im Grasland in der Nähe oder innerhalb der Dornsträucher. Die Schlehengebüsche werden auch von vielen anderen Vogelarten besucht, die Beeren von Sträuchern gefressen haben (HERRERA, 1984; SNOW & SNOW, 1988; KOLLMANN, 1992). Samen dieser Sträucher werden mit dem Kot ausgeschieden. Somit tauchen hier auch andere lichtbedürftige Arten, wie zum Beispiel Liguster (*Ligustrum vulgare*), Spindelstrauch (*Euonymus europaeus*), Wacholder (*Juniperus communis*) und Traubenkirsche (*Prunus padus*) auf oder Bäume wie Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*), Elsbeere (*S. tormentalis*), Mehlbeere (*S. aria*), Speierling (*S. domestica*), Vogelkirsche (*Prunus avium*), Wildbirne (*Pyrus piraster*) und Wildapfel (*Malus sylvestris*). Diese Arten können hier geschützt aufwachsen.

Wie bereits ausgeführt, können Sämlinge von Bäumen und Sträuchern überall auf dem Grasland keimen, aber nur in Schutz eines Ammengehölzes (*nurse species*) haben sie eine Chance aufzuwachsen. Wenn die Bäume heranwachsen, werden die Kronen

immer größer, und schließen sich. Sie werfen Schatten, wodurch die lichtbedürftigen Sträucher absterben, aus denen die Bäume emporgewachsen sind. Die Schlehe breitet sich durch vegetative Vermehrung immer weiter kreisförmig ins Grasland aus. Somit wächst auch der Saum immer weiter ins Grasland hinein. Die Großsäuger können das nicht verhindern, sehr wohl aber die Kaninchen, weil sie die jungen Sprosse aus der Wurzelbrut schälen, wodurch diese absterben (BAKKER et al., 2004). Innerhalb der Saum- und Mantelvegetation können sich immer wieder junge Bäume entwickeln. Deshalb bildet sich ein konvexes Schlehengebüsch mit einem Saum und einer Mantelvegetation, worin sich lichtbedürftige Gehölze befinden. So entstehen Baumgruppen, die von Gebüsch ummantelt sind, und Büsche, die wie Wald wirken. Sie sind so groß, wie das Schlehengestrüpp ins Grasland hineinreicht. Der dornige Mantel und die Saumvegetation, die die buschartigen Bäume umgeben, wurden in historische Zeiten „Haga“ oder „Hecken“ genannt (VERA, 2000). Die ältesten Bäume befinden sich in der Mitte. Je weiter man nach außen kommt, desto jünger werden die Bäume. Die jüngsten Bäume trifft man in der Strauchschicht der Mantel- und Saumvegetation an. (Foto 5).

Innerhalb der Gebüschgruppen oder des Waldes kann keine erfolgreiche Verjüngung von Bäumen stattfinden, weil dies durch Schatten verhindert wird. Dadurch wachsen dort auch keine Sträucher. Sie sind durch die Beschattung der Bäume eingegangen. Irgendwo entsteht einmal eine Lücke in der „Haga“ oder der Gebüschgruppe. Dadurch kommen die Weidetiere in den Bereich der Gebüschgruppen hinein, um zum Beispiel den Stechfliegen zu entkommen. Die Tiere verhindern in den Gebüschgruppen die Verjüngung und das Aufwachsen von schattenverträglichen Baumarten unter den Eichen. Dies würde ohne die Tiere genauso wie in den Waldreservaten geschehen. Deswegen werden die Eichen in den Büschen auf der Waldweide weder durch die Weidetiere noch durch andere schattenverträgliche Baumarten beseitigt (VERA, 2000). Die ältesten Bäume, welche im Großen und Ganzen in der Mitte der Gebüschgruppen stehen, sterben als Erste. Dadurch bildet sich eine Lücke im Kronendach durch die das Licht den Boden erreicht. Tiere bringen dort mit ihrem Dung die Samen des Graslandes ein, und langsam entwickelt sich ein kurzgehaltener Rasen (BOKDAM, 2003). Dort findet vorerst keine erfolgreiche Verjüngung der Bäume statt, weil die großen Huftiere die Sämlinge entweder zertrampeln oder abfressen. Es fehlten schützende Dornsträucher von Anfang an. Solange die Grasflächen sehr intensiv beweidet werden, haben Dornsträucher auch keine Chance sich anzusiedeln, da während der ersten Vegetationsperiode die Dornen noch nicht ausgehärtet sind und die Sämlinge von Dornsträuchern deshalb von den Tieren gefressen werden. Immer mehr Bäume sterben, ohne dass Baumsämlinge erfolgreich aufwachsen können. Trockenheit und Pilze können das Absterben alter Bäume beschleunigen. Deswegen breiten sich

die offenen Grasflächen von der Mitte immer weiter aus (Foto 6). Somit wandelte sich der Busch oder Wald über parkartige Stadien schließlich zu offenem Grasland – ein Prozess, der in der wissenschaftlichen Literatur als „retrogressive Sukzession“ benannt ist (ELLENBERG, 1986). Allmählich verwandeln die großen Huftiere den Baumbusch in Grasland. Irgendwann ist der Rasen dann so groß, das die Tiere einfach nicht mehr überall hinkommen, und es besteht wieder die Möglichkeit zur Ansiedelung von Dornsträuchern. Somit kann der Zyklus wieder von Neuem beginnen: Vom Grasland, über Dornsträucher zum Gebüsch und dann wieder zu Grasland. Folglich wird jedes Grasland zu einem (Baum-)Gebüsch und jedes (Baum-)Gebüsch wieder zum Grasland. Es ist eine nicht lineare, zyklische Sukzession (VERA, 2000). Das ist die Dynamik einer Landschaft, die von großen Herbivoren gesteuert wird. Sie fördern die Verjüngung im Grasland und verhindern die Verjüngung im Wald, wodurch der Zyklus sich schließt. Typisch für die Umwandlungsphase vom Busch zum offenem Grasland sind sehr alte Eichen, die eine zweite sehr niedrige Krone ausbilden wie zum Beispiel in Chatsworth House, England. Dort gibt es über fünfhundertjährige Eichen. Diese Bäume sind die letzten Refugien für viele seltene Käfer- und Pilzarten (ALEXANDER, 1998).

Der Zyklus von Grasland zu einer Landschaft mit Bäumen ist in unterschiedlichen Variationen möglich. So hat zum Beispiel auch Heidekraut (*Calluna vulgaris*) die Fähigkeit, die Eiche zu schützen. Dann darf aber die Fläche nicht mit Schafen – die Exoten sind – beweidet werden. Schafe schälen verholzte Arten in stärkerem Maße als Rinder (MITCHELL &

KIRBY, 1990; BUTTENSCHÖN & BUTTENSCHÖN, 1978; 1985; Van WIEREN, 1996). Schafe fressen Heidekraut sehr kurz ab und öfter auch junge Bäume. Bei einer Rinderbeweidung hingegen entstehen sehr viele alte Sträucher, die die Eichen schützen. Auch der Wacholder dient als Ammengeholz für die von Eichelhähern gepflanzten Eichen. Die Eiche kann ungestört im Wacholder aufwachsen. Ist sie dann groß und beschattet den Wacholder stirbt dieser ab, da er ebenfalls eine lichtbedürftige Art ist. Es entsteht ein Bild mit weit auseinander stehenden Eichen oder kleinen Gruppen von Eichen auf der Heide, wie es auf der Lüneburger Heide zu sehen ist. Vereinzelt Eichen entstehen ebenfalls, wenn der Weißdorn als Schutzart für junge Bäume fungiert. Da der Weißdorn sich nicht vegetativ vermehren kann wie die Schlehe, kann aus einem Strauch meist nur ein Baum empor wachsen. Dadurch entsteht eine savannenartige Landschaft. Die Fichte verjüngt sich in beweideten Gebieten ebenfalls durch Dornsträucher wie zum Beispiel die Schlehe. Somit können sich alle Baumarten, egal ob schattenverträglich oder lichtbedürftig, auf den Waldweiden verjüngen. Dies ist bedingt durch die Sukzessionssteuerung der großen Herbivoren. Es gibt in Waldweiden alle denkbaren Biotoptypen mit allen Übergängen. Dadurch sind sie sehr artenreich (HARDING & ROSE, 1986; POTT & HÜPPE, 1991; HONDONG et al., 1993; ALEXANDER, 1998).

6. Waldreservate – eine Mischung aus zwei Systemen

Die Darstellung einer Waldweide ist auf einer Karte aus dem Jahre 1830 in Bialowieza, Polen zu sehen (Abb.2). Dieses Gebiet wurde seit Jahrhunderten be-

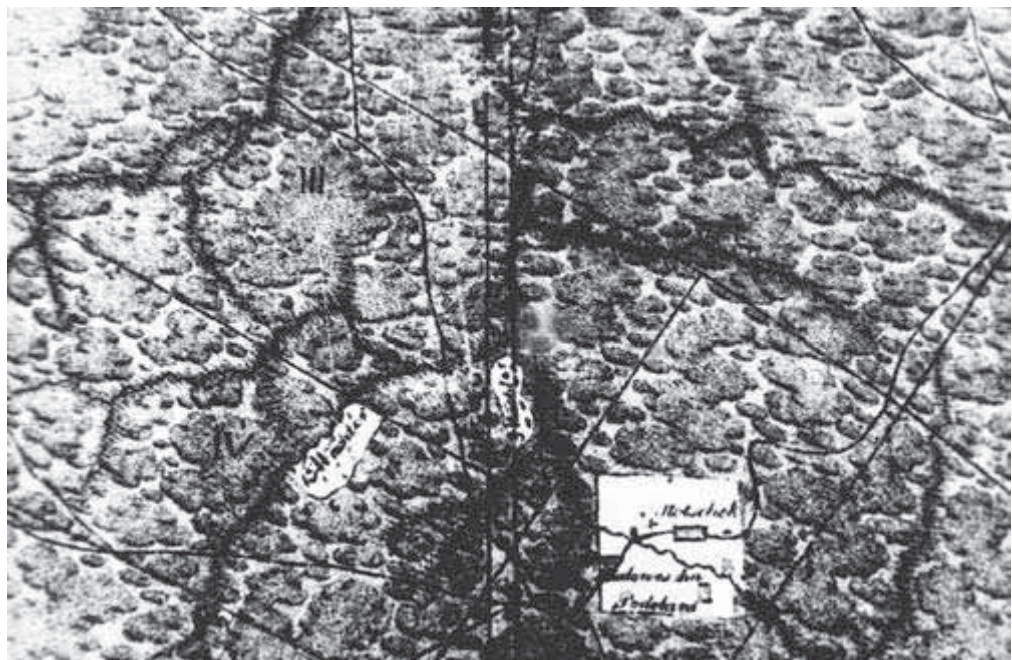


Abbildung 2

Eine **Karte des Waldes in Bialowieza** mit Eichen (1830). Die Karte zeigt, dass der Wald aus konvex geformten Büschen aufgebaut war und offenes Gelände in den Zwischenräumen enthielt, das sicher Grasland war (Foto: K. Peters)

weidet. Der 6000 ha große Nationalpark innerhalb des Waldes wurde bis zu dessen Gründung als Nationalpark im Jahre 1921 beweidet. Nach der Vertreibung des Weideviehs hat sich das Schutzgebiet wie viele ehemalige Waldweiden in Europa zu einem geschlossenen Wald entwickelt. So entstand ein Waldbild, welches wir jetzt unter dem Begriff „letzter Urwald in Europa“ kennen. In dem heutigen Wald des Nationalparkes gibt es noch viele Eichen. Der Eichenbestand ist aber so alt, dass sein Entstehen auf die Waldweide und deshalb auf die Anwesenheit von großen Huftieren wie zum Beispiel Rindern zurückzuführen ist. Das ist auch in anderen ehemaligen Waldweiden der Fall, die jetzt Waldreservate sind (VERA, 2000). Die lichtbedürftige Eiche kommt dort zusammen mit schattenverträglichen Linden, Ulmen, Hainbuchen und Buchen vor. Die Ursache dessen ist nicht, dass die Eiche sich erfolgreich im Waldreservat verjüngt hat, sondern eine Nachwirkung der Waldweide. Unter Berücksichtigung der Historie wird klar, dass die Waldreservate tatsächlich eine Mischung aus zwei unterschiedlichen Systemen sind, nämlich der Waldweide und der Waldreservate. Die Waldreservate mit Eichen und schattenverträglichen Baumarten wurden aber wie ein System aufgefasst und zur vegetationskundlichen Charakterisierung als Eichen-Linden-, Eichen-Hainbuchen-, oder Eichen-Buchen-Formation beschrieben. In diesem System können die Eichen auf die Dauer aber nicht zusammen mit schattenverträglichen Linden, Hainbuchen und Buchen existieren, wie die spontane Entwicklung in Waldreservaten zeigt.

7. Hausrind und Hauspferd – moderne Analogien von Auerochs und Tarpan

Wie bereits erwähnt sind Rind und Pferd heimische Arten im europäischen Tiefland. Hausrind und Hauspferd sind nur etwas abgeänderte Formen von Auerochse beziehungsweise Tarpan. Das Hausrind hat meiner Meinung nach in der Waldweide den Auerochsen ersetzt, das Hauspferd den Tarpan und das Hausschwein das Wildschwein. In der Waldweide wurden sehr viele Schweine mit den Eichel gemästet, die eine intensive Bodenstörung mit sich gebracht haben. Dies stellt ein Analogon für die Bodenbearbeitung von Wildschweinen dar. Das Schaf gehört nicht in diese Reihe, weil es ein Exot ist. Die Einführung von Hausrind, Hauspferd und Hausschwein durch die Steinzeitbauern war demnach nichts Neues für die Dynamik in den natürlichen Gebieten, weil es sich nur um eine domestizierte Form der schon anwesenden Wildformen handelte. Weidevieh war also kein neues Element in der Natur Mitteleuropas und sollte im Rahmen des Naturschutzes genauso wenig wie Wildtiere ausgeschlossen werden. Viele Pflanzenarten wie auch Eiche und Hasel sind zum Beispiel 200 000 bis 300 000 Jahre mit dieser Rinderart zusammen vorgekommen (ANDERSON, 1989; TALLIS, 1991). Erst seit einigen Jahrhunderten sind sie von einander getrennt. Dass in den Reservaten keine

Tiere wie zum Beispiel Rind und Pferd leben dürfen, entspringt lediglich der Theorie vom geschlossenen Wald. Nachdem die Beweidung aus den Reservaten ausgeschlossen wurde, ist der geschlossene Wald wie ein Anachronismus entstanden (BARLOW, 2002; BAKKER et al., 2004). Demnach ist dort die Biodiversität stark zurückgegangen.

In der Waldweide verjüngen sich auch Bäume bei einer sehr hohen Besatzdichte mit großen Huftieren, weil die jungen Bäume von Ammengehölzen (*nurse species*) geschützt sind. Historische Daten zeigen, dass Rothirsche in 30 mal höheren Dichten vorkamen, als in derjenigen Dichte, bei der heutzutage die Verjüngung des Waldes angenommen wird (VERA, 2000). In manchen Gebieten existieren Pferde, Rinder und Rothirsche in einer Biomassedichte von 187 kg/ha (RACKHAM, 2003). Dies entspricht den Dichten in afrikanischen Wildreservaten (SCHRÖDER, 1974; DRENT and PRINS, 1987).

Über das Verhalten einiger großer Huftierarten unter natürlichen Bedingungen wissen wir noch wenig. Zum Beispiel ist beim Wisent noch vieles ungeklärt, weil diese Art in der Wildbahn ausgestorben ist. An einigen Orten in Europa wurde sie wieder eingeführt (PUZEK, 2004). Die Tiere werden auf sehr niedriger Dichte gehalten, weil sie sonst den Wald schädigen (FALINSKI, 1986; ANONYMUS, 2002; PUZEK, 2004). Dafür bekommen sie zum Beispiel im Nationalpark Bialowieza reichlich Zufütterung mit Heu und Futterrüben (KRASINSKI, 1978; persönliche Observation, F.W.M. VERA, 1985; FALINSKI, 1986).

Allgemein wird angenommen, dass das Wisent ein typisches Waldtier ist (PUZEK, 2004). Wenn man die Futterwahl der Tiere ansieht, kann man bezweifeln, ob die Typisierung als Waldtier richtig ist, da ihr Futter zu einem großen Teil aus Gras besteht (FALINSKI, 1986; PUZEK, 2004). Das Gras muss sogar besser verdaulich sein als das Futter für Rinder. Das heißt, der Gehalt von Zellulose muss niedriger sein (Van SOEST, 1982; PUZEK, 2004). Im Wald von Bialowieza wird der geschlossene Wald des Nationalparks von den Wisenten nahezu gemieden (FALINSKI, 1986; JEDRZEJEWSKA et al., 1994; KRASINSKA & KRASINSKI, 1998). Deshalb werden die Wiesente im Wald von Bialowieza zugefüttert, um das Schälen der Bäume, insbesondere der Eiche, auch außerhalb des Nationalparks zu verhindern (BOROWSKI und KOSAK, 1972; FALINSKI, 1986). In Bialowieza und in der Nähe von Moskau wurde beobachtet, dass die Wisente Fichten schälen (VERA, persönliche Beobachtung, 1985; 2004). Die Bäume fangen dann schnell zu faulen an, und es genügt ein geringer Windstoß, die Bäume zusammenbrechen zu lassen. Spindelsträucher werden von ihnen nicht nur geschält, sondern auch vollkommen auseinander geschlagen. Somit haben die Tiere einen großen Einfluss auf den Baum- und Strauchbestand und können den Anteil offener Flächen in der Landschaft erhöhen. Die Tiere beschleunigen den Wechsel von Wald in offenes Gelände.

Auch der Elch frisst Bäume und Sträucher. Er hat die Wirkung einer Baumschere. Er ist jedoch im ganzen europäischen Tiefland ausgerottet und deswegen wissen wir nicht viel über seinen Einfluss auf die natürliche Vegetation. Weil er verschwunden ist, nimmt man an, dass der Elch eine boreale Art ist. Das stimmt aber nicht. In die Niederlande hat es bis ins 9. Jahrhundert Elche gegeben.

Auch das wildlebende Pferd frisst an Bäumen und schält die Rinde. In den Niederlanden wird die Ulme geschält, weil ihre Rinde sehr viel Stärke enthält. Auch haben Island-Pferde in einem großen Waldgebiet mitten in den Niederlanden angefangen, große, dicke Buchen zu schälen, wodurch diese abgestorben sind. Dadurch wird die Buche, der sogenannte „Eichenmörder“, in ihrem Bestand kontrolliert.

8. Die Waldweide – Analogon der natürlichen Vegetation

Pollenanalysen zeigen, dass Arten sowohl der lichtbedürftigen, als auch schattenertragenden Bäume und Sträucher zusammen in der ursprünglichen Vegetation vorkamen. Mit Waldreservaten als moderne Analogien der ursprünglichen Vegetation ist das nicht zu erklären. Die Waldweide als System kann das sehr wohl. Dennoch kommt es vor, dass 95% der Pollen von Bäumen und nur 5% von Gräsern stammen. Dieses Verhältnis ist der Grund, dass die Pollenanalytiker zum Bild eines geschlossenen Waldes als natürliche Vegetation gekommen sind. Wenn die Waldweide eine Analogie der natürlichen Vegetation wäre, dann stellt sich die Frage, wieso die Pollenanalyse mit einem so hohen Anteil an Baumpollen auf eine Waldweide oder ein Grasland schließen lässt? Meiner Meinung nach lässt sich das wie folgt mit drei Argumenten erklären, die sich kumulativ verstärken (VERA, 2000):

1. Dort wo die Tiere grasen, blühen keine Gräser, somit können wenige Gräserpollen ein Zeichen für ein hohes Vorkommen an Wildtieren sein (siehe Foto 6). Man kann sagen, dass es ein umgekehrtes Verhältnis zwischen der Dichte der großen Herbivoren und der Anzahl an Pollen gibt, die produziert werden. Das heißt, dass ein niedriger Prozentsatz an Gräserpollen auf eine hohe Dichte an großen Herbivoren deutet. Von Kräutern gibt es überhaupt wenig Pollen, weil diese von Insekten bestäubt werden. Deswegen gelangen kaum Pollen in die Luft und werden darum nicht gefunden. Die Palynologen nennen die von Insekten bestäubte Pflanzenarten die „schwarze Löcher in der prähistorische Landschaft“ (DAVIS, 1963).
2. Nahezu alle Pollenproben stammen aus Hochmooren. Dort sind die Pollen abgelagert, die vom Wind am leichtesten transportiert werden. Und das sind die Baumpollen. Deswegen sind diese in Hochmooren überrepräsentiert. Palynologen führen dagegen an, dass Pollenproben aus kleineren Vermoorungen in Geländeeinsenkungen ein zuverlässigeres Bild geben, und das Bild ist ein geschlossener Wald. Die Interpretation der Pollendiagramme dieser Proben ist aber auf die Voraussetzung begründet, dass die Pollen in einem Wald abgelagert wurden. Weil es im Wald keine horizontale Verlagerung der Pollen im Wind gibt, sollte die Probe ein sehr genaues Bild der Vegetation aus der unmittelbaren Umgebung geben. Die Interpretation ist deshalb auf die Voraussetzung begründet, dass die natürliche Vegetation ein Wald war! Die Aussage, dass die Pollenanalysen von kleinen Geländeeinsenkungen einen geschlossenen Wald als natürliche Vegetation belegen, ist darum ein Zirkelschluss.

3. Wenn man moderne Pollenproben in einer beweideten Parklandschaft untersucht, kommt man zu dem Ergebnis, dass in einer halboffenen Landschaft 90-95% Baumpollen vorkommen (VERA, 2000). Es gibt einen nicht-linearen Zusammenhang zwischen dem Prozentsatz der Nicht-Baumpollen und der Offenheit der Landschaft (GAILLARD et al., 1998; SUGITA et al., 1999). Das heißt, dass der Prozentsatz der Nicht-Baumpollen kein zuverlässiges Maß für die Offenheit der Landschaft ist.

Alles zusammen genommen kann sehr gut erklären, dass Pollendiagramme mit 90 bis 95% Baumpollen auf eine Parklandschaft zurückzuführen sind. Aber auch hier gilt, dass die Theorie geprüft werden muss. Darum sollte man mehr Pollenuntersuchungen in Waldweiden vornehmen.

9. Die Konsequenzen für den Naturschutz

Wenn eine möglichst natürliche Entwicklung eines Gebietes angestrebt wird, wie zum Beispiel in Nationalparks, Natur- und Waldreservaten, dann sollten natürliche Prozesse wiederhergestellt werden. Das muss sowohl für die Vegetation, wie auch für die Tierarten gelten. Auerochs und Tarpan gibt es heutzutage nicht mehr, aber die Arten sind nicht ausgestorben. Sie leben in domestizierter Form fort. Als „Ersatzspieler“ kommen sogenannte primitive Rassen von Rind und Pferd in Frage. Das sind Rassen, die noch nicht auf bestimmte Produktionsmerkmale hochgezüchtet sind. Diese Rassen haben noch die größten Gemeinsamkeiten mit Auerochse und Tarpan. Nicht zuzufüttern ist ebenfalls wichtig, weil die Tiere sonst wie die Wildtiere anfangen, das ganze Gebiet zu nutzen, das ihnen zur Verfügung steht. Auch fressen sie dann Pflanzen die sie sonst verschmähen. So gibt es mittlerweile das Heck-Rind. Diese Tiere sind das Ergebnis einer Kreuzung der Gebrüder Heck mit der Zielvorstellung, den Auerochsen rückzuzüchten. Der Auerochse konnte dabei natürlich nicht wiedererschaffen werden, aber es entstand eine Rinderrasse, die sehr gut verwildern kann, wie es sich in einigen Gebieten in den Niederlanden wie zum Beispiel in Oostvaardersplassen gezeigt hat.

Dass gilt auch für den Konik, eine polnische Rasse, die in der Oostvaardersplassen wie Ersatzspieler des Tarpan funktioniert (Foto 7). In diesem 6000 ha großen Gebiet, ca. 3000 ha werden von den Tieren genutzt, leben derzeit 650 Konik-Pferde, 550 Heck-Rinder und 1400 Rothirsche. Die Tiere bekommen keine Zufütterung. Es findet ein Zunahme der Dichte bis zur Sättigung statt. Die Anzahl der Tiere wird durch die Menge des verfügbaren Futters bestimmt. Die Erfahrung zeigt, dass zwei Altersklassen am häufigsten sterben. Die sehr jungen und sehr alten Tiere. Beide Altersklassen sind in der sozialen Rangordnung am niedrigsten gestellt. Nach einer ethischen Richtlinie (TRAMPER, 1999) ist festgelegt, dass ein Tier dann erschossen wird, wenn es so sehr geschwächt ist, dass es innerhalb der nächsten vierzehn Tage von sich aus sterben würde. Die Natur hat auf diese Weise so lange wie möglich ihre selektive Einwirkung auf die Tiere.

Wie schon erwähnt, ist es wichtig, nicht zuzufüttern, weil die Tiere nur so das ganze Gebiet nutzen. Auch beginnen sie, Pflanzen zu fressen, die sie sonst verschmähen. Der Rothirsch in der Oostvaardersplassen frisst und schält zum Beispiel im Winter sehr viel Holunder. Dieser ist für viele Pflanzenfresser eine giftige Pflanze. Rind und Pferd fressen kaum oder überhaupt nicht davon. Die Befürchtung war, dass deshalb das ganze Gebiet mit Holunder zuwachsen würde. Es zeigte sich aber, dass der Rothirsch sehr wohl Holunder fressen kann. Weil der Rothirsch die Sträucher im Winter schält, sterben sie ab und verschwinden auf einer großen Fläche, wo der Strauch sich etabliert hat, bevor die Rothirsche im Gebiet waren. Es hat sich außerdem herausgestellt, dass sich der Rothirsch in dieser Region eher wie eine Graslandart verhält als wie eine Waldart. In diesem Gebiet mit hoher Fruchtbarkeit (10 000 kg Trockenbiomasse pro ha) bewirkt die Besatzdichte an der Kapazitätsgrenze selbst eine Offenhaltung über eine große zusammenhängende Fläche. An manchen Stellen ist die Weidenutzung durch die Tiere so intensiv, dass sich Dornsträucher nicht ansiedeln können, weil während der ersten Vegetationsperiode die Dornen noch nicht ausgehärtet sind und die Sämlinge der Dornsträucher von den Tieren gefressen werden. Bei einer solchen Dichte geschieht das lokal in jedem Jahr. In den offenen Gebieten in Oostvaardersplassen kommen Rothirsche, Wildrind und Wildpferd zusammen mit Zehntausenden von Gänsen, Löfflern, Großen Silberreihern und Seeadlern vor. Oostvaardersplassen zeigt, dass es von Natur aus auf fruchtbaren Böden ohne Landwirtschaft ständig offene Gebiete geben kann.

In anderen Gebieten, zum Beispiel in der Aue der Waal, einem Fluss im Rheindelta, sind nicht nur natürliche Prozesse wie zum Beispiel die Beweidung durch große Huftiere wie Rind und Pferd wiederhergestellt worden, sondern auch die Prozesse von Sedimentation und Erosion des Flusses. Dazu wurden die Deiche durchstochen. Die große Flüsse in den Niederlanden sind eingedeicht. Zwischen diesen Deichen

hat der Fluss noch eine Überschwemmungsfläche. Innerhalb dieser übriggebliebenen Flussaue haben Bauern im 19. Jahrhundert zusätzlich kleine Deiche gebaut, um die Überflutung der Auen auch während des Sommers zu verhindern. Es entstanden so genannte Sommerpolder. Meistens wurden sie für die Viehzucht genutzt und bestanden deswegen aus Grasland. Im Winter wurden die Sommerpolder immer wieder überflutet. Das Vieh war denn am Stall. Im so genannten Plan Ooievaar (Plan Storch) (De BRUIN et al., 1987) ist geplant, die kleinen Deiche des Sommerpolders zu durchstechen, damit das Wasser wieder in die Flussauen eindringen kann, wenn er im Sommer über die Ufer tritt. Auch wurden Pferd (Konik-Pferde) und Rind (Galloway-Rinder) wie wild lebende Tiere eingesetzt. Sie bekommen keine Zufütterung, es sei denn, dass die Tiere bei Hochwasser im Winter auf einige sehr kleine Hochwasserfliehügel zurückgedrängt werden. Die Zufütterung wird aber sofort beendet, wenn das Wasser wieder gesunken ist. Sie können sich auf dem Gelände frei bewegen. Schon nach 5 Jahren hat sich auf einem Teil von 25 ha eine parkartige Landschaft mit ungefähr 600 Weißdornpflanzen, Weiden (*Salix alba*) und Schwarzpappeln (*Populus nigra*) entwickelt (LAUWAARS et al., 2000). Es haben sich auch Bäume der Hartholzau wie zum Beispiel Esche, Schlehe und Eiche angesiedelt (Van der VEEN, 1998; KURSTJENS & BOSMAN, 1999). Man kann auch dort das Aufwachsen der Eichen in Dornsträucher wieder beobachten. Die alte Eichen sind viele hundert Meter von der Flussaue entfernt. Man kann daraus schließen, dass der Eichelhäher die Samen transportiert hat. In der Millingerwaard bei Nijmegen, einem Gebiet nahe der deutschen Grenze mit 500 ha haben viele erstaunliche Entwicklungen stattgefunden. Auch dort sind Eichen mit Dornsträuchern aufgekommen. Daneben hat sich eine große Vielfalt von Pflanzenarten entwickelt. Arten der Roten Liste haben sich vermehrt oder sind zurückgekehrt (Foto 8). Zu nennen sind *Veronia austriaca*, *Corrigiola litoralis*, *Ononis repens*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Verbena officinalis*, *Allium schoenoprasum* (PETERS et al., 2004). Auch verschwundene Tierarten wie Wachtelkönig (*Crex crex*) oder der Wolfsmilchschwärmer (*Hyles euphorbia*) sind zurückgekehrt. Daneben hat sich eine gesunde Population Biber (*Castor castor*) entwickelt, die aus deutschen Elbaunen wiedereingeführt wurden (KURSTJENS & NIEWOLD, 2003; SLUITER, 2003). Das Flussauen-Projektgebiet wird in der Zukunft auf viele 1000 ha erweitert werden (BEKHUIS et al., 2001).

Zusammenfassend kann aus den Argumentationen geschlussfolgert werden, dass die Offenheit der Landschaft, die Anwesenheit von Grasland und das Mosaik aus offenem Grasland und Sträuchern nicht der Landwirtschaft zu verdanken ist. Bauern haben lediglich das ersetzt, was in der Naturlandschaft bereits vorgekommen ist. Somit kann die Kulturlandschaft in zahlreiche Analogien der damaligen natürlichen Landschaft übersetzt werden. Diese Analogien kön-



Foto 7

Wild lebende **Heckrinder und Konikpferde** in Oostvaardersplassen in den **Niederlanden** (Foto: F. W.M. Vera)



Foto 8

Artenreiche und blumenreiche Vegetation in der Millingerwaard in der Nähe von Nimwegen in den **Niederlanden** (Foto: F. W.M. Vera)

nen beim Verständnis helfen, wie die Naturlandschaft funktioniert hat und damit ermöglichen, dass natürliche Prozesse wieder von Neuem anfangen können. Auf diese Weise ist es möglich, eine moderne Analogie der Naturlandschaft zu entwickeln und uns mit erstaunlichen Resultaten zu überraschen. Zu diesen Prozessen gehört der steuernde Einfluss großer Huftiere auf die Vegetation, wozu neben den noch als wild bekannten Arten wie Reh, Rothirsch, Elch und Wisent, auch spezialisierte Grasfresser wie zum Beispiel Rind und Pferd gehören. Nur aufgrund der Theorie des geschlossenen Waldes haben wir die Tiere aus dem Blick verloren und aus der Natur ausgeschlossen. Dies sollte revidiert werden, denn wenn aus Nationalparks oder Naturreiservaten diese Tiere ausgeschlossen werden, entwickelt sich ein Anachronismus, der mit einem großen Verlust an natürlicher Biodiversität verbunden ist.

10. Literaturverzeichnis

- ABRAMS, M.D. (2003):
Where Has All the White Oak Gone? *Bioscience* 53 (10), p. 927-939.
- ALEXANDER, K.N.A. (1998):
The Links between Forest History and Biodiversity: the Invertebrate Fauna of Ancient Pasture-Woodlands in Britain and its Conservation. In: KIRBY, K.J. and WATKINS, C. (eds.) *The Ecological History of European Forests*. CAB International, Wallingford, United Kingdom, 73-80.
- ANDERSON, E. (1989):
Who's Who in the Pleistocene: A Mammalian Bestiary. In: MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (eds.) *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*. The University of Arizona Press, Tuscon, 40-89.
- ANONYMUS, (2002):
Strategy for Conservation of the European Bison in the Russian Federation. WWF, Moscow.

- BAKKER, E. S., H. OLFF, C. VENDENBERGHE, K. DE MAEYER, R. SMIT, J. M. GLEICHMAN & F. W. M. VERA (2004): Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 41, 571-582.
- BARLOW, C. (2000): *The ghosts of Evolution: Nonsensical Fruit, Missing Partners, and other ecological Anachronisms*. Basic Books, New York, NY.
- BEKHUIS, J., G. KURTSJENS, S. SUDMANN, J. ten TUYNTE, & F. WILLEMS (red.) (2001): *Land der lebendigen Flüsse. Die Auenlandschaft De Gelderse Poort*. KNNV Uitgeverij & Stichting Ark, Utrecht.
- BERNADZKI, E., L. BOLIBOK, B. BRZEZIECKI, J. ZAJACZKOWSKI & H. ZYBURA (1998): Compositional dynamics of natural forests in the Bialowieza National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 9, 229-238.
- BOKDAM, J. (2003): *Nature conservation and grazing management. Free-ranging cattle as driving force for cyclic vegetation succession*. PhD. Thesis, Wageningen University, Wageningen.
- BOROWSKI, S. & S. KOSSAK (1972): *The Natural Food Preferences of the European Bison in Seasons Free of Snow Cover*. *Acta Theriologica* 17, 151-169.
- BOSSEMA, J. (1979): *Jays and Oaks: An Eco-Ethological Study of a Symbiosis*. Dissertation Rijksuniversiteit Groningen, Groningen. (Auch publiziert in *Behaviour* 70: 1-117.)
- BROEKMEYER, M. E. A. & W. VOS (1993): *Forest reserves in Europe: a review*. In: BROEKMEYER, M. E. A., W. VOS & H. KOOP (eds.) *European Forest Reserves*. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6-8 May 1992, Wageningen, The Netherlands. Pudoc Scientific Publishers, Wageningen, pp. 9-28.
- BRUIN, D. de., D. HAMHUIS, L. van NIEUWENHUIJZE, W. OVERMARS, D. SIJMONS & F. VERA (1987): *Ooievaar. De toekomst van het rivierengebied*. Stichting Gelderse Milieufederatie, Arnhem. (Mit Deutsche Zusammenfassung).
- BÜHLER, A. (1922): *Der Waldbau nach wissenschaftlicher Forschung und praktischer Erfahrung*. II Band. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- BUTTENSCHØN, J. & R. M. BUTTENSCHØN (1978): *The effect of browsing by cattle and sheep on trees and bushes*. *Natura Jutlandica* 20, 79-94.
- (1985): *Grazing Experiments with Cattle and Sheep on Nutrient Poor, Acidic Grassland and Heath*. IV: Establishment of Woody Species. *Natura Jutlandica* 21, 47-140.
- COTTA, H. (1816): *Anweisung zum Waldbau*. (Neunte, neubearbeitete Auflage) Arnoldische Buchhandlung, Leipzig.
- CHRISTENSEN, N. L. (1977): *Changes in structure, pattern, and diversity associated with climax forest maturation in Piedmont, North Carolina*. *American Midland Naturalist* 97, 176-188.
- DAVIS, M. B. (1963): *On the theory of pollen analysis*. *American Journal of Science* 261, 897-912.
- DENGLER, A. (1935): *Waldbau auf ökologischer Grundlage*, Zweite Auflage, Berlin.
- Drent, R. H. & H. H. T. Prins. (1987): *The herbivore as prisoner of its food supply*. In: ANDEL, J., J. P. van BAKKER & R. W. SNAYDON (eds.) *Disturbance in Grasslands. Causes, effects and processes*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 131-147.
- ELLENBERG, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. Vierte, verbesserte Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FALINSKI, J. B. (1986): *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests*. *Ecological studies in Bialowieza forest*, Geobotany 8. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- FRELICH, L. E. & P. B. REICH (2002): *Dynamics of Old-Growth Oak Forests in the Eastern United States*. In: McSHEA, W. J. & W. M. HEALY (eds.) *Oak Forest Ecosystems. Ecology and Management for Wildlife*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 113-126.
- GAILLARD, M.-J., H. J. B. BIRKS, M. IHSE & S. RUNBERG (1998): *Pollen/landscape calibrations based on modern pollen assemblages from surface-sediments samples and landscape mapping – a pilot study in south Sweden*. In: GAILLARD, M.-J. & B. E. BERGLUND (eds.) *Quantification of land surfaces cleared of forest during the Holocene-Modern pollen/vegetation/landscape relationships as an aid to the interpretation of pollen data*. *Paläoklimaforschung/Palaeoclimate Research* 7, 31-52.
- HARDING, P. T. & F. ROSE (1986): *Pasture-woodlands in Lowland Britain. A review of their importance for wildlife Conservation*. Natural Environment Research Council. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- HERRERA, C. M. (1984): *Seed dispersal and fitness determinants in wild roses. Combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates*. *Oecologia* 63, 386-393.
- HONDONG, H. S. LANGNER & T. COCH (1993): *Untersuchungen zum Naturschutz an Waldrändern*. Bristol-Schriftenreihe, Band 2, Bristol-Stiftung, Ruth und Herbert UHL - Forschungsstelle für Natur- und Umweltschutz.
- HOUTZAGERS, M., W. NEUTEL, A. ROSSEEL & B. SWART (2000): *Fontainebleau (re)visited. Effect van storm in bosreservaat in Fontainebleau*. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift*, 72, 228-233.
- HUNTLEY, B. & H. J. B. BIRKS (1983): *An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13.000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Iversen, J. (1960). *Problems of the Early Post-Glacial Forest Development in Denmark*. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, IV. Raekke Bd. 4, nr 3* (Geological Survey of Denmark. IV Series Vol. 4 No. 3).
- IVERSEN, J. (1973): *The Development of Denmark's Nature since the Last Glacial*. *Geologiske Undersøgelse, V. Raekke nr. 7-c* (Geological Survey of Denmark. V. Series No. 7-c).
- JEDRZEJEWSKA, B., H. OKARMA, W. JEDRZEJEWSKI & L. MILKOWSKI (1994): *Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Bialowieza Primeval Forest, Poland*. *Journal of Applied Ecology* 31, 664-676.

- KALIS, A.J. (1988):
Zur Umwelt des frühneolithischen Menschen: ein Beitrag der Pollenanalyse. Der Prähistorische Mensch und seine Umwelt. Festschrift für Udelgard Körber-Grohne. Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg 31 Stuttgart, 125-137.
- KALIS, A.J. & F.P.M. BUNNIK (1990):
Holozäne Vegetationsgeschichte in der westlichen nieder-rheinischen Bucht. In: SCHIRMER, W. (ed.) Rheingeschichte zwischen Mosel und Maas. Dengna Führer 1, 266-272.
- KOENIGSWALD, W. (2002):
Lebendige Eiszeit. Klima und Tierwelt im Wandel. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- KOLLMANN, J. (1992):
Gebüschentwicklung in Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls. Natur und Landschaft 67, 20-26.
- KOOP, H. (1989):
Forest Dynamics. Silvi-Star: A Comprehensive Monitoring System. Springer Verlag, Berlin.
- KOOP, H. & P. HILGEN (1987):
Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). Forest Ecology and Management 20, 135-150.
- KORPEL, S. (1995):
Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- KRASINSKA, M. & Z. A. KRASINSKI (1998):
Het succes van de wisent in Bialowieza. Nieuwe Wildernis 4, 16-21.
- KRASINSKI, Z. A. (1978):
Dynamics and Structure of the European Bison Population in the Bialowieza Primeval Forest. Acta Theoriologica 23, 3-48.
- KURSTJENS, G. & W. BOSMAN (1999):
Beuningse nieuwe wildernis. Tien jaar natuurontwikkeling in het rivierpark Beuningse Uiterwaard langs de Waal. Nieuwe Wildernis 3 & 4, p. 22-27.
- KURSTJENS, G. & J. BEKHUIS (2003):
Adaptation of beavers (*Castor fiber*) to extreme water level fluctuations and ecological implications. Lutra 46 (2), 147-151.
- LANDOLT, E. (1866):
Der Wald, seine Verjüngung, Pflege und Benutzung. Zweizerischen Forstverein, Zürich.
- LAUWAARS, S., B. VOSMAN & H. COOPS (2000):
Terugkeer van de Zwarte Populier op de oevers van de Rijntakken. De Levende Natuur 101 (1), 3-6. (with English summary).
- LEIBUNDGUT, H. (1959):
Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 110, 111-124.
- (1978):
Über die Dynamik europäischer Urwälder. Allgemeine Forstzeitschrift 33, 686-690.
- LEMÉE, G. (1978):
La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In: LAMOTTE, M. & F. BORESILIÈNE (eds.) Problèmes d'écologie: structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres. Masson, Paris, 75-128.
- (1987):
Les populations de chênes (*Quercus petraea* Liebl.) des réserves biologiques de La Tillaie et du Gros Fouteau en forêt de Fontainebleau: structure, démographie et évolution. Revue d'Ecologie 42, 329-355.
- LÖDL, J., H. MAYER & A. PITTERLE (1977):
Das Eichen-Naturschutzgebiet Rohrberg im Hochspessart. Forstwissenschaftliches Centralblatt 96, 294-312.
- MALMER, N., K. LINDGREN & S. PERSSON (1978):
Vegetational succession in a south-swedish deciduous wood. Vegetatio 36, 17-29.
- MITCHELL, F.J.G. & K.J. KIRBY (1990):
The impact of large herbivores on the conservation of semi-natural woods in British uplands. Forestry 63, 333-353.
- PETERKEN, G.F. (1996):
Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- PETERS, B., G. KURSTJENS & T. TEUNISEEN (2004):
Herstel van de (stroomdal)flora in de Gelderse Poort. De Levende Natuur, 105 (6), p. 237-244. (with English summary).
- Peterson, C.J. & S.T.A. Picket (1995):
Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. Ecology 76, 763-774.
- PONTAILLER, J.-Y., A. FAILLE & G. LEMÉE (1997):
Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). Forest Ecology and Management 98, 1-15.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1991):
Die Hudenlandschaften Nordwestdeutschlands. Westfälisches Museum für Naturkunde, Landschaftsverband Westfalen-Lippe. Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für Biol.-ökol. Landesforschung, ABÖL, nr. 89, Münster.
- PUCEK, Z. (2004):
European Bison. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Bison Specialist Group. IUCN, Gland.
- REMMERT, H. (1991):
The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. An Overview. In: Remmert, H. (ed.) The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. Springer, Berlin, 11-21.
- SCHRÖDER, W. (1974):
Über einige Fragen der Ökologie der Cerviden im Walde. Forstwissenschaftliches Centralblatt 93, 121-127.
- SCHUSTER, L. (1950):
Über den Sammeltrieb des Eichelhäfers (*Garrulus glandarius*). Vogelwelt 71, 9-17.
- SLUITER, H. (2003):
The reintroduction and the present status of the beaver (*Castor fiber*) in the Netherlands: a review. Lutra 46, 129-133.
- SNOW, B. & D. SNOW (1988):
Birds and Berries. A study of an ecological interaction. T. and A.D. Poyser, Calton.
- SOEST, P.J. van (1982):
Nutritional Ecology of the Ruminant. Ruminant metabolism, nutritional strategies, the cellulolytic fermentation and the chemistry of forages and plant fibers. O & B. Books, Corvallis.
- SPURR, H.S. (1956):
Natural restocking of forests following the 1938 hurricane in central New England. Ecology 33, 426-427.
- SUGITA, S., M.-J. GAILLARD & A. BROSTRÖM (1999):
Landscape openness and pollen records: a simulation approach. The Holocen 9, 409-421.
- TALLIS, J.H. (1991):
Plant Community History. Long-term changes in plant distribution and diversity. Chapman and Hall. London.
- TENDRON, G. (1983):
La forêt de Fontainebleau. De l'écologie à la sylviculture. Office National des Forêts, Fontainebleau.

TRAMPER, R. (1999):
Ethical Guidelines. Guidelines for dealing with self-reliant animals on land managed by the State Forest Service. State Forest Service, Driebergen.

VEEN, J. Van de (1998):
Hardhoutsoorten in de Moespotse Waard. Nieuwe Wildernis 4, p.11.

VERA, F.W.M. (2000):
Grazing Ecology and Forest History. CABI, Wallingford, UK.

VULLMER, H. & U. HANSTEIN (1995):
Der Beitrag des Eichelhäfers zur Eichenverjüngung in einem naturnah bewirtschafteten Wald in der Lünerburger Heide. Forst und Holz 50, 643-646.

WIJEREN, S.E. van (1996):
Browsers and grazers: foraging strategies in ruminants. Chapter 9. PhD. Thesis. Agricultural University Wageningen, Wageningen.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Frans Vera
Staatsbosbeheer
Postbus 1300
NL - 3970 BH.Driebergen
Tel.: 030/6 92 61 11
Fax: 030/6 92 29 78
www.staatsbosbeheer.nl

Zum Titelbild: Kollage mit Bildern folgender Autoren:
links oben: Wiebkea Bromisch (siehe Beitrag S. 163)
rechts oben: Ralf Strohwasser (siehe Beitrag S. 125)
links unten: Klaus Neugebauer (siehe Beitrag S. 167)
rechts unten: Frans Vera (siehe Beitrag S. 33)

Laufener Seminarbeiträge 1/05

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3 - 931175 - 77 - 4

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz zugeordnete Einrichtung.

Die mit dem Verfassernamen gekennzeichneten Beiträge geben nicht in jedem Fall die Meinung der Herausgeber wieder. Die Verfasser sind verantwortlich für die Richtigkeit der in ihren Beiträgen mitgeteilten Tatbestände.

Die Zeitschrift und alle in ihr enthaltenen einzelnen Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. jede Verwendung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung der AutorInnen oder der Herausgeber ist unzulässig.

Schriftleitung und Redaktion: Dr. Notker Mallach in Zusammenarbeit mit Johannes Pain und Dr. Klaus Neugebauer (alle ANL)

Satz: Fa. Hans Bleicher, Laufen

Druck und Bindung: Oberholzner Druck KG, 83410 Laufen

Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [1_2005](#)

Autor(en)/Author(s): Vera Frans

Artikel/Article: [Dynamik durch große wildlebende Pflanzenfresser - eine Voraussetzung für biologische Vielfalt 33-48](#)