

Großherbivoren und die Naturlandschaft

Dr. Frans W. M. Vera

Der Klimawald und die Naturlandschaft

Im Jahr 1901 schrieb Gradmann: *Dasjenige Problem der Landschaftsgeschichte, das jedenfalls vor allem andern erledigt sein muss, ist der Wiederaufbau der Urlandschaft* (Gradmann 1901, S. 362). Faktisch fing dieser Wiederaufbau bereits 1816 mit dem ersten Satz von Heinrich von Cotta in der Vorrede seines berühmten Buches „Anweisung zum Waldbau“ an. Der Satz lautet: *Wenn die Menschen Deutschland verließen, so würde dieses nach 100 Jahren ganz mit Holz bewachsen sein*. Elias Landolt ergänzte auf der ersten Seite seines 1866 publizierten Buches „Der Wald, seine Verjüngung, Pflege und Benutzung“ dazu: *So lange eine Gegend gar nicht oder schwach bevölkert ist, deckt der Wald in der Regel den größten Theil der Bodenoberfläche und die ersten Ansiedler befriedigen ihre einfachen Bedürfnisse durch die Ausübung der Jagd auf wilde Thiere des festen Landes und der Gewässer* (Landolt 1866, S. 1).

Diese Sätze sind die Grundlage für die Rekonstruktion der Natur- oder Urlandschaft im Tiefland von Europa geworden. Sie besagt, dass die natürliche Vegetation an Standorten, an denen Bäume wachsen können, ein geschlossener Wald gewesen ist (Ellenberg 1986; Dengler 1992; Peterken 1996; Kluttig 2007). Der Mensch hat mit Land- und Forstwirtschaft die Natur in Kulturlandschaften verwandelt (Gradmann 1901; Forbes 1902; Tansley 1911). Wenn er damit aufhört, kehrt Mutter Natur spontan zurück in ihren ursprünglichen Zustand. Dies wurde von Clements 1916 in einer Sukzessionstheorie formuliert. Diese Theorie beinhaltete, dass die Pflanzenarten, die bei einem bestimmten Klima an einer bestimmten Stelle dominieren können, die Klimaxvegetation bilden werden.

Wo Klima (und Boden) das Aufwachsen von Bäumen zulassen, wird sich ein Wald entwickeln (Clements 1916). Deswegen würde mit Ausnahme von Mooren und Salzgebieten im Tiefland von Europa der Wald die



Abb. 1: Der Nationalpark Bialowieza in Polen. Dieser soll das letzte Urwaldgebiet im Tiefland von Europa sein und er soll dokumentieren, dass das Tiefland früher ganz mit Wald bedeckt war. - Foto: F. Vera

Klimaxvegetation oder die Schlussvegetationsform sein (s. Dengler 1935; Ellenberg 1986; Mantel 1990; Dolle und Schmidt 2007).⁵

Der Wald habe sich verjüngt und werde sich weiterhin in Auflichtungen im Kronendach verjüngen, weil dort junge Bäume genug Licht zum Wachstum finden (Abb. 1). Dafür gibt es zwei Modelle, das „gap-phase“ Modell von Watt (1947) und das zyklische Verjüngungsmodell von Leibundgut (1959; 1978). Das gap-phase Modell von Watt beinhaltet, dass dort, wo durch das Absterben

⁵ Dengler fasste es 1935 im Kapitel „Der Wald als Schlußformation“ seines weit verbreiteten Lehrbuchs „Waldbau auf ökologischer Grundlage“ wie folgt zusammen: 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, Steinbruchhalden, 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, S. 5-6).

oder Umstürzen (z. B. Windwurf) von einem oder mehreren Bäumen ein Loch im Kronendach entsteht, das dort auf den Boden eintretende Licht schon vorhandenen Baumsämlingen die Möglichkeit gibt, erfolgreich aufzuwachsen. Auf die Dauer schließen sie das Loch im Kronendach mit ihrem Kronenzuwachs. In dem zyklischen Verjüngungsmodell für den Klimaxwald von Leibundgut durchläuft der Wald mehrere Phasen. Der Klimaxwald ist die Optimalphase des Urwaldes. Er wird abgelöst durch die Altersphase und die Zerfallsphase. In diesen Phasen wird das Kronendach allmählich aufgelockert, weil immer mehr Bäume wegen ihres erreichten Alters sterben. Dadurch fällt immer mehr Licht auf den Waldboden, und schließlich folgt die Verjüngungsphase, in der die Sämlinge dank des erhöhten Einfalls von Tageslicht aufwachsen. Wenn diese Abfolge von einer Katastrophe, wie Sturm oder Feuer, unterbrochen wird, dann fängt es wieder an mit einem Vorwaldstadium. Das ist eine Sukzession, die vom offenen Gelände mit Lichtbaumarten wie Birken, Aspen und Weiden ausgeht und schließlich zum Klimaxwald führt. Dieses Modell ist auf der postulierten Verjüngung der vermeintlich letzten Urwälder in den Gebirgen Süd-Ost-Europas gegründet, die man in den sogenannten Schattholzurwäldern auf dem Balkan zu erkennen glaubte und die aus Buche (*Fagus sylvatica*), Fichte (*Picea abies*) und Tanne (*Abies alba*) bestehen. Diese Schattholzurwälder wurden wie eine Analogie zu der ursprünglichen Vegetation der Tieflandgebiete von Mittel- und Westeuropa betrachtet (Cermak 1910; Müller 1929; Hesmer 1930; Fröhlich 1930; 1954). Sie wurden deswegen auch zu einem Eichmaß für die ursprüngliche Dichte von wilden Großherbivoren. Weil es in diesen Wäldern nur einen sehr geringen derartigen Bestand gab, sollte das auch im ursprünglichen Urwald im Tiefland von Europa der Regelfall gewesen sein (Fröhlich 1954).⁶

⁶ So schrieb Fröhlich 1954: "Dass sich die Urwälder Europas in einigen Gegenden bis auf den heutigen Tag in ihrer ursprünglichen Verfassung erhalten und sich immer wieder auf natürlichem Wege verjüngen konnten, ist nicht in letzter Linie darauf zurückzuführen, dass diese Wälder von jeher nur einen sehr geringen Stand an Hochwild bargen" (Fröhlich 1954, S. 124-125).

Für Rothirsche wird daher aufgrund dessen eine natürliche Dichte von 0,5 bis 3, und für Rehe eine Dichte von 4 bis 5 Tieren pro 100 Hektar angenommen (Wolfe und von Berg 1988; Remmert 1991).

Die Theorie vom geschlossenen Wald im Tiefland von Europa wurde von den ersten Palynologen wie Von Post (1916), Bertsch (1926; 1932; 1949), Firbas (1934; 1935; 1949) und Godwin (1934a; b) auf der Grundlage von Pollenstaubanalysen (Pollenkörner) bestätigt, die man in unterschiedlichen Schichten von Mooren gefunden hatte. Man untersuchte anfänglich nur die Baumpollen. Erst später wurden auch die Nicht-Baumpollen hinzugenommen. Aus dem großen Anteil von Baumpollen in den Moorablagerungen zogen die Palynologen zur damaligen Zeit die Erkenntnis, dass das, was sich spontan auf den von der Landwirtschaft aufgegebenen oder nicht genutzten Böden entwickelte, nämlich der Wald, tatsächlich die Naturlandschaft ist. Die Pollenanalysen waren – wie die Palynologen schrieben – für die Rekonstruktion der Geschichte des Waldes hilfreich (Vera 2000). Godwin (1934b, S. 278) stellte hingegen fest, dass die Geschichte des Waldes bereits vor der Entwicklung der Pollenanalysen durch die Botaniker Blytt (Norweger) und Sernander (Schwede) gegen Ende des neunzehnten Jahrhundert beschrieben worden war. Sie hatten die Baumstümpfe von verschiedenen Baumarten untersucht, welche bei der Torfgewinnung in unterschiedlichen Moorschichten gefunden worden waren (Godwin 1934b, S. 278). Diese beiden Botaniker entwickelten auf der Grundlage dieser Untersuchungen ein Modell für die Änderungen des Klimas nach der letzten Eiszeit (Clements 1916; Iversen 1973). Hinzu kommt, dass diese Baumstümpfe bereits 1867, noch bevor Blytt und Sernander ihre Untersuchungen durchgeführt hatten, unter Zugrundelegung eines Vergleichs mit heutigen Wäldern von dem dänischen Forstmann Vaupall als Bestandteil ertrunkener Wälder gekennzeichnet worden sind (Clements 1916; Iversen 1960; 1973). Auch Nietsch schrieb 1939, dass mit den Pollenanalysen be-

stätigt und weiter davon ausgegangen werden könne, ... *was schon früher die allgemeine Auswertung der handhaften Torffunde, auch die Bestimmung von Holzstücken, Holzkohle und Samen aus vorgeschichtliche Funden an Einblicken in den einstigen Landschaftszustand ergeben hatte* (Nietsch 1939, S. 6). Die Pollenanalysen dienen also nicht dazu, die Frage zu beantworten, wie die ursprüngliche Naturlandschaft aussah. Man setzte vielmehr voraus, dass es schon Wald war. Dass die Naturlandschaft aus Wald bestand, daran zweifelte damals auch kein Palynologe.

Auch das Aufkommen der Agrarkultur in der Steinzeit wurde mit der rekonstruierten Waldvegetation in einen Zusammenhang gestellt. Das geschah mit der Theorie der Landnahme, die von dem dänischen Paläoökologen Iversen (1941) entwickelt wurde. Diese Theorie beinhaltet, dass die Steinzeitbauern im Wald mit steinernen Äxten Bäume gefällt haben und so offene Flächen für ihre Nutzpflanzen geschaffen haben (Iversen 1941; 1956). Das Vieh ernährte sich von dem Gras, das in dem beseitigten Wald aufkam, und von den Austrieben aus den Baumstümpfen. Diese Annahme übernahm Iversen von Dengler (1935), der in seinem - schon weiter oben erwähnten - Lehrbuch "Waldbau auf ökologischer Grundlage" schrieb, dass die geschichtlichen Nachrichten und Überlieferungen darauf hindeuteten, dass der Laubholzniederwald mit Viehbeweidung eine der ältesten Veränderungen der Waldfläche ist (Dengler 1935).

Iversen postulierte, dass die Strukturbildung und die Verjüngung des prähistorischen Waldes so wie in den vermeintlichen Schattholzwäldern in Südosten Europas geschah. Er verwies dafür auf Studien von Rubner (1920), Fröhlich (1930) und Mauve (1931) sowie Markgraf und Dengler (1931) über die vermeintlich letzten Urwälder in Südosteuropa (Iversen 1960; 1973). Er übernahm auch die Auffassung, dass die in diesen Urwäldern spärlich vertretene Anzahl von Großherbivoren deren natürlicher Dichte entspricht und dass es deswe-

gen auch in dem vorgeschichtlichen Klimawald, also im Urwald, solche Dichten gegeben haben muss, weil dieser auch von schattenertragenden Baumarten, wie Linde (*Tilia*) dominiert worden sei (Iversen 1960; 1973). Arten wie Auerochse (*Bos primigenius*), Wisent (*Bison bonasus*), Rothirsch (*Cervus elaphus*), Elch (*Alces alces*) und Reh (*Capreolus capreolus*) sollen den Europäischen Urwald demnach nur in sehr niedrigen Dichten bevölkert haben (Iversen 1960). Diese einheimischen Arten galten darum als „Waldtiere“; eine Bewertung, die noch immer gilt (s. Roberts 1989; Veresshchagin & Baryshnikov 1989; Bell & Walker 1992; Peterken 1996; Van Vuure 2005). Letztendlich sei es nur der Mensch gewesen, der im Tiefland von Europa mit seinem Eingreifen in den vom Klima bestimmten Wald eine große Verschiedenartigkeit an Landschaften und die damit verknüpfte Biodiversität geschaffen habe (Ellenberg 1986) (Abb. 2).⁷



Abb. 2: Die vorindustrielle Kulturlandschaft. Die Darstellung soll zeigen, wie der Mensch aus dem gleichförmigen Urwald eine große Verschiedenheit an Landschaften geschaffen und damit die Biodiversität erhöht hat.

⁷ Längeren Dürreperioden ist er daher niemals oder nur in seltenen Katastrophenjahren (z.B. 1947 und 1949, auch 1971 und 1973) ausgesetzt. Ein solches Klima fördert allgemein den Baumwuchs. Mitteleuropa wäre deshalb ein eintöniges Waldland, wenn nicht der Mensch das bunte Mosaik der Äcker und Heiden, Wiesen oder Weiden geschaffen und den Wald im Laufe von Jahrtausenden immer mehr zurückgedrängt hätte. Nur die salzigen Marschen und die windbewegten Dünen an der Küste, manche übersassen und nährstoffarmen Moore, einige Felsschroffen, Steinschutthalden und Lawinenbahnen in den Gebirgen sowie die Höhen oberhalb der klimatischen Baumgrenze würden auch dann waldfrei bleiben, wenn sich die Bäume ungehemmt entwickeln dürften (Ellenberg 1986, S. 20).

Zusammengefasst bedeuten die zuvor beschriebene Rekonstruktion des Waldes sowie der Naturlandschaft, dass Großherbivoren keine bedeutende Rolle für die Struktur und das Funktionieren des natürlichen Ökosystems Wald spielten. Im Kontext mit dieser Theorie folgen die einheimischen Großherbivoren in natürlichen Ökosystemen der Sukzession der Vegetationsdecke. Anwesenheit oder Abwesenheit von einheimischen Großherbivoren sind nicht entscheidend für die Struktur und das Funktionieren der Naturlandschaft. Wenn die Großherbivoren die Struktur und das Funktionieren doch beeinflussen sollten, in dem Sinne, dass sie die Verjüngung von Wald verhindern, dann wären sie eine Bedrohung für den Wald und ihr massiver Einfluss würde als unnatürlich betrachtet werden müssen (Warming 1909; Tansley 1935). Im natürlichen Zustand würde es ein Gleichgewicht gegeben haben zwischen der Anzahl von Baumsämlingen, die von wilden Großherbivoren gefressen wurden und der Regeneration des Waldes (Tansley 1935). Zum Eichmaß für die natürliche Wilddichte wurde jene, bei der die Verjüngung der Baumarten im Wald, und somit der Wald selbst, nicht gefährdet wird. Aufgrund dessen werden als eine natürliche Dichte für Rothirsche 0,5 bis 3, für Rehe 4 bis 5 Tiere pro 100 Hektar (Wolfe und von Berg 1988; Remmert 1991) und für Wisente 4 bis 5 Tiere pro 1000 ha (Anonymus 2002) angenommen. Für diese niedrigen Dichten gibt es allerdings keine paläoökologischen Beweise. Sie sind einfach von der rekonstruierten Naturlandschaft *Wald* abgeleitet worden.

Das Syndrom der verschobenen Eichung

Wie erwähnt, wurde die Naturlandschaft Wald im Tiefland von Mittel- und Westeuropa von Kulturlandschaften ausgehend rekonstruiert. Was aber die Kultivierung für die Natur und damit für die Rekonstruktion bedeutet haben kann, hat David Quammen in der Einleitung zu seinem Buch „Der Gesang des Dodo“ (2001) mit einer schönen Metapher ausgedrückt. Er beschreibt

uns darin, dass wir uns die Natur wie einen Persischen Teppich von 4,00 mal 5,50 Meter vorstellen sollen. Das ergibt eine Oberfläche von 22 Quadratmetern kontinuierlich gewebten Materials. Dieses zerschneiden wir dann mit einem Jagdmesser in 36 gleiche rechtwinklige Stücke. Wir messen die individuellen Stücke, zählen sie zusammen und finden, dass es noch immer beinahe 22 Quadratmeter von erkennbar teppichähnlichem Material ergibt. Aber, haben wir dann sechsunddreißig Persische Teppiche? Nein, was wir haben, sind drei Dutzend fransige Stücke, die wertlos sind und anfangen, auseinander zu fallen. Wenn wir diese Logik auf die Natur anwenden, sagt David Quammen, können wir begreifen, warum der Tiger von Bali verschwunden ist, und an tausenden Orten tausende anderer Arten verschwunden sind. Das vermittelt uns eine Vorstellung davon, warum an tausenden von Orten tausende Arten nicht mehr vorkommen. Ein Ökosystem ist ein Gewebe von Arten und Beziehungen. Schneiden wir das in Stücke, isolieren wir ein Stück und es fängt an, zu zerfallen (Quammen 2001), was sich in dem Verschwinden von wilden Pflanzen- und Tierarten zeigt.

Wenn man jetzt ein Satellitenbild von Europa anschaut, dann sieht man einen Kontinent mit einer in Millionen Parzellen zerschnittenen Oberfläche. Einst war das ein zusammenhängendes, unzerschnittenes Naturgebiet mit einem Gewebe von Beziehungen zwischen wilden Pflanzen- und Tierarten, die sich frei bewegen konnten. Dieses Gebiet ist nicht von einem Jagdmesser, sondern von Pflug und Spaten in - zumeist geometrische - Parzellen zerschnitten worden (Abb. 3). Es braucht nicht viel Phantasie, sich vorzustellen, dass jedes kleine Stück, oder auch einige zusammen, keine vollständige Ausstattung von allen Arten sowie von den Beziehungen zwischen den Arten enthalten kann. Insbesondere die Land- und Forstwirtschaft haben eine große Abnahme der Biodiversität verursacht, da sie weltweit über eine immense Landfläche Einfluss ausgeübt haben und das in der Zukunft durch Intensivierung und eine Zunahme

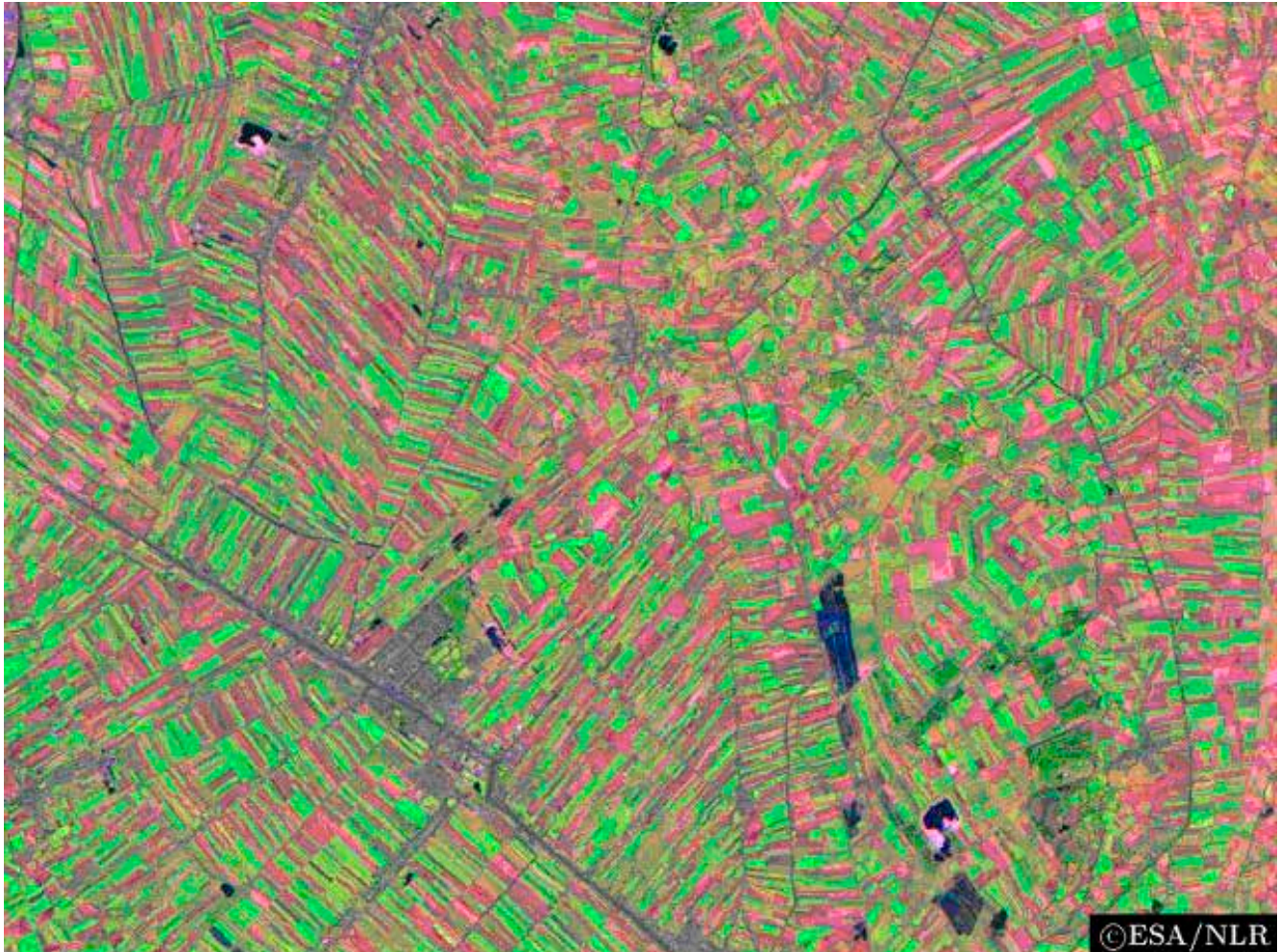


Abb. 3: Das von Axt und Säge, Pflug und Spaten zerschnittene ehemalige Naturgebiet Europa, von einem Satelliten aus gesehen. - Foto: ESA/NLR

von genutzten Flächen noch mehr tun werden (Sala et al. 2000; Tilman et al. 2001). Die Ursache dafür ist auch, dass nur eine sehr beschränkte Anzahl von Arten für Produktionszwecke und für die Züchtung aus der Natur entnommen wurde. Diese sind über die ganze Welt, somit über eine riesige Oberfläche, verbreitet und werden dort in unnatürlicher Dichte, auf Kosten und anstelle der dort einheimischen Arten, vermehrt (Bell & Walker 1992). So sind während der letzten 10.000 bis 20.000 Jahre von ungefähr 50.000 in der Natur vorkommenden Arten von Vögeln und Säugetieren nur etwa 40 Arten domestiziert worden; das sind 0,08%. Von den mehr als 50.000 essbaren Pflanzenarten auf der Welt werden nur

einige Hundert Arten in der Landwirtschaft für die Futterproduktion benutzt. Von den reichlich 10.000 Gräserarten sind nur wenige Arten, nämlich die einjährigen, als Nahrungsgewächse für den Mensch kultiviert worden. Gerade einmal 15 Arten (0,03%) liefern 90% der mit Pflanzen verbundenen Nahrungsenergieaufnahme auf der Welt. Zwei Drittel dieser Energieaufnahme gehen auf das Konto von drei Arten (0,006%), nämlich Reis, Mais und Weizen (Loftas 1995; Scherf 1995). Die Fläche von artenreichen Grasländern hat in Einklang mit dieser Entwicklung stark abgenommen, zugunsten von solchen mit nur einigen hoch produktiven Arten. So hat zwischen 1932 und 1984 die Gesamtfläche nicht me-

liorierten Graslands (rough grassland) in England und Wales von 7,2 Millionen auf 0,6 Millionen Hektar abgenommen, somit also um mehr als 90%. Aus anderen Ländern der Europäischen Union ist eine gleiche oder sogar noch größere Abnahme bekannt (Wolkinger & Plank 1981; Baldock 1989; Bignal & McCracken 1996). Hinzu kommt, dass die Verbreitung des Europäischen Hausrindes über die ganze Welt von europäischen Grasarten begleitet worden ist (Wilson & Clark 2001; Keeley 2002; Strauss et al. 2006).

Weil die Fragmentierung der Naturlandschaft durch den Menschen schon vor sehr langer Zeit begann, können viele Veränderungen sich schon vollzogen haben, lange bevor Wissenschaftler imstande waren, die Veränderungen genau festzustellen. Deswegen ist es uns nicht möglich, das Ausmaß der Veränderungen über viele Generationen von Menschen hinweg völlig zu begreifen. Wir können deswegen bei der Beurteilung von Veränderungen durch das „Syndrom der verschobenen Eichung“ (Pauly 1995) gravierend beeinflusst sein. Das Syndrom tritt auf, weil

- jede neue Generation nicht weiß, wie die Natur ursprünglich aussah;
- die Umgebung, in der wir und die wilden Pflanzen und Tiere leben, sich langsam und kaum wahrnehmbar ändert;
- jede neue Generation die Natur aufgrund der eigenen Erfahrung mit wilden Pflanzen- und Tierarten in ihrer Umgebung neu definiert.

Das Syndrom führt dazu, dass

- die Wahrnehmung von ökologischen Veränderungen sich mit jeder neuen Generation wandelt;
- ein degradiertes Zustand der Natur als normal betrachtet und akzeptiert wird;
- die Gesellschaft sehr tolerant und unsensibel für den schleichenden Verlust von Arten wird;
- eine ständige Senkung der Standards für das, was man für Natur hält, stattfindet.

Faktisch ist so der degradierte Zustand von Natur zur Norm für ihre Inwertsetzung erhoben worden. Daher müssen große psychologische Hindernisse überwunden werden, wenn man andersartige Erwartungen und Ziele für den Naturschutz anstrebt. Schlimmer noch: Werden andersartige Ziele für den Naturschutz in die Diskussion eingebracht, wird das wie ein Angriff auf die herrschenden und allgemein akzeptierten Normen und Werte angesehen. Das ist paradoxerweise nicht nur ein Konflikt um die Sache. Vielmehr handelt es sich um Probleme, die aus der Macht überkommener Lehrmeinungen sowie darauf gründender eigener Erfahrungen und Mehrheitsmeinungen erwachsen.

Weil es keine vom Menschen unberührte Natur mehr gab, als die Rekonstruktion der Naturlandschaft stattfand, kann der rekonstruierte Wald auf einer verschobenen Eichung und somit auf unrichtigen Ausgangspunkten gegründet sein. Dazu gehört dann auch die Theorie über den Einfluss der einheimischen Großherbivoren auf die Struktur und das Funktionieren der Naturlandschaft. So ist beispielsweise das einheimische Wildrind, der Auerochse, im Jahr 1627 ausgestorben, das heißt, lange bevor die Rekonstruktion der Naturlandschaft vorgenommen wurde. Daneben waren auch zur Zeit der Rekonstruktion alle anderen Arten der einheimischen Großherbivoren in großen Teilen aus ihren ehemaligen Verbreitungsgebieten verschwunden (s. z.B. Bell & Walker 1992; Ivanovic 1996; Eryvynck & Van Neer 2004; Krasinki & Krasinka 2007). Die damaligen Wissenschaftler könnten darum in Bezug auf den Einfluss des Auerochsen und anderer wildlebender Großherbivoren ein Opfer des Syndroms der verschobenen Eichung geworden sein. Dass dies der Fall gewesen ist, lehrt uns die Geschichte des Auerochsen, des Wildrindes im Tiefland von Europa, des wilden Vorfahren des Hausrindes (Götherström et al. 2005; Van Vuure 2005; Beja-Pereira et al. 2006).

Der Auerochse und das Hausrind und das Syndrom der verschobenen Eichung

Der Auerochse starb - wie oben bereits einmal erwähnt - im Jahr 1627 aus (Szafer 1968; Abb. 4). Er ist der wilde Vorfahre unseres Hausrindes (Götherström et al. 2005; Beja-Pereira et al. 2006; Edwards et al. 2007). Dies war nicht bekannt, als die Wissenschaftler den Wald als die natürliche Vegetation rekonstruierten. Deswegen wurde der Auerochse nicht in die Überlegungen miteinbezogen. Man sprach über das Rind. Weil es aber, wie andere Hausvieharten, also Pferd, Schaf und Ziege, vom Menschen mit Beginn der Landwirtschaft eingeführt worden ist, wurde es als nicht einheimisch angesehen. Deswegen wurde das Rind von der Rekonstruktion der Naturlandschaft ausgeschlossen. Die Wissenschaft war der Meinung, dass es für das Hausrind und seine Auswirkungen auf die Vegetation kein natürliches Äquivalent in der Natur gegeben hat. Wenn man Rinder vom Weideland entfernte und dieses der Natur überließ, kehrte der Auerochse nicht spontan zurück, weil er ja ausgestorben war. Der Wald, der sich daraufhin aber spontan entwickelte, wurde wie die Naturlandschaft angesehen. Das Grasland, auf dem zuvor Rinder grasten, wurde nicht als natürlich charakterisiert. Es war dem Wald sozusagen gestohlen worden (Forbes 1902; Warming 1909; Tansley 1911; 1935)

Zur Zeit der Rekonstruktion gab es überall in Europa sogenannte Waldweiden. Eine übliche Waldweide ist eine parkartige Landschaft, die aus einem Mosaik von Grasland, vereinzelt Sträuchern und Bäumen und waldartigen Gehölzen besteht, die am Rande von einem dichten Gestrüpp aus Dornsträuchern umgeben sind, das eine Mantel- und Saumvegetation bildet. Sie wurde damals von Haustieren wie Rind, Pferd, Schaf und Ziege beweidet. Das Vieh nutzte sowohl das Grasland wie auch den Wald bzw. das Gehölz und Gebüsch. Es war allseits bekannt, dass Hausvieh, wie das Hausrind, die Gehölzverjüngung in den Waldbereichen auf diesen

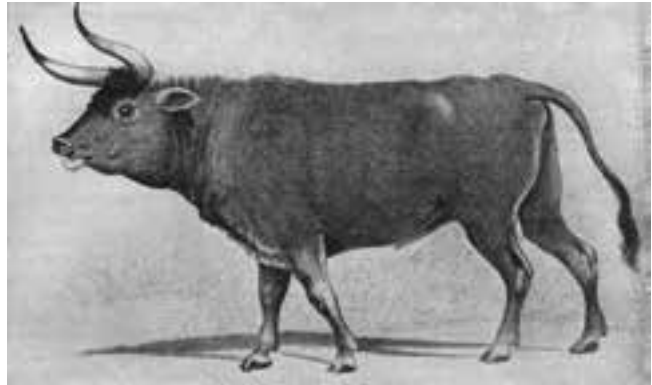


Abb. 4: Der Auerochse starb im Jahr 1627 aus. Erst im Jahr 1927 wurde er wissenschaftlich als der wilde Vorfahre unseres Hausrindes anerkannt, das dadurch den Status eines Exoten verlor und zu einer einheimischen Art wurde.

Waldweiden verhinderte. So schrieb Landolt 1866 über die Waldweide: „Wo die Waldweide schonungslos ausgeübt wird, da sind die Haustiere die gefährlichsten Feinde des Waldes, indem sie die jungen Holzgewächse durch Biß und Tritt vernichten oder doch beschädigen und an steilen Hängen durch das Wund- und Lostreten des Bodens die Abschwemmung desselben erleichtern.“ (Landolt 1866, S. 152, 155). Es war zu der Zeit bekannt, dass auch die wilden Tiere die Verjüngung des Waldes verhindern konnten. Landolt schrieb darüber 1866: „Das Wild schädigt den Wald in ähnlicher Weise wie die Haustiere, wir haben jedoch wenig Veranlassung, über Wildschaden zu klagen, weil die Hirsche ganz mangeln, die Rehe nur in wenigen Waldungen der Ebene zahlreich vorkommen und die Gemsen sich während des größten Theils des Jahres oberhalb der Waldregion aufhalten und im Wald überhaupt wenig Schaden anrichten. – Wo Hirsche in größerer Zahl vorkommen, da schädigen sie den Wald durch das Verbeißen der Holzgewächse, durch das Fegen ihrer Geweihe und durch das Entrinden vieler Stangen während der Saftzeit; die letzte Art der Beschädigung ist die nachtheiligste. Die Rehe schaden in gleicher Weise, doch sie schälen nicht.“ (Landolt 1866, S. 155-156). Wilde Tiere und Hausvieh wie das Rind wurden deshalb über einen Kamm geschoren (s. weiter Gayer 1886; Bühler 1922; Vanselow 1926; Grossmann 1927; Meyer 1931; Schubart 1966; Mantel 1990).

Als Landolt das Obige schrieb, war der Auerochse als eine europäische, einheimische Wildtierart bekannt. Bojanus beschrieb ihn 1827 wissenschaftlich. Der Auerochse sollte aber nur im Pleistozän gelebt haben (Van Vuure 2005), das heißt, bevor der heutige Zeitraum, das Holozän begann. Die Entdeckung des Auerochsen hatte darum keine Bedeutung für die Rekonstruktion der Naturlandschaft Wald im Holozän. Erst 1878 wurde aufgrund historischer Texte bekannt, dass der Auerochse bis in historische Zeit in Europa lebte (Wrzesniowski 1878). Aber da war das Eichmaß für die Naturlandschaft offensichtlich bereits so in Richtung Wald verschoben, dass der Auerochse, wie die noch lebenden einheimischen Großherbivoren, als ein Waldtier charakterisiert wurde, was bis heute der Fall ist (s. Roberts 1989; Vereshchagin & Baryshnikov 1989; Bell & Walker 1992; Peterken 1996; Van Vuure 2005).

Wie bereits oben beschrieben, wurde das Hausvieh, wie Rind, Pferd, Schaf und Ziege, auf den Waldweiden als der Vernichter des Waldes im Tiefland Europas angesehen. So schrieb der englische Forstmann Forbes 1902, dass es wenig Grund zu Zweifeln gebe, was die Folge sein würde, wenn das Land völlig der Natur überlassen würde. Man bräuchte nur eine Bodenfläche mit einem Zaun von Rindern, Schafen und Kaninchen freizuhalten, um schnell ein Muster von einem Typ des ursprünglichen Waldes zu bekommen⁸. Die Meinung darüber änderte sich bis heute nicht. Das Rind wird noch immer wie ein Exot und Vernichter der Naturlandschaft Wald betrachtet (Peterken 1996).

Man sah in der Waldweide eine Phase, einen Beitrag im Prozess der Vernichtung des Waldes durch Hausvieh. Weil es die Regeneration von Bäumen im Wald verhin- derte, verursachte es eine sogenannte retrogressive Sukzession von geschlossenem Wald zu offenem Gras-

land oder offener Heide (Moss 1910; Moss et al. 1910; Tansley 1911; 1953; Watt 1919; 1924)(Abb. 5, s.S. 95). Konnte man die Haustiere wie das Rind von den Waldweiden fernhalten, dann entwickelte sich die halboffene Landschaft spontan zu einem geschlossenen Wald, welcher dann die Naturlandschaft sein sollte (Moss 1910; Moss et al. 1910; Watt 1919; 1924; Tansley 1911). Noch immer herrschte offenbar die Auffassung, dass es vom Hausrind keine wirkähnlichen Vertreter in der Naturlandschaft gegeben hatte. Das ist nicht erstaunlich, weil es zu dieser Zeit nicht bekannt war, dass der Auerochse der wilde Vorfahre des Hausrindes war. Das wurde nicht vor 1927 bekannt - nach umfassenden Untersuchungen von Knochenfunden (Van Vuure 2005). DNA-Untersuchungen haben die Abstammung weiter geklärt und bestätigt, wobei auch festgestellt wurde, dass sich in Europa im Verlauf der Zeit immer wieder auch Auerochsenbullen mit Hauskühen gekreuzt haben (Götherström et al. 2005; Beja-Pereira et al. 2006; Edwards et al. 2007). Obwohl diese Erkenntnis bewies, dass Auerochse und Hausrind dieselbe Art waren, änderte das nichts an der Theorie über die Rolle dieser Art in der Naturlandschaft. Der Auerochse wurde als Waldtier charakterisiert. Weil die Naturlandschaft ja ein Wald war, konnte der Auerochse keinen Einfluss auf die Struktur und das Funktionieren der Naturlandschaft gehabt haben, und deswegen war die Waldbeweidung mit Hausrindern als unnatürlich zu betrachten. Offensichtlich war die Eichung für die Naturlandschaft schon so zum geschlossenen Wald hin verschoben, dass entweder der Auerochse oder das Hausrind keinen Einfluss auf die Struktur und das Funktionieren der Naturlandschaft haben konnten bzw. sollten, weil es sonst keinen Wald als Naturlandschaft gegeben haben konnte.

Also, weil die natürliche Vegetation der Wald ist, der sich spontan entwickelte, nachdem Auerochse und Hausrind davon ausgeschlossen wurden, könnten Auerochse und Rind keinen Einfluss auf die natürliche Vegetation Wald genommen haben, weil es sonst auch keinen

⁸ „There is little reason to doubt, therefore, what the result of leaving land entirely to Nature would be. So far as indigenous species [of trees] are concerned we have only to fence off a piece of ground from cattle, sheep, and rabbits, and quickly get a sample of indigenous forest of one or other types mentioned above.“ (Forbes 1902, p. 245).



Abb. 5: Hausrinder sollen auf der Waldweide die Verjüngung von Bäumen verhindert und so die halb-offene Landschaft geschaffen haben.

Wald als die natürliche Vegetation gegeben haben konnte. Das oben Gesagte macht klar, dass die Aussage, Auerochse und ihre Nachkommen, die Hausrinder, hätten unter natürlichen Bedingungen keinen Einfluss auf die Struktur und das Funktionieren der natürlichen Vegetation, auf einem Zirkelschluss gegründet ist.

Dieser Zirkelschluss war der Grund dafür, auch keine natürlichen Vertreter vom Hauspferd in die Rekonstruktion der Natur des Europäischen Tiefland aufzunehmen. Auch das Pferd wurde als eine von den Menschen eingeführte, nicht einheimische Art betrachtet. Das Argument war, dass das letzte noch lebende Wildpferd, das Przewalskipferd (*Equus przewalskii*), in offenem Grasland lebte, genau so wie seine Verwandten, das Burchell's

Zebra (*Equus burchellii*), das Grevy's Zebra (*E. grevyi*), der Wildesel Kulan (*E. hemionus kulan*) und der Onager (*E. h. onager*). Der Wald ist also kein Lebensraum für das Wildpferd, und deswegen sollte es nur in der Zeit in Europa gelebt haben können, als es in Europa offenes Grasland und noch keinen Wald gegeben hat. Das war in der Eiszeit, als es eine grasige Steppen-Tundra gab. Diese verschwand aber nach der letzten Eiszeit, als sich vor 10.000 Jahren der Wald infolge der Klimaänderung über Europa ausbreitete. Das Wildpferd sollte seit der Zeit, als sich der Wald entwickelte, aus Europa verschwunden sein und sich auf die Steppen Osteuropas und Asiens zurückzogen haben. Zu dieser Theorie trug bei, dass alle Fossilien von Pferden, die anfangs in West- und Mitteleuropa gefunden wurden, aus dem Zeitraum datierten,

als die Landwirtschaft in Europa eingeführt wurde, das heißt im Neolithikum. Darum wurden diese Fossilien als Reste der von Menschen eingeführten Hauspferde interpretiert (Van Wijngaarden-Bakker 1975). Aber inzwischen sind in Europa Fossilien von Pferden gefunden worden, die auf den Zeitraum vor der Landbewirtschaftung durch den Menschen zurückgehen, also in die Zeit als es noch einen dichten ungestörten Wald gegeben haben soll. Dadurch hat sich innerhalb der Paläoökologie das Bild vom Pferd in der Vorgeschichte geändert. Mit dem Vorkommen von Auerochse und Pferd vor der Steinzeit ist dann die Frage aufgekommen, ob die Naturlandschaft tatsächlich wie ein geschlossener Wald ausgesehen haben kann (Zeiler 1997; Laarman 2001; Peeters 2007).

Das Pferd wurde zwischen 6.000 und 4.000 Jahre vor Heute domestiziert (Pennisi 2001; Vilà et al. 2001; Jansen et al. 2002). Eine MtDNA-Studie hat auch gezeigt, dass das einzige noch lebende Wildpferd, das asiatische Przewalskipferd, welches ein Paar Chromosomen weniger hat als das Hauspferd, nicht der wilde Vorfahre des Hauspferdes gewesen ist (Jansen et al. 2002). Weil die MtDNA-Studien darauf hinweisen, dass das Hauspferd auf verschiedene Populationen von Wildpferden zurückzuführen ist, nimmt man inzwischen an, dass das Hauspferd an verschiedenen Orten, das heißt sowohl in den ukrainischen Steppen als auch an anderen Stellen in Europa domestiziert wurde, oder dass es auch an verschiedenen Stellen mit dort lebenden Wildpferden vermischt wurde. (Pennisi 2001; Vilà et al. 2001). Das europäische Wildpferd und der wilde Vorfahre des Hauspferdes in Europa soll der Tarpan (*Equus ferus gmelini*) gewesen sein (Pruski 1963), der 1887 ausgestorben ist (Pruski 1963; Veresshchagin & Baryshnikov 1989). Auch in Bezug auf das Pferd gilt, dass diese Tierart infolge eines Zirkelschlusses unberechtigtweise von der Rekonstruktion der Naturlandschaft im Tiefland von Europa ausgeschlossen worden ist.

Die Konsequenz des Ausschließens von Großherbivoren von der Sukzession der Vegetation

Wie gesagt, wurde die natürliche Vegetation rekonstruiert, ohne die Auswirkungen von einheimischen Grasern, wie Auerochse und Tarpan, in Betracht zu ziehen. Weil beide Arten die wilden Vorfahren von Hausrind und Hauspferd sind, die überall in Europa auf den Waldweiden grasten, hat man unberechtigtweise die Auswirkungen von Hausrind und Hauspferd, und damit die ganze Gilde der einheimischen spezialisierten Grasfresser, von der Rekonstruktion der Naturlandschaften ausgeschlossen. Wie zuvor bereits gesagt, ist das Entstehen des Waldes als Eichmaß auf einem Zirkelschluss gegründet. Wegen des potenziellen Einflusses, den auch andere einheimische Großherbivoren auf die Vegetationsdecke ausüben, wurden sie ebenso von der Rekonstruktion ausgeschlossen. Die Auffassung, dass alle Großherbivoren – also nicht nur Auerochse und Rind – keinen Einfluss auf die Struktur und das Funktionieren der natürlichen Vegetation Wald hatten, ist ebenfalls auf einem Zirkelschluss gegründet, nämlich dem, dass der Wald sich spontan entwickelt, wenn man die Großherbivoren von der Vegetation fernhält, oder wenn man ihre Bestände durch Bejagung auf solch eine niedrige Dichte reduziert, dass sie funktionell praktisch nicht mehr existent sind. Dann ist das Ergebnis die natürliche Vegetation, und weil die natürliche Vegetation demnach Wald ist, können und dürfen die Großherbivoren funktionell nicht existent sein, weil es sonst kein Wald geben kann. So schließt sich der Kreis, der aufgrund der verschobenen Eichung entstanden ist, indem in Europa alle einheimischen Großherbivoren als funktionell nicht existierende Waldtiere charakterisiert worden sind (Iversen 1973; Roberts 1989; Veresshchagin & Baryshnikov 1989; Bell & Walker 1992; Peterken 1996).

Wegen der verschobenen Eichung sind Hausrind und Hauspferd z. B. von den Waldweiden entfernt worden, nachdem diese zu einem Naturreservat oder National-



Abb. 6: Weil der Wald bei der Rekonstruktion der natürlichen Vegetation als Klimaxbestand angesehen wurde, wurden Wisent wie auch Auerochse als Waldtiere klassifiziert. - Foto: F. Vera

park erklärt wurden, weil sich dort die natürliche Vegetation wiederherstellen sollte. Daraufhin entwickelte sich die vormalige halboffene Waldweide zu einem geschlossenen Wald (s. Vera 2000). Beispiele sind z.B. der Neuenburger Urwald, der Hasbrucher Urwald und die Sababurg in Deutschland, La Tillaie und Le Gros Fouteau im Forst von Fontainebleau in Frankreich, der Nationalpark Dalby Söderskog in Schweden und der Nationalpark Białowieża in Polen (Brincken 1826; Vera 2000). In diesen Reservaten gibt es keine Rinder und Pferde mehr, und die Dichte der noch vorkommenden einheimischen Großherbivoren, wie Reh, Rothirsch und Wisent, wird durch Abschuss niedrig gehalten, damit sie den Wald nicht gefährden (Falinski 1986; Vera 2000; Anonymus 2002; Pucek 2004) (Abb. 6). Nach dieser Vegetationsumwandlung verschwanden viele lichtbedürftige Pflanzenarten. Sie wurden von schattenertragenden Baumarten verdrängt. Lichtbedürftige Sträucher, die der Konkurrenz zum Opfer fielen, sind z.B. Hasel (*Corylus avellana*), Schwarzdorn (*Prunus spinosa*), Weissdorn (*Crataegus monogyna*), Liguster (*Ligustrum vulgare*), Spindelstrauch (*Euonymus europaeus*), Gemeiner Schneeball (*Viburnum opulus*) und alle Arten von Rosen (*Rosa spec.*). Lichtbedürftige Baumarten, die verschwunden sind, sind z.B. Traubeneiche (*Quercus petraea*), Stieleiche (*Q. robur*), Wildapfel (*Malus sylvestris*), Wildbirne (*Pyrus pyraster*), Vogelkirsche (*Prunus avium*), viele Arten von Gräsern und Kräutern sowie die lichtbe-

dürftigen Flechten (Vera 2000; Vera et al. 2006). Die schattenertragenden Baumarten, die sie wegkonkurrieren, sind: Sommerlinde (*Tilia platyphyllos*) und Winterlinde (*T. cordata*), Hainbuche (*Carpinus betulus*), Ulmen (*Ulmus spec.*), Feldahorn (*Acer campestre*), Spitzahorn (*A. platanoides*), Bergahorn (*A. pseudoplatanus*), Esche (*Fraxinus excelsior*) und Buche (*Fagus sylvatica*) (Vera 2000; Vera et al. 2006). Die Kräuter-, Gras- und Straucharten starben durch einen Mangel an Licht, nachdem sie von schattenertragenden Bäumen überwachsen wurden. Auch Bäume, wie Eichen, starben, wenn sie von solchen überwachsen wurden. Sie verschwanden auch, weil sie im geschlossenen Wald nicht mehr im Stande waren, sich erfolgreich zu verzüngen. Zum Beispiel nahm im Nationalpark Dalby Söderskog innerhalb von 45 Jahren die Anzahl von Gefäßpflanzen um 50% ab (Lindquist 1938; Malmer et al. 1978), und die Stieleiche konnte sich nicht mehr erfolgreich verzüngen (Malmer et al. 1978). Sie wurden durch Buche, Esche und Bergulme (*Ulmus glabra*) verdrängt. Lichtbedürftige Sträucher, wie Gemeiner Schneeball, Spindelstrauch, Wildapfel und Schwarzdorn, existierten nur noch an den Rändern, wo der Nationalpark an offenes Grasland grenzt. Im Wald halbierte sich die Bedeckung mit Hasel innerhalb von vierzig Jahren (Malmer et al. 1978; Vera 2000) (Abb. 7).

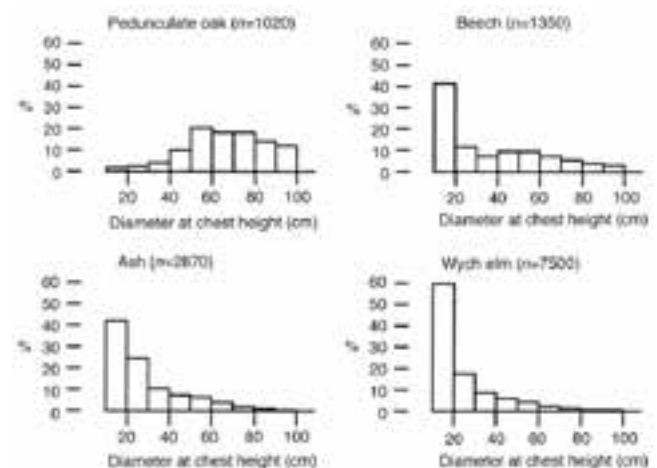


Abb. 7: Prozentuelle Verteilung der Durchmesser von Baumarten, wie Stieleiche, Buche, Esche und Bergulme im National Park Dalby Söderskog (in Vera 2000, neu gezeichnet von Malmer et al. 1978).

Das Fehlen der Verjüngung von Eichen scheint im Widerspruch zu stehen mit den vielen Eichenkeimlingen, die nach einer guten Mast den Waldboden bedecken. Sie halten es dort im Schatten des Kronendachs selbst noch drei bis vier Jahre aus (Röhrig 1967; Bezancinský 1971; Paice 1974; Von Lüpke 1982). Die Erklärung dafür sind die Reservestoffe in den Eicheln, die an der Pfahlwurzel haften. Diese werden von den Eicheln zur Pfahlwurzel transportiert und dort gespeichert (Ziegenhagen & Kausch 1994; Brookes et al. 1980). Fälschlicherweise entsteht so der Eindruck, dass junge Eichen relativ schattenverträglich seien. Unter Schatten verschwinden aber die Reservestoffe in der Pfahlwurzel (Hoffmann 1967; Ziegenhagen & Kausch 1994; Vera 2000) und die Sämlinge sterben nach 3 bis 4 Jahren. Keimlinge von schattenverträglichen Arten, wie zum Beispiel von Linde, Buche und Hainbuche, überdauern unter gleichen Umständen viel länger. Sie haben somit die Möglichkeit der Vorverjüngung unter einem Kronendach, aber sie benötigen für das Aufwachsen später auch mehr Tageslicht. Das muss ihnen geboten werden - etwa durch Löcher im Kronendach oder durch einen Windwurf. Im Fall einer solchen Auflichtung verfügen sie im Vergleich zu den Eichenkeimlingen dann über einen bedeutenden Wuchsvorsprung. Sie wachsen dann rasch hoch. Selbst wenn es noch viele Eichenkeimlinge gibt, überwachsen sie dann die Eichenkeimlinge und verdrängen die jungen Eichen endgültig. Die Eichen haben somit keine Chance (Wardle 1959; Bezancinský 1971; Pigott 1975; Von Lüpke 1989; Tapper 1992; 1993; Collet et al. 2008).

Diese Daten stehen im Gegensatz zu den Daten aus den Pollendiagrammen. Diese zeigen, dass im Zeitraum des Atlantikums (8.000 bis 5.000 Jahre vor heute), in dem ein geschlossener Wald in der Vorgeschichte postuliert ist, lichtbedürftige Arten wie Eiche und Hasel, gemischt mit schattenertragenden Baumarten, wie Linde, Ulme, Hainbuche und Esche, allgegenwärtig waren. Diese Pollendiagramme können deshalb unmöglich von einem

geschlossenen Wald stammen. Auch die sehr hohen Prozentzahlen von Haselpollen von bis zu 50% im Zeitraum des Atlantikums (s. Huntley und Birks 1983) sprechen nicht für, sondern gegen einen geschlossenen Wald. Erstens blüht die Hasel nicht oder kaum unter einem Kronendach von Bäumen (Bertsch 1929; Borse 1939; Sanderson 1958; Hausrath 1982; Evans 1992). Und zweitens verjüngt die Hasel sich nicht in einem geschlossenen Wald, sondern verschwindet in ihm allmählich (Nietsch 1939; Schubart 1966; Malmer et al. 1978; Hytteborn 1986; Rackham 1980; 2003). Selbst bei einem Kronenschlussgrad von nur 30% blüht die Hasel nicht mehr und produziert somit auch keine Pollen. Das heißt, ab einer Bedeckung durch das Kronendach von mehr als 20 bis 30% verschwindet die Hasel sukzessive (Cotta 1865; Sanderson 1958; Warren & Thomas 1992).

Neben dem Verlust der lichtbedürftigen Pflanzenarten verursachte die Sukzession der Waldweide zum geschlossenen Wald auch eine starke Abnahme und den Verlust von Tierarten, die von der die Waldweiden kennzeichnenden parkartigen Struktur abhängig sind, das heißt, von der Kombination aus offenem Grasland, Mantel- und Saumvegetation, Gebüsch und im offenen Grasland freistehenden Bäumen. Dazu gehören sehr viele Vogel- und Insektenarten (Cramp 1988; Cramp & Brooks 1992; Harding & Rose 1986, Bink 1992; Hondong et al. 1993; Antonsson & Janson 2001; Appelqvist et al. 2001; Butler et al. 2001; Ranius et al. 2005; Manning et al. 2006). Zum Beispiel sind 80% der europäischen Schmetterlinge abhängig von halboffenen Landschaften mit Mantel- und Saumvegetationen (Bink 1992). Das Verschwinden der beiden Eichenarten hat große Auswirkungen auf die Biodiversität, weil es keine andere einheimische Baumart gibt, die so viele Arten beherbergt (Darlington 1974; Morris 1974; Rose 1974; Alexander et al. 2006; Ranius et al. 2008; Vodka et al. 2009). Bedrohte Arten, die eine deutliche Präferenz für Eichen haben, insbesondere für sehr alte, sind unter anderem Mittelspecht (*Dendrocopos medius*) und

Eremit- oder Juchtenkäfer (*Osmoderme eremita*) (Pasinelli und Hegelbach 1997; Ranius et al. 2005). Letzterer ist insbesondere abhängig von sehr alten Eichen, die durch eine sehr gedrungene Wuchsform gekennzeichnet sind. Diese bekommen die Eichen in einem Alter von über 300 Jahren, wenn ihre obere Krone abstirbt und sie gleichzeitig tiefer am Stamm eine neue bilden. Der Baum „wächst hinunter“, und wird ein sogenannter „veteran tree“ (Alexander 2001; Ek & Johansson 2005). Der Stamm wird sehr umfangreich und fängt von innen her an zu verfaulen, wodurch das Habitat für den Juchtenkäfer entsteht (Antonsson & Janson 2001; Ek & Johansson 2005; Ranius et al. 2005). Diese Wuchsform können die Eichen niemals in einem geschlossenen Wald ausbilden, weil sie so niedrig werden, dass sie innerhalb einiger Dekaden von schattenertragenden Baumarten, die, wie bekannt, unter Eichenkronen aufwachsen können, (Krahl-Urban 1959), überwachsen und von deren Schatten getötet werden (Vera 2000).

Wenn Großherbivoren einen entscheidenden Einfluss auf die Vegetation haben

Von der Waldweide ist bekannt, dass Hausrind und Hauspferd durchaus einen Einfluss auf die Struktur und das Funktionieren des Waldes haben können, nämlich indem sie die Regeneration von Bäumen im Wald verhindern. Wie schon gesagt, ist die Waldweide in der klassischen Theorie über die „Naturlandschaft Wald“ als eine Phase des Vernichtungsprozesses des Waldes durch Großherbivoren charakterisiert, weil sie die Verjüngung von Bäumen im Wald verhindert. Die Waldweide sollte definitionsgemäß deswegen ein durch Tritt und Verbiss vom Vieh aufgelockerter Wald sein, der sich durch eine regressive Sukzession zuletzt zu einem offenen Grasland oder einer Heide entwickelt (Ellenberg 1986).

Wie gesagt, bildet die überkommene Waldweide eine Struktur mit abwechselnd Grasland, Sträuchern, solitären Bäumen und Gehölzkomplexen (deutlich im Raum

begrenzte Ansammlung von Gehölzen mit schrägem bzw. gestuftem Saum) aus. Innerhalb der waldartigen Gehölzinseln findet auf der Waldweide tatsächlich keine erfolgreiche Verjüngung von Bäumen statt. Dagegen gibt es eine erfolgreiche Verjüngung im Grasland, in der unmittelbaren Nähe von Pflanzenarten, die von den Großherbivoren gemieden werden. Letztere sind zum Beispiel mit Stacheln oder Dornen bewehrte („bewaffnete“) Straucharten wie Schwarzdorn und Weißdorn, oder mit giftigen Chemikalien „bewaffnete“ Kräuter wie Gelber Enzian (*Gentiana lutea*). Diese Pflanzenarten sind lichtbedürftig und wachsen in offenem, von Großherbivoren beweidetem Grasland erfolgreich auf, weil sie durch Dornen, Stacheln oder Giftstoffe gegen den Fraß von Großherbivoren geschützt sind. In das beweidete offene Grasland kommen auch immer wieder nicht bewehrte Sämlinge von Sträuchern und Bäumen (entweder lichtbedürftige oder schattenverträgliche) auf. Diese werden mit den Gräsern und Kräutern gefressen, es sei denn, dass sie in direkter Nähe zu bewehrten Arten keimen. Diese schützen sie dann wie Stacheldraht gegen den Fraß und Tritt von Großherbivoren. Auf diese Weise verjüngen sich lichtbedürftige und schattenertragende Baumarten erfolgreich im beweideten Grasland auf der Waldweide (s. Tansley 1953; Pott & Hüppe 1991; Vera 2000; Bakker et al. 2004; Smit et al. 2005; 2006a; 2006b)(Abb. 8).



Abb. 8: Waldweide im Französischen Jura. Deutlich ist der Mantel aus Schlehengebüsch zu sehen, woraus die Eichen emporgekommen sind. Im Hintergrund ist Hasel in der Mantelvegetation zu erkennen. - Foto: F. Vera

Die Waldweiden werden im Verbreitungsgebiet von Eichen durch das sehr häufige Vorkommen dieser Baumart gekennzeichnet (Vera 2000). Ursache dafür ist, dass die Aussaat der Eiche durch den Eichelhäher gefördert wird (Schuster 1950; Bossema 1979; Vullmer & Hausting 1995). Der Eichelhäher gräbt die Eicheln in der Nähe von bestimmten Strukturen ein, die wie eine Orientierungshilfe im freien Feld wirken, so dass er die Eicheln später wieder finden kann. Dafür eignen sich insbesondere die Dornensträucher und andere gemiedene Pflanzen, die aus dem kurz abgeweideten Grasland herausragen. Im Winter sucht er dann diese Stellen wieder auf, um die Eicheln auszugraben, zu pellen und zu fressen. Ein Teil der Eicheln überdauert das Versteck bis in den Frühling. Sie keimen und haben schon ihre ersten Blätterkränze gebildet, wenn die Eichelhäher mit ihren Jungen, die noch kaum fliegen können, wieder erscheinen. Die Altvögel ziehen nun die Eichensämlinge, die sie im Herbst zuvor versteckt hatten, empor. Die Eicheln sitzen noch immer fest an ihrer Pfahlwurzel und kommen dann aus dem Boden heraus. Die langen Pfahlwurzeln der Sämlinge bleiben teilweise im Boden stecken. Die Eichelhäher brechen die Eicheln von ihren Pfahlwurzeln, pellen sie und verfüttern die Keimblätter (Cotylen) an ihre Jungen (Bossema 1997). Die Eichensämlinge können weiter wachsen, weil sie nicht ganz enturzelt worden sind; und dank der Eichelhäher stehen sie nunmehr an einer Stelle, an der sie die größten Chancen haben, erfolgreich weiter zu wachsen, nämlich geschützt von den Dornensträuchern und mit ihren Köpfen im vollen Tageslicht. Auch die lichtbedürftige Hasel findet man innerhalb von und neben den Dornensträuchern. In diesem Fall ist es der Kleiber, der die Haselnuss pflanzt, ähnlich wie der Eichelhäher die Eichel, nämlich im Grasland gleich neben Dornensträuchern, wie z. B. Schwarzdorngebüsch.

Solche Dorngebüschgruppen werden auch von vielen Vogelarten aufgesucht, die Beeren von Sträuchern und Bäumen gefressen haben (Herrera 1984; Snow &

Snow 1988; Kollmann 1992). Die Samen dieser Beeren werden von den Vögeln mit ihrem Kot ausgeschieden und wachsen dann ebenfalls geschützt auf. Somit tauchen hier lichtbedürftige Straucharten auf, wie Liguster, Spindelstrauch, Wacholder (*Juniperus communis*) und Traubenkirsche (*Prunus padus*), sowie lichtbedürftige Bäume, wie Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*), Elsbeere (*S. torminalis*), Mehlbeere (*S. aria*), Speierling (*S. domestica*), Vogelkirsche, Wildbirne und Wildapfel (Vera 2000).



Abb. 9: Buschwald, von einem Mantel aus Schlehen umgeben, im Bereich der Zickerschen Berge auf der Insel Rügen. - Foto: F. Vera

Wenn es sich auf der Naturweide um Schwarzdorn handelt, eine Art, die sich vegetativ vermehrt, dann breitet er sich als Schwarzdorngestrüpp kreisförmig immer weiter im Grasland aus. Die Großherbivoren können das nicht verhindern, wohl aber die Kaninchen, weil sie die jungen Sprosse an den Wurzelbrutausläufern schälen, wodurch diese absterben (Bakker et al. 2004). Im Schutz des Gebüschaumes entwickeln sich immer wieder Keimlinge von Bäumen. Deshalb bildet sich ein konvexes Schwarzdorngestrüpp mit Saum- und Mantelvegetation, worin Gehölze aufkommen. So entstehen Baum- und Buschgruppen (Bäume und baumartige Gehölze, gesäumt mit Gebüsch). Sie sehen in einem späteren Stadium aus wie ein (kleiner) Wald, sind aber deutlich im Raum begrenzt und von einer Mantel- und Saumvegetation umgeben (Abb. 9). Sie werden immer umfangreicher, soweit Schwarzdorngestrüpp ins Grasland

hinauswächst, oder auch durch das Zusammenwachsen von mehreren Gehölzkomplexen, mit einer Fläche, die von einigen bis vielen hunderten Hektaren variieren kann. Die ältesten Bäume befinden sich in der Mitte des Gehölzes. Je weiter man nach außen kommt, desto jünger sind die Bäume. Die jüngsten Bäume befinden sich in dem das Gehölz umgebenden Dornengestrüpp. Wenn die Bäume in dem Gebüschmantel heranwachsen, werden die Kronen immer breiter, und schließlich bilden sie ein geschlossenes Kronendach. Das wirft so viel Schatten, dass die lichtbedürftigen Dornsträucher, aus denen die Bäume empor gewachsen sind, absterben. Innerhalb des Gehölzkomplexes fehlt deswegen eine Strauchschicht. Dort findet auch keine erfolgreiche Verjüngung von Bäumen statt, weil zum einen der Schatten das verhindert und zum anderen die Großherbivoren, die durch Löcher, die immer irgendwo in der Mantel- und Saumvegetation entstehen, in diese Gehölzkomplexe eindringen (Abb. 10). Die Tiere tun das wegen des kühlenden Laubdaches und/oder, um den Stechfliegen zu entkommen. Sie verhindern auf diese Weise auch die Verjüngung und das Aufwachsen von schattenertragenden Baumarten unter Eichen und das Verdrängen von Eichen, was die Schatthölzer ohne Großherbivoren sonst erfolgreich tun könnten.



Abb. 10: Ein Loch in dem Gehölzmantel, durch den die Großherbivoren in den „Busch“ eindringen. - Foto: F. Vera

Das zeigen eindrucksvoll die ehemaligen Waldweiden, die zu Reservaten wurden, und aus denen deswegen die Großherbivoren entfernt oder durch Abschuss auf funktionell nicht relevante Dichten reduziert wurden (Vera 2000). Die ältesten Bäume inmitten der Baumgehölze sterben zuerst ab, wodurch sich dort ein Loch im Kronendach bildet. Dort erreicht das Tageslicht den Boden, aber es findet keine erfolgreiche Verjüngung statt, weil die lichtbedürftigen, schützenden Dornsträucher wegen der Beschattung am Anfang fehlen, und die Großherbivoren sie deswegen erfolgreich verhindern. Die Tiere bringen mit ihrem Dung Samen von Gräsern, die dort wegen des erhöhten Lichtzutritts erfolgreich aufwachsen können. So entwickelt sich an diesen Stellen langsam ein kurz gehaltener Grasrasen (Bokdam 2003). Solange die Grasflächen sehr intensiv beweidet werden, haben Dornsträucher dort keine Chance, sich zu etablieren, weil es eine Vegetationsperiode dauert, bis sich ihre Stacheln aushärten. Während dieser Periode können auch die Sämlinge der Dornensträucher von den Tieren gefressen werden. Die innerhalb des Baumbuschkomplexes entwickelte offene Grasfläche breitet sich von der Mitte her immer weiter aus, weil immer mehr Bäume altersbedingt sterben. Trockenheit, Sturm, Eisbruch und Pilze beschleunigen das Absterben alter Bäume (Peterken 1996; Mountford et al. 1999; Dobson & Crawley 1994; Green 2002; Lonsdale et al. 2008). Auf diese Weise verwandeln die Großherbivoren den Baumbusch allmählich in offenes Grasland, ein Prozess, der wie oben erwähnt - bei traditioneller Betrachtungsweise - als regressive Sukzession bezeichnet wird (Ellenberg 1986). Irgendwann ist die Graslandfläche dann so groß, dass die Tiere einfach nicht mehr überall alles intensiv beweidet können, wodurch erneut die Möglichkeit zur erfolgreichen Ansiedelung von Dornensträuchern entsteht. Damit fängt die Sukzession von Grasland über Dornensträucher zum „Busch“ (Baumbuschgehölz) wieder an.

Folglich wandelt sich jedes Grasland über Dornengestrüpp in einen Baumbusch (Baumgehölz) und jeder

„Busch“ wieder in ein Grasland. Das ist eine nicht-lineare, zyklische Sukzession (Vera 2000; Vera et al. 2006). Dabei handelt es sich um einen dynamischen Landschaftswandel, der von den Großherbivoren gesteuert wird. Herbivoren wie Rind und Pferd fördern die Verjüngung von Bäumen im Grasland, weil sie die Ansiedlung von Dornensträuchern und anderen Pflanzenarten begünstigen, die den Baumkeimlingen als Schutz und Förderer dienen können. Zugleich verhindern sie die Verjüngung von Bäumen im Wald, was den Zyklus schließt. Diese Theorie kann die gleichzeitige Anwesenheit von schattenertragenden und lichtbedürftigen Baum- und Straucharten in einem Ökosystem erklären (Vera 2000). Die Theorie wird „the theory of the cyclical turnover of vegetations“ (der zyklische Wechsel von Vegetationsformen) genannt (Vera 2000). Die Umstellung von Baum-Busch-Beständen zu Grasland kann möglicherweise beschleunigt werden durch die Schälbarkeit von Pferd, Wisent, Rothirsch und Elch. In den Niederlanden haben Pferde hunderte Jahre alte Buchen geschält, die deswegen abgestorben sind. In dem Forst Bialowieza schälten Wisente Bäume, darunter viele Eichen, und brachten sie so zum Absterben (Borowski & Kossak 1972; Falinski 1986).

Die Entwicklung von Grasland zu einer Fläche mit Bäumen, insbesondere Eichen und anderen lichtbedürftigen Arten, ist in unterschiedlichen Variationen möglich. Zuerst könnte sich das zuvor beschriebene Mosaik von Grasland und Gehölzen, umgeben von einer Mantel- und Saumvegetation, als Folge der vegetativen Vermehrung von Schwarzdorn entwickeln. Wenn es sich um „bewaffnete“ Arten handelt, die sich nicht vegetativ vermehren, wie den Weißdorn, dann kommen vereinzelt Bäume auf. Dadurch bildet sich eine savannenartige Landschaft. Auch alte Sträucher der Besenheide (*Calluna vulgaris*) haben die Fähigkeit, junge Bäume zu schützen, und auch der Wacholder kann als „Ammengehölz“ dienen. Oft sind die jungen Bäume Eichen, weil die Sträucherindividuen im offenen Land



Abb. 11: Alte Eiche mit „abgesenkter“ Krone in Chatworth Park, England. - Foto: F. Vera

schöne Orientierungspunkte für die Eichelhäher sind, um Eicheln zu pflanzen. Falls sich bei einem Wacholderstrauch Zweige zum Erdboden absenken, entstehen dort kleine Gruppen von Eichen, weil der Eichelhäher mehrere Eicheln an den abgesenkten Zweigen entlang pflanzt. Auch Fichte (*Picea abies*) und Weißtanne (*Abies alba*) verjüngen sich auf beweidetem Grasland. Das könnte mit Hilfe von Dornensträuchern geschehen, wie Schwarzdorn, aber auch mit anderen ungenießbaren Pflanzenarten, wie dem Gelben Enzian (*Gentiana lutea*) und der Stengellosen Kratzdistel (*Cirsium acaulle*) (Smit et al. 2005; 2006a; 2006b). Somit können sich alle Baumarten, egal ob schattenverträglich oder lichtbedürftig, auf den Weidflächen verjüngen (Vera 2000; Smit et al., 2005; 2006a; 2006b). Arten, deren Saat vom Wind verbreitet wird, wie Linde, Esche, Ulme, Fichte und

Weißtanne, kommen nur durch Zufall in der Nähe eines „Ammengehölzes“. Für die Buche gilt das auch, obwohl Mäuse Bucheckern verbreiten. Die Waldweiden zeigen, dass dort die Eiche durch die Eichelhäher bevorzugt wird (Watt 1925; Vera 2000). Typisch für die Waldweiden oder Grasland-Baum-Busch-Komplexe sind sehr alte, niedrige, konisch ausgebildete Eichen, wie zum Beispiel in Chatsworth House, England, wo es solche Eichen mit einem Alter von über 500 Jahren gibt (Abb. 11). Diese in einem lichtreichen Milieu stehenden Bäume beherbergen eine von anderen Baumarten nicht zu überbietende Biodiversität an Insekten, Bartmoosen und Pilzen, und sie sind dafür auch die letzten Refugien (Rose 1974; Rose & James 1974; Alexander 1998; 2001; Alexander et al. 2006; Rackham 1980; 1993; Harding & Rose 1986; Antonson & Jansson 2001; Appelquist et al. 2001; Butler 2002; Butler et al. 2001; Green 2002).

Im Gefolge der Steuerung der Sukzession durch die Großherbivoren gibt es auf den Waldweiden oder in Grasland-Baum-Busch-Komplexen alle Arten von Biotopen und Habitaten, die man sich nur denken kann, sowie alle Übergänge dazwischen. Deswegen beherbergen solche Baum-Busch-Grasland-Komplexe die höchste Biodiversität (Harding & Rose 1986; Tubbs 1988; Pott & Hüppe 1991; Hondong et al. 1993; Alexander 1998; Alexander et al. 2006; Appelqvist et al. 2001; Schulz-Hagen 2005). Die Verjüngung von Bäumen geschieht dort mit bzw. trotz einer sehr hohen Dichte von großen Huftieren. Historische Daten zeigen Dichten von 30 Rothirschen pro 100 ha-1 (20 kg ha-1)⁹, 30 bis 60 mal höher, als diejenige Dichte von 0,5-1 Rothirsch 100 ha-1 (0,4-0,8 kg ha-1), die bei natürlichen Wäldern für eine natürliche, den Fortbestand des Waldes gewährleistende Verjüngung als notwendig angenommen

wird, nämlich unabhängig voneinander für Rothirsche 0,5 bis 3 (0,4- 4,8 kg pro ha) pro 100 ha-1, und für Rehe 4-5 pro 100 ha-1 (1,2-4,4 kg ha-1). Von der Forstwirtschaft wird eine Dichte von 10 Rothirschen pro 100 ha (8 kg ha-1) als sehr hoch betrachtet (Schröder, 1974). In manchen Waldweiden in England existierten erfolgreiche Verjüngungen von Bäumen mit einer Biomasse von Pferden, Rindern und Rothirschen von zusammen 110-130 bis 187 kg pro ha-1 (Rackham 2003). Dies entspricht den Dichten in afrikanischen Wildreservaten (Schröder 1974; Drent and Prins 1987).

Die Waldweide als die der Naturlandschaft am nächsten kommende moderne Analogie

Wie oben bereits dargestellt, sind die für das Tiefland von Europa typischen Gräser bzw. Weidetiere Pferd und Rind heimische Arten. Beide sind nur wenig veränderte Nachkommen von Auerochse und Tarpan. Durch das Syndrom der verschobenen Eichung wurden sie zu Unrecht als nicht in die Natur gehörende Arten betrachtet und von der Rekonstruktion der Naturlandschaft ausgeschlossen. Der Wald, der auf diese Weise als die Naturlandschaft rekonstruiert wurde, kann nicht die Anwesenheit von lichtbedürftigen Pflanzenarten erklären. Das zeigen die Waldreservate überall im europäischen Tiefland. Im Bezug auf Baumarten zeigen das auch die Erfahrungen im wissenschaftlichen Waldbau. Die sogenannte Naturverjüngung von Eichen benötigt intensive Pflegemaßnahmen. Gräser, Kräuter und sogenannte vorwüchsige Laubholzarten wie Buchen, Hainbuchen und Linden sollten vorher beseitigt werden (Krahl-Urban 1959). Wenn in Eichen-Buchen- oder Eichen-Linden Mischwäldern die Buchen oder Linden in die Kronenschicht von Eichen hineinwachsen, müssen sie beseitigt werden, weil sie sonst die Eichen töten (s. Vanselow 1926; Bühler 1922; Krahl-Urban 1959; Hausrath 1982). Es ist dann auch nicht erstaunlich, wenn Krahl-Urban bemerkt: „Die Durchführung von Eichennaturverjüngungen gehört zu den reizvollsten

⁹ Die Anzahl von Tieren ist umgerechnet in Kilogramm Biomasse/ha, wobei folgende Gewichte zugrunde gelegt werden: 1 Schaf 40 kg; 1 Kuh 350 kg; 1 Pferd 250 kg; 1 Schwein 70 kg (Pers. Mitteilung S.E. van Wieren). Die Schweine wurden in den Vergleich nicht einbezogen, da sie nur einige Wochen bis 4 Monate im Wald gehalten wurden. Das übrige Vieh blieb anfänglich das ganze Jahr draußen (Hesmer & Schroeder 1963; Ten Cate 1972).

forstlichen Aufgaben. Ihr gutes Gelingen erfüllt jeden Forstmann zu Recht mit großen Stolz.“ Dagegen kann die herkömmliche Waldweide, wie auch ihre ursprüngliche Form, die spontane Anwesenheit dieser, sowie die vieler anderer lichtbedürftiger Pflanzenarten zusammen mit schattenertragenden Baumarten wohl erklären. Aufgrund dessen ist der Einfluss der spezialisierten Graser Pferd und Rind in den Waldweidegebieten als ein Ersatz des Einflusses ihrer Vorfahren Auerochse und Tarpan auf die Naturlandschaft zu betrachten (Vera 2000; Vera et al. 2006; Bakker et al. 2004). Dabei ist das bis jetzt nicht erwähnte Hausschwein ein Ersatz für das Wildschwein gewesen. Auf den historischen Waldweiden wurden sehr viele Schweine mit Eicheln gemästet, wobei die Hausschweine wie die Wildschweine eine intensive Bodenstörung verursacht haben. Bekannt ist, dass die Hausschweine neben der Mast von Eichen und Wildobstbäumen auch die sogenannte Wühl- oder Erdmast brauchten. Durch diese kamen sie zu eiweißreichem Futter im Boden, wie Insekten und Insektenlarven (Hobe 1805; Ten Cate 1972). Das Schaf gehört nicht in diese Reihe, weil es ein Exot ist. Mit Bezug auf die Verdauungsphysiologie gehört das Schaf jedoch, wie Rind und Pferd zur Gruppe der spezialisierten Grasfresser. Deswegen war diese Tierart ökologisch keine ganz neue Ergänzung der Fressergarnitur.

Schlussendlich verursachte also die Einführung der typischen Graser Hausrind, Hauspferd und des Allesfressers Hausschwein durch die Steinzeitbauern eine Art Dynamik, die kein neues Phänomen für das natürliche Ökosystem bedeutete, weil es sich nur um domestizierte Nachkommen der schon anwesenden Wildformen handelte (Vera 2000; Vera et al. 2006). Es gab darum keinen Grund, diese beide Arten und das Schwein im Voraus von der Rekonstruktion der Naturlandschaft auszuschließen und es entbehrt deswegen jeder Grundlage, die Einwirkung dieser beiden Arten auf die Vegetationsdecke im Voraus als unnatürlich zu betrachten, eine Bedingung, die die wichtigste Grundlage für die The-

orie vom geschlossenen Wald als der Naturlandschaft im Tiefland Europas ist. Meiner Meinung nach kommt die historische Waldweide der Naturlandschaft am nächsten, weil damit am besten erklärt werden kann, wie lichtbedürftige Arten von Sträuchern und Bäumen, die durch Pollenanalysen nachgewiesen worden sind, zusammenleben können. Weiter kann mit dieser Natur- bzw. Waldweidetheorie erklärt werden, wo die Arten herkommen, die jetzt aus den Kulturlandschaften bekannt sind und die von offenen Landschaften und einem Mosaik von Offenheit, Gebüsch, solitären Bäumen sowie allen Übergängen dazwischen, in Gestalt von Mantel- und Saum-Vegetationen abhängig sind. Hausrind und Hauspferd auf den Waldweiden sollten als eine „moderne“ Analogie für die ursprünglich anwesenden Wildtiere Auerochse und Tarpan betrachtet werden (Vera 2000; 2009; Vera et al. 2006). Die oben schon genannte Theorie des zyklischen Wechsels von Vegetationsformen beschreibt deshalb die Prozesse in der Naturlandschaft (Vera 2000).

Über das Verhalten anderer Wildtierarten in Bezug zu diesen Landschaften wissen wir noch wenig. Der Grund dafür ist, dass alle diese großen Arten am meisten unter dem Verlust von geeigneten Lebensräumen und durch die Jagd gelitten haben, sodass sie aus vielen Gebieten, wo sie einmal einheimisch waren, verschwunden sind. Dort wo sie noch vorkommen, werden sie künstlich durch Abschuss in solch niedriger Dichte gehalten, dass sie funktionell nicht existent sind. Sowohl das Verschwinden des Auerochsen als auch des Tarpans könnte große Folgen gehabt haben für das Funktionieren der natürlichen Ökosysteme (Duffy 2003). So könnte die Umstellung von Baumbusch zu Grasland durch die Schälrtätigkeit von Wisent, Elch und Rothirsch möglicherweise beschleunigt worden sein oder werden, eine Aktivität, die diese Arten jetzt im Hinblick auf die Schäden am Wald nicht ausüben dürfen. Deswegen werden diese Tiere entweder zugefüttert oder geschossen oder beides. So werden selbst Wisente an vielen Orten in Eu-

ropa, wo sie wieder eingeführt wurden, durch Abschuss künstlich in einer sehr niedrigen Dichte gehalten, weil sie sonst dem Wald schaden könnten (Falinski 1986; Anonymus 2002; Pucek 2004). Beachtenswert in diesem Rahmen ist, dass gleichzeitig anerkannt wird, dass der Wisent nicht von Raubtieren reguliert wird (Anonymus 2002; Krasinski and Krasinska 2007). Das sollte eigentlich bedeuten, dass die natürliche Dichte die Sättigungsdichte ohne Abschuss ist. Aber es ist der Fortbestand des Waldes, der als Eichmaß für die Dichte des Wisents gilt, wie die russische Abteilung der IUCN zeigt. Sie legte im Rahmen des Wisentschutzkonzepts die optimale Dichte für diese noch immer gefährdete Art auf 4-5 Tiere pro 1000 ha fest, weil eine höhere Dichte den Wald schädigt (Anonymus 2002) (Abb.12). Im Nationalpark Bialowieza wurde eine durchschnittliche Dichte von 6 Tieren pro 1000 ha (350 Tieren auf 58.000 ha) als zu hoch angesehen, weil dann mindestens 15% der Tiere (50) für kurze Zeit den Wald verließen und Konflikte mit den Bauern in der Umgebung verursachten (Krasinska und Krasinski 2007). Eine Stabilisation auf 4-5 Tieren pro 1000 ha (250 Tiere auf 58.000 ha) sollte durch Abschuss angestrebt werden (Pucek 2004). In diesem Nationalpark bekommen Wisente viel Zufütterung von Heu und Futterrüben (Krasinski, 1978; persönliche Beobachtung, F.W.M. Vera 1985; Falinski 1986). Obwohl allgemein angenommen wird, dass der Wisent ein typisches Waldtier ist (Pucek 2004), zeigt sich, dass er den geschlossenen Wald des Nationalparks nahezu meidet (Falinski 1986; Jedrzejewska et al. 1994; Krasinska & Krasinski 1998). Außerhalb des Nationalparks schälen sie viele Bäume, insbesondere Eichen (Borowski und Kossak 1972; Falinski 1986). In Bialowieza und in Russland, in der Nähe von Moskau, wurde beobachtet, dass die Wisente Fichten schälen (Vera, persönliche Beobachtung 1985; 2004). Diese Bäume fangen dann dort, wo sie geschält sind, schnell an zu faulen. Es genügt dann schon ein leichter Windstoß, um die Bäume dort brechen zu lassen. Spindelsträucher werden von ihnen nicht nur geschält, sondern auch vollkommen auseinander ge-



Abb. 12: Schälende Wisente. - Foto: F. Vera

schlagen. Die Tiere können so einen großen Einfluss auf den Baum- und Strauchbestand haben und den Anteil offener Flächen in der Landschaft erhöhen. Vorläufige Daten über die Nahrung des Wisents von einer in den Dünen der Niederlande frei lebenden Gruppe, die keine Zufütterung bekommt, zeigen, dass die Nahrung in der Vegetationsperiode zu mehr als 90% aus Gräsern besteht. Im Winter sinkt dieser Anteil bis auf 75%. Die übrigen 25% bestehen dann aus Holz. Die Nahrung frei lebender Hochlandrinder in denselben Dünen nahe dem Gebiet der Wisente besteht im Winter sowie in der Vegetationsperiode zu 90% aus Gras. Die 10% Holznahrung im Winter bestehen zu 97% aus Zweigen, bei den Wisenten dagegen nur zu 1%. Ihre Holznahrung besteht zu 99% aus Rinde, während es bei den Rindern nur 3% waren. Die Wisente schälten, während die Rinder verbissen (Normann & Veldhoen 2009). Diese Daten verdeutlichen, dass sich der Unterschied zwischen Rind und Wisent insbesondere im Winter zeigt. Es zeigt sich außerdem, dass man den Wisent nicht als ein typisches Waldtier charakterisieren kann. Auch der Elch frisst Bäume und Sträucher. Er hat die Wirkung einer Baumschere. Der Elch ist ebenfalls fast im ganzen Tiefland Europas ausgerottet, und deswegen wissen wir nicht viel über seinen Einfluss auf die dortige natürliche Vegetation. Weil er aus diesen Gebieten verschwunden ist, nimmt man an, dass der Elch eine boreale Art ist. Das stimmt aber nicht. In den Niederlanden hat es bis ins 9. Jh. El-

che gegeben (Vera 2000). Wildlebende Pferde fressen ebenfalls Bäume. Sie schälen deren Rinde. In den Niederlanden wurden Ulmen und sehr dicke Buchen von Pferden geschält, wodurch die Buchen abgestorben sind.

Wie gesagt, fördern die richtigen Graser bzw. Weidetiere die Ansiedlung von für sie ungenießbaren Pflanzenarten im beweideten Grasland und damit die Ansiedlung von Bäumen, während die Gehölzverbeißer – im weiteren Text „Stutzer“ genannt – und Wechselfresser eine Gegenkraft bilden, da sie Bäume stutzen und schälen. Ein solches Spektrum unterschiedlicher Großherbivoren mit ihren verschiedenen Nahrungsstrategien hat in der Gesamtheit und in der gegenseitigen Wechselwirkung in den natürlichen Ökosystemen eine große Vielfalt von Strukturen und Arten zur Folge (Sinclair 1979; Croomsigt 2006). Der Wandel von Baumbusch zu Grasland kann somit durch die Schälätigkeit von Pferd und Wisent, Elch und Rothirsch beschleunigt werden.

Die Nahrungsstrategien europäischer Großherbivoren im weltweiten Vergleich

Hinsichtlich Verdauungssystem und Nahrungswahl von Großherbivoren unterscheidet sich Europa nicht von anderen Kontinenten. Weltweit werden vier Nahrungsstrategien für große, wiederkäuende Herbivoren definiert, nämlich: richtige Graser („true grazers“ oder „roughage feeders“, (die Futterquelle) wechselnde Fresser („intermediate feeders“) und Stutzer („browsers“) (Van de Veen 1979; Van Soest 1982; Hofmann 1985; 1989; 2007; Van Wieren 1996).

Die richtigen Graser fressen nahezu nur Gras (Monocotylen). Sie haben die einmalige Fähigkeit, neben Gras, das sich im Wachstum befindet und deswegen einen niedrigen Gehalt an Zellulose hat (zu erkennen an der grünen Farbe), auch gealtertes Gras, das einen hohen Gehalt an Zellulose hat (zu erkennen an der gelben

Farbe) zu verdauen. Typische Graser außerhalb Europas sind in Afrika Büffel (*Syncerus caffer*), Gnu (*Connochaetus gnu*) und Zebra (*Equus bruchellii*); in Asien Yak, (*Bos mutus*), Banteng (*Bos javanicus*) und Gaur (*Bos frontalis*) und in Nordamerika Bison (*Bison bison*). In Europa ist diese Gruppe durch den Auerochsen und seinen domestizierten Nachkommen, das Hausrind, vertreten.

Die wechselnden Fresser fressen Gras, das sich im Wachstum befindet und deswegen einen niedrigen Gehalt an Zellulose und ein hohen Gehalt an Zucker und Eiweiß hat. Sie können schlecht bis gar nicht gealtertes Gras mit einem hohen Gehalt an Zellulose verdauen. Im Frühling und im frühen Sommer, wenn es ausschließlich wachsendes Gras gibt, fressen sie dieses Gras, aber wenn die Saison fortgeschritten ist und das Gras altert, sind sie auf die Leistungen der richtigen Graser angewiesen. Die fressen nämlich das Altgras, was danach von den in Bodennähe liegenden Wachstumspunkten aus wieder aufwächst. Dieses wachsende (grüne) Gras kann von diesen nicht so spezialisierten Grasfressern verdaut werden. Die richtigen Graser begünstigen auf diese Weise die wechselnden Fresser (McNaughton 1979; Sinclair 1979; Jarman & Sinclair 1979; van de Veen en van Wieren 1980; Gordon 1988). Außer von wachsendem Gras (Monocotylen), ernähren sie sich substantiell von Kräutern und Blättern, Zweigen und Borke von Sträuchern und Bäumen (Dicotylen). Insbesondere im Winter schälen sie, wodurch sie das Aufwachsen von Bäumen und Sträuchern behindern oder sie sogar töten können. Wechselnde Fresser sind in Afrika Thomson's Gazelle (*Eudorcas thomsonii*), Impala (*Aepyceros melampus*) und Elanantilope (*Taurotragus oryx*), in Asien Axishirsch (*Axis axis*), Sikahirsch (*Cervus nippon*), Sambar (*Cervus unicolor*), Nilgauantilope (*Boselaphus tragocamelus*) und Mongoleigazelle (*Procarpa guttorosa*), in Nordamerika Wapiti (*Cervus elaphus* oder *C. canadensis*) und Gaffelantilope (*Antilocapra americana*). In Europa ist der Rothirsch ein Vertreter dieser Futterstrategie.

Die Stutzer haben einen noch stärkeren Einfluss auf das Wachstum von Bäumen und Sträuchern, weil sie sich nahezu ausschließlich von Blättern, Knospen, Zweigen und Borke ernähren. Stutzer sind in Afrika Giraffe (*Giraffa camelopardalis*), Großer Kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) und Kirk-Dikdik (*Madoqua kirkii*), in Nordamerika Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus*), Maultierhirsch (*O. hemionus*) und Elch (*Alces alces*) und in Asien Argali (*Ovis ammon*), Reh (*Capreolus capreolus*), Schopfhirsch (*Elaphodus cephalophus*), Chinesischer Muntjak (*Moschus reevesi*) und Moschushirsche (*Moschus moschiferus*) (Van de Veen 1979; Van Soest 1982; Hofmann 1985; 1989; 2007; Van Wieren 1996). In Europa sind Elch und Reh Vertreter dieser Futterstrategie.

Zu diesen Wiederkäuern kommen noch einige Arten von Hinterdarmfermentierern („Hindgut fermenter“) hinzu (Van Soest 1982; Van Wieren 1996; Hofmann 2007), die aufgrund ihrer Nahrungswahl auch als Graser, wechselnde Fresser oder Stutzer bezeichnet werden, sowie die alles fressenden Artiodactyla. In Asien sind das die Graser Przewalskipferd (*Equus ferus przewalski*), Asiatischer Esel (*Equus hemionus*) und Asiatischer Elefant (*Elephas maximus*), die Stutzer Sumatra-Nashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) und das alles fressende Wildschwein (*Sus scrofa*), in Afrika Graser wie Steppenzebra (*Equus quacca*), Breitmaulnashorn (*Ceratotherium simum*), Afrikanischer Elefant (*Loxodonta africana*), Flusspferd (*Hippopotamus amphibius*) und das alles fressende Warzenschwein (*Phacochoerus africanus*) und in Südamerika die Graser Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), die Stutzer Mittelamerikanischer Tapir (*Tapirus bairdii*) sowie das omnivore Halsbandpekari (*Pecari tajacu*). In Europa sind die grasenden Hinterdarmfermentierer vertreten durch den Tarpan und seine domestizierten Nachkommen, das Hauspferd, und den Allesfresser Wildschwein und seine domestizierten Nachkommen, das Hausschwein.

Wie schon gesagt, sind im europäischen Flachland die Graser durch das ausgestorbene Wildrind, den Auer-

ochsen (*Bos primigenius*) und das ausgestorbene Wildpferd, den Tarpan (*Equus ferus gmelini*) vertreten; die wechselnden Fresser durch Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Wisent (*Bison bonasus*); die Stutzer durch Reh (*Capreolus capreolus*) und Elch (*Alces alces*) und die Omnivoren durch das Wildschwein (*Sus scrofa*). Hier wird das Wildschwein zu den Pflanzenfressern gerechnet, weil ein großer Teil seiner Nahrung aus Pflanzen besteht. Das ganze Jahr hindurch sind Gräser ein wichtiger Futterbestandteil, im Herbst kommen viele Früchte wie Eicheln, Äpfel, Haselnüsse, Birnen und Kirschen hinzu. Daneben fressen Omnivore unterirdische Teile von Pflanzen, wie Wurzeln und Rüben, wozu und wobei sie den Boden umwühlen. Dabei werden auch Insekten und deren Larven gesucht und von ihnen vertilgt. Oberirdisch ernähren sie sich von Eiern, (meistens jungen) Vögeln und Säugetieren und auch von Aas (Van Soest 1982; Hofmann 1985; 1989; Falinski 1986; Briederman 1990; Van Wieren 1996; Van de Veen & Van Wieren 1980).

Innerhalb der verschiedenen Gruppen von Großherbivoren spielt auch die Größe des Tieres eine Rolle bei der Nahrungswahl. Grosse Körper brauchen das Futter nicht so effizient zu verdauen, und deshalb reicht ihnen eine geringere Futterqualität als bei den kleinen Tieren (Van Soest 1980; Van Wieren 1996).

Großherbivoren, „keystone“ – Arten in natürlich funktionierenden Ökosystemen

In natürlich funktionierenden Ökosystemen in anderen Teilen der Welt spielen die Großherbivoren wegen ihrer Verdauungs- und Nahrungsstrategie sowie ihrer starken Einwirkung auf die Vegetation eine Schlüsselrolle beim Funktionieren jener Ökosysteme. Das Verschwinden dieser Arten hat sehr große Auswirkungen auf die Biodiversität, weil sie im Verhältnis zu ihrer gesamten Biomasse einen unverhältnismäßig großen Einfluss auf die Struktur und das Funktionieren von natürlichen Ökosystemen haben. Sie schaffen die Lebensbedin-

gungen für zahlreiche Arten im Ökosystem. Sie werden darum „keystone“-Arten (Schlüsselarten) genannt (Paine 1969; Bond 2001; Power et al. 1996; Ernest & Brown 2001). Verschwinden sie, dann verschwinden in ihrem Kielwasser sehr viele andere Arten (Pauly et al. 1998; Barlow 2000; Chapin III et al. 2000; Cardinale et al. 2002; Duffy 2003). Infolge des Verschwindens dieser Schlüsselarten können Ökosysteme eine katastrophale Wendung erfahren und dadurch in einen ganz anderen stabilen Zustand versetzt werden (Scheffer et al. 2001). Ein Beispiel dafür sind die sogenannten - nicht (vegetations-)stabilen - Savannen - halboffene, parkartige Ökosysteme, in denen Gräser, Kräuter und Bäume gemeinsam vorkommen. Sie haben und behalten ihre kennzeichnenden Merkmale durch die ständigen Interaktionen zwischen den einheimischen Großherbivoren mit der Vegetation (Sankaran et al. 2005). Verschwinden die Großherbivoren, dann wandelt sich das parkartige Ökosystem in einen geschlossenen Wald, der sich dann dauerhaft als Wald behauptet. Als Folge davon verschwinden die Pflanzen- und Tierarten, die an halboffene Landschaften gebunden sind (Smart et al. 1985; Lenzi-Grillini et al. 1996; Roques et al. 2001; Scheffer et al. 2001; Sankaran et al. 2005). Derartige ist in Europa geschehen, wo man die Großherbivoren als „keystone“-Arten von den parkartigen Waldweiden entfernt und künstlich auf eine funktionell nicht existierende Dichte reduziert hat. Die parkartige, herkömmliche Waldweide hat deswegen eine katastrophale Wendung erlitten, hin zu einem neuen - jetzt stabilen - Zustand, dem geschlossenen Wald. Der erhält sich selbst durch die Verjüngung von Bäumen innerhalb der Formation mittels des „gap-phase“-Modells von Watt (1947) und des zyklischen Verjüngungsmodells von Leibundgut (1959; 1978). Lichtbedürftige Pflanzenarten wie Eiche und Hasel, die viele Hunderttausende bis Millionen Jahre mit den Großherbivoren zusammengelebt haben (Tallis 1991; Kahle 1994), sind jetzt verwaist, d.h. auf sich alleine gestellt. Seit einigen Jahrhunderten sind sie wegen des Syndroms der verschobenen Eichung voneinander

getrennt, und deswegen blieb es auch so. Die Vegetationsform Wald, die eine Folge des Ausschließens der Funktion der Großherbivoren im Tiefland von Europa war und ist, ist deswegen eigentlich ein Anachronismus (vgl. Barlow 2002; Bakker et al. 2004; Vera et al. 2006). Die Eichen, die in den Wäldern noch vorhanden sind, nachdem man die Großherbivoren Rind und Pferd aus den Waldweiden herausgenommen und die übrigen Tierarten auf eine funktionell nicht relevante Dichte reduziert hat, sind zurückzuführen auf die Zeit, da sie Bestandteil von funktionierenden Natur- bzw. Waldweiden waren (Vera 2000). Zu Unrecht wird behauptet, dass sich diese Eichen in Anwesenheit von schattenertragenden Baumarten, wie Sommer- und Winterlinden, Ulmen, Buchen, und Hainbuchen, in diesen Reservaten angesiedelt haben. Wegen des atlantischen Klimas wird die Buche bei einer ungehinderten Entwicklung, das heißt ohne eine wirksame Einflussnahme durch Großherbivoren wie auf den (ehemaligen) Waldweiden, nicht nur eine tödliche Gefahr für lichtbedürftige Arten wie die Eiche, sondern auch für viele andere Baumarten, insbesondere für die lichtbedürftigen. Daher wird die Buche wohl auch der Kuckuck unter den Waldbäumen genannt (Krahl-Urban 1959). Die Tragik ist, dass wegen des Syndroms der verschobenen Eichung dieser „Kuckuck“ als ein weltweiter Beitrag zur Biodiversität von Deutschland betrachtet wird (Knapp et al. 2008). Faktisch wird dadurch nicht nur die Eiche, sondern auch die große Biodiversität, die kennzeichnend ist für die strukturreichen Natur- bzw. Waldweiden - wie ein Analogon der Naturlandschaft -, einer falschen Theorie geopfert. Dafür werden selbst die Kultur und die Geschichte im Bezug auf die Eiche zu einer der Buche umgeschrieben (s. Knapp et al. 2008).

Es bleibt noch zu erklären, wie es zu der niedrigen Prozentzahl von Nichtbaumpollen (Gräser- und Kräuterpollen) im Vergleich zur Baumpollensumme in den Pollendiagrammen der Nacheiszeit kommt. Hierfür gibt es mehrere Gründe. Bäume, Saum- und Mantelgehöl-

ze (Hasel) blühten in „Parklandschaften“ reich, und der Pollenstaub wurde vom Wind leicht aufgenommen, verbreitet und in entfernte Moore und Seen verfrachtet und sedimentiert, wo sie von den Palynologen aufgefunden und analysiert wurden. Dies steht im Gegensatz zu den Graspollen, die sich rasch am Boden niederschlagen und damit nicht den Verbreitungsradius der Baumpollen erreichen. Zudem gelangen Gräser und Kräuter zu einem geringeren Blütenansatz, wenn sie von großen Pflanzenfressern abgeweidet werden. Auch wird die Verbreitung ihrer Pollen durch Barrieren aus Saum- und Mantelgehölzen stark behindert. Diese lassen kaum Wind durch (Jakucs 1959; 1972; Dierschke 1974). Zudem kann sich Pollenstaub, der nah am Boden freigesetzt wird, im Gegensatz zu dem der Bäume kaum verbreiten (Tauber 1965; Jacobson & Bradshaw 1981; Edwards 1982). Daher wird das Verhältnis der Baumpollensumme zur Pollensumme von Gräsern und Kräutern immer stärker zugunsten der Bäume verschoben sein. Übrigens stimmt das rezente Pollenspektrum beweideter Parklandschaften weitgehend mit den aus prähistorischen Ablagerungen gewonnenen Pollenspektren überein. Daher kommt es, dass Pollendiagramme, die in der gängigen Auffassung wegen der niedrigen Anzahl von Nicht-Baumpollen (NBP) als waldbürtig interpretiert werden, tatsächlich von ganz offenen Landschaften stammen. Zum Beispiel liefert eine moderne Landschaft von 50% Offenheit und 30% Halboffenheit einen Anteil von 10% von NBP im Pollensubstrat. Untersuchungen zeigen, dass 5% NBP aus einer Landschaft mit 20 bis 40% Offenheit stammen, während 10% NBP bereits auf eine Offenheit mit bis zu 50% offenem grasigen Land hinweisen können (Sugita et al. 1999). Moderne Landschaften und entsprechende Modelle haben gezeigt, dass es keine Linearität zwischen dem Anteil von Offenheit mit Grasland und dem Prozentanteil von Nicht-Baumpollen gibt. Der Prozentanteil von NBP ist somit kein zuverlässiger Indikator für die Offenheit einer Landschaft (Broström et al. 1998; Sugita et al. 1999). Dies ist aber wohl immer die Voraussetzung bei der

traditionellen Interpretation von Pollendiagrammen, die zur Schlussfolgerung Wald führt. Obwohl die Natur- bzw. Waldweidetheorie von Vera (2000) von Autoren wie Svenning 2002; Birks 2005; Mitchell 2005 bestritten wurde, ist Sugita (2007) der Ansicht, dass es bis jetzt an zuverlässigen Schätzungen zur Offenheit von Landschaften fehlt, um die Theorie prüfen zu können. Es ist überdies zu beachten, dass - allenfalls - nur sehr wenige Pollen insektenblütiger Pflanzen gefunden werden. Diese Arten, zu denen auch Schlehe und Weißdorn sowie Wildapfel, Wildbirne, Vogelkirsche und die Sorbus-Arten gehören, sind bei pollenanalytischen Untersuchungen aus Ablagerungen prähistorischer Landschaft kaum oder gar nicht überliefert (Davis 1963). Der Grund ist, dass diese Arten keine Pollen in die Luft abgeben. Sie werden nämlich nicht vom Wind, sondern von Insekten bestäubt.

Die menschliche Dimension der Parklandschaft

Es ist auffallend, dass eine parkartige Landschaft bei vielen Menschen ein angenehmes Gefühl hervorruft. Das ist oft beschrieben und abgebildet worden und lässt sich in der Literatur bis in die antike Poesie und Rhetorik zurückverfolgen. Dort wird sie *locus amoenus* genannt, die liebliche Stelle, das Paradies, der Lustort. Schon von Homer wird sie wie ein Naturbild beschrieben. Diese Parklandschaft ist aus einer Anzahl von festen Bestandteilen aufgebaut: aus einem (Solitär-)Baum oder einer Gruppe von Bäumen, aus Gehölzen (Bäume und Sträucher mit Schleppe oder schirmartigem Habitus), einer Quelle oder einem Bach, und aus saftigen Weiden, voll mit Blumen. Es ist das Land der Hirten und ihres Gottes Pan, des Namensgebers der Panflöte, und des Darstellers der Liebespoesie. Es ist das pastorale Arkadien. Bei den Bäumen finden sich verschiedene Arten, zu denen Eichen, Ulmen und Wildobstbäume gehören, es gibt dornige Sträucher wie die Rosen und weiter die Haselsträucher. Sie sind eingebunden in Grasflächen mit einem Blument Teppich aus Iris, Hyazinthen, Krokussen,



Abb. 13: *Der Locus Amoenus als der Traum von Poliphilus in den Hypnerotomachia Poliphili von Francesco Colonna (1499).*

Veilchen und Narzissen. Dort singen Lerche, Stieglitz, Nachtigall; die Turteltaube klagt, und dort fliegt eine Schwalbe durch die Luft (Curtius 1969) (Abb. 13). Es ist wie ein Gemälde der Maler, Dichter und Komponisten, wie zum Beispiel das durch Schubert vertonte Gedicht „Ständchen“ von Ludwig Rellstab. Es ist das Bild, das mit Bezug auf die Landschaft und die Pflanzen- und Tierarten eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der parkartigen Waldweide hat, die zuvor als die am meisten naturnahe Landschaft skizziert worden ist. Diese Landschaft ist auf Gemälden des Mittelalters zu sehen, wie auch als Hintergrund religiöser Abbildungen und als Abbildungen in mittelalterlichen Stundenbüchern. Vom siebzehnten Jahrhundert bis in das neunzehnte Jahrhundert hinein blieb diese parkartige Landschaft ein beliebtes Motiv, und sie wurde von berühmten niederländischen Malern wie Jacob van Ruysdael und Barend Cornelis Koekoek gemalt.

Koekoek malte großartige, knorrige Eichen mit breiten Kronen, wie sie sich nur in einer offenen Landschaft ausbilden, mit - fast immer - einer Herde Kühe und einem Hirten oder einer Hirtin (Abb. 14). Heute finden wir diese Bilder bzw. Motive auch in touristischen Werberoschüren wieder.

Die herrschende Auffassung ist, dass diese Landschaften auf der Phantasie der Maler beruhen. Dieses Vorurteil gründet auf der modernen Auffassung, dass die Naturlandschaft ein geschlossener Wald sein sollte, und die abgebildete Landschaft deswegen nur ein Phantasieprodukt sein kann. Die abgebildeten Landschaften entsprachen weitgehend noch den damaligen Realitäten – Allmende und Waldweide. Meiner Meinung nach ist der parkartige locus amoenus somit einer richtigen Naturlandschaft entlehnt, nämlich dem Arkadien, wovon es zwei Szenarien gibt: das primitive und das pastorale. Das primitive Arkadien ist die nicht von dem Menschen beeinflusste parkartige Naturlandschaft, mit wilden Rindern, Wildschweinen, wilden Pferden, Hirschen und selbst wilden, das heißt, nicht zivilisierten Menschen, die nackt und ganz mit ihren Haaren bedeckt dargestellt wurden (s. Schama 1996). Das pastorale Arkadien ist die vom Mensch beeinflusste, aber immer noch naturnahe parkartige (Halb-) Kulturlandschaft. Dort halten zivilisierte Menschen als Hirten die Nachfahren der ehemals wilden Tiere, nämlich das Nutzvieh. Sie bewegen sich in einer Umwelt, in der alles, Landschaft, Menschen und Tiere, eine Gemeinschaft, eine Ganzheit bilden. In der



Abb. 14: *Eichenwald 1856, Barend Cornelis Koekoek, Rotterdam, Museum Boijmans Van Beuningen. - Foto: F. Vera*

Kunst, der Poesie und Musik, erscheint jene Landschaft wie eine Metapher der frühen Zivilisation.

Es gibt eine Theorie, die besagt, dass die positiven Wirkungen parkartiger Landschaften auf unsere Sinne auf unsere primitiven Anfänge zurückgehen. Wir, die Tierart Homo sapiens, sollen uns im Habitat der tropischen Savanne (fort-)entwickelt haben, einer parkartigen Landschaft mit Grasland und zerstreut stehenden Baumgruppen (Appleton 1975). Eine parkartige Landschaft wäre somit unser natürliches Habitat. Das Gefühl von Geborgenheit in einer parkartigen Landschaft würde somit eine Folge unserer Evolution sein. Der amerikanische Neuro-Physiker Ramachandran meint, dass die Evolution den Menschen mit einem visuellen System ausgerüstet hat, das trotz Unterschieden in der Kultur auf ein festes Muster gegründet ist (Goguen 1999; Ramachandran & Hirstien 1999). Der Mensch besitzt z.B. Module für Farben, Tiefe und Bewegung. Gemäß Ramachandran verläuft eine Reizung unseres visuellen Systems, die ein angenehmes Gefühl zur Folge hat, nach festen Regeln. Dabei würde uns die Mal- und Zeichenkunst ein Fenster zu diesem Unbewussten öffnen. Künstlern soll es durch die Jahrhunderte gelungen sein, Darstellungen zu schaffen, die durch die Evolution entstandene Module und Muster aktivieren und deswegen eine emotionale Reaktion im Sinne eines angenehmen Gefühls bewirken. Künstler hätten im Sinne von „trial and error“ das Vermögen entwickelt, bis in den Kern unseres visuellen Systems vorzudringen, das wir während der Evolution erlernt haben. Dabei werden sieben ästhetische Grundprinzipien unterschieden (Ramachandran & Hirstein 1999):

Der „peak-shift“- Effekt; das Übertreiben von einer bestimmten Form, wie z.B. große, runde Brüste und breite Hüften bei einer Frau. Sie rufen eine stärkere Reizung hervor als die wirkliche Form. Eine Karikatur von Formen oder einer Person spricht mehr an als die wirkliche Abbildung.

Die Gruppenformation; unser Hirn sieht den Zusammenhang und legt darauf den Fokus. Sobald eine mögliche Gruppe formiert ist, wie zum Beispiel eine Partie von Flecken, in der ein Dalmatiner (eine gefleckte Hunderasse) verborgen ist (Abb. 15), fixiert unser Hirn uns so stark darauf, dass es nicht mehr möglich ist, die Abbildung anzusehen, ohne direkt den Dalmatiner zu sehen. Unser Hirn synchronisiert die Neuronen, die die Signale für das Selektieren der richtigen Flecken abgeben und erspart uns damit – wie bei den anderen ästhetischen Regeln – Denkarbeit. Dadurch können wir unsere beschränkte neurologische Kapazität effizienter nutzen. Das Isolieren eines visuellen Hinweises; eine graphische Linienzeichnung von einem Objekt ist deswegen oft viel effektiver als eine farbige Abbildung. Der Kontrast; durch Sprünge in der Helligkeit oder Übergänge in der Farbe, die auf Konturen hinweisen können, selektiert unser Hirn aus einer Fülle diffuser Eindrücke ein spezifisches Objekt.



Abb. 15: Was anfänglich wie ein Wirrwarr aus Klecksen aussieht, wird durch Gruppieren ein Dalmatiner. Wenn unser Gehirn aber gruppiert hat, ist es unmöglich geworden, den Wirrwarr von Klecksen zu sehen, ohne gleich den Dalmatiner darin zu entdecken.

Abneigung gegenüber ungewöhnlichen Perspektiven; unser Hirn liebt es zum Beispiel nicht, wenn die Figur eines Sechsecks, das räumlich wie ein Kubus aussieht, so gedreht wird, dass eine Anzahl von Eckpunkten zusammenfallen und es dann aussieht wie eine flache Platte. Wir versuchen immer wieder, darin einen Kubus zu erkennen. Der Grund dafür soll sein, dass so etwas in einer Landschaft, in der wir uns von Natur aus bewegten, selten vorkam (Abb. 16).

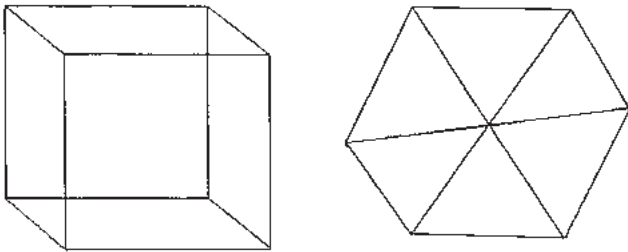


Abb. 16 a und b.: Das flache Hexagon mit radialen Speichen kann wie eine Kubus gesehen werden, aber diese rational abgeleitete Interpretation steht der bevorzugten Interpretation unseres Gehirns entgegen (mit Zustimmung des Verlags übernommen aus Ramachandran und Hirstein, 1999).

- Puzzeln; nackt unter einem Schleier versteckt zu sein, ist spannender als öffentliches Nacktsein.
- Die Kunst der Metapher; verbale Darstellungen werden mit Bildern gekoppelt, wodurch unser Hirn mit den spärlichen Neuronen ökonomischer umgehen kann. Darstellungen sind entsprechend voll von Bildersprache.

Das schöne und angenehme Erleben von parkartigen Landschaften in der Malerei, Literatur und Poesie, ist gemäß dieser Theorie nichts anderes als das, was jeder infolge der Evolution als eine angenehme und schöne Landschaft wiedererkennt. Die Präferenz für parkartige Landschaften würde deshalb stark evolutionär geprägt sein. Der locus amoenus ist daher ein kunstsinniger Ausdruck davon. Wir haben durch das Syndrom der verschobenen Eichung die Sicht auf die parkartigen arkadischen Landschaften verloren, zuerst auf das primitive Arkadien, die natürliche parkartige Landschaft,

weil es im Laufe von Jahrtausenden ganz zum pastoralen Arkadien umgebildet worden war. Zunächst haben wir die Sicht auf das pastorale Arkadien als eine moderne Analogie des primitiven Arkadien verloren, weil Wissenschaftler die Sicht auf den Wechsel vom ausgestorbenen Auerochsen zum Hausrind verloren hatten, genau wie aus der Ikone des ausgestorbenen Auerochsen die wilde primitive Gestalt des Hausrindes wurde. Das pastorale Arkadien ist dann eine moderne Analogie der „ausgestorbenen“ Naturlandschaft. Die Landschaft blieb als die parkartige Landschaft intakt, aber durch das Syndrom der verschobenen Eichung wurde das Hausrind in dieser Landschaft nicht mehr als Ersatz für den Auerochsen gesehen. Wie das künstlich vom Mensch eingeführte Hausrind, wurde auch die damit verknüpfte Parklandschaft, die Waldweide, als künstlich vom Menschen in die Landschaft eingebracht angesehen, obwohl tatsächlich der Auerochse und das Hausrind ein Beispiel für das Aussterben mit funktionellem Ersatz gewesen ist.

Die Überprüfung der Natur- bzw. Waldweide-Theorie

Wie zuvor dargelegt, gibt es viele Daten, die die These unterstützen, dass Bäume sich außerhalb des Waldes erfolgreich verjüngen, und zwar auf Weideflächen mit einer Dichte von Großherbivoren, die unter den Bedingungen eines geschlossenen Waldes und des (wissenschaftlichen) Waldbaus eine erfolgreiche Verjüngung von Bäumen fast unmöglich machen. Der Unterschied zwischen beiden Theorien ist der, dass die Natur- bzw. Waldweide-Theorie die Verjüngung von allen Baumarten außerhalb des Waldes ansiedelt, das heißt, dass sie in einem offenen, von spezialisierten Grasern wie Rind und Pferd beweideten Grasland stattfindet. Gleichzeitig verhindern diese Arten innerhalb des Waldes die Verjüngung. Dadurch durchläuft die Vegetation eine nicht-lineare Sukzession über von Großherbivoren beweidetes Grasland, auf dem sich Bestände – wegen ihrer

Dornen, Stacheln oder Giftstoffe ganz oder größtenteils gemieden – lichtbedürftiger Pflanzenarten aufbauen, die dann die Sämlinge von nicht bewehrten Sträuchern und Bäumen gegen Verbiss schützen. Solitäre, bewehrte Pflanzen sind die Wegbereiter von solitären Bäumen mit einer niedrigen, breiten Krone, während flächige Dornengestrüppe die Wegbereiter sind für Gehölze, die dann wie Wald aussehen. Weil die Großherbivoren die Verjüngung im Baumbusch (Wald) verhindern, verwandelt er sich allmählich wieder in ein beweidetes Grasland, wo dann wieder die Ansiedlung von bewehrten Pflanzenarten stattfindet und in ihrem Kielwasser von fressbaren Sträuchern und Bäumen. Die Großherbivoren steuern die Sukzession.

In den Niederlanden, im Polder Zuidelijk Flevoland, der 1968 in der IJsselsee trockengelegt wurde, liegt das Naturschutzgebiet Oostvaardersplassen. Es misst 6.000 Hektar, und besteht aus zwei unterschiedlichen Teilen. Der eine ist ein Sumpfgebiet von 3.600 Hektar (Abb. 17), der andere ein trockenes Gebiet von 2.400 Hektar (Abb. 18). Die beiden Teile werden durch einen niedrigen Deich voneinander getrennt. Dieser Deich geht zurück bis auf die Zeit, als nur der sumpfige Teil ein Naturschutzgebiet werden sollte. Der Deich wirkte damals wie eine Grenzscheide. Er sollte das Wasser in dem Sumpfgebiet halten, weil auf der anderen Seite der Ton-



Abb. 17: Luftbild des sumpfigen Teils des Gebietes „Oostvaardersplassen“. - Foto: F. Vera

boden durch Entwässerung so abgesenkt worden war, dass das Sumpfgebiet auszufließen drohte. Der Boden in beiden Teilen des Gebietes besteht aus kalkreichem leichten Ton. Nach sehr vielen Diskussionen und Streitigkeiten in der Öffentlichkeit wurden der trockene Teil hinzugefügt und eine geplante Bahnlinie verschoben (s. Vera 1988; 2000).

In dem sumpfigen Teil brüten seltene Vogelarten wie zum Beispiel Löffler (*Platalea leucorodia*), Grosse Rohrdommel (*Botaurus stellaris*), Silberreiher (*Casmerodius albus*), Seidenreiher (*Egretta garzetta*), Rohrweihe (*Circus aeruginosus*), Seeadler (*Haliaeetus albicilla*), Bartmeise (*Panurus biarmicus*) und Blaukehlchen (*Luscinia svecica*). Auch die Graugans (*Anser anser*) brütet hier. Diese Art kehrte, ebenso wie der Silberreiher, der Seidenreiher und der Seeadler, mit ihrem Vorkommen in diesem Gebiet erfolgreich in die Niederlande zurück. Daneben mausern bis 30.000 nicht brütende Graugänse in den ausgedehnten Schilfrohrflächen. Sie mausern dort während der Monate Mai und Juni ihre Handschwinge und können deswegen vier bis sechs Wochen lang nicht fliegen. Diese Gänse beweiden das Schilf und schaffen damit ein Mosaik von Schilf und offenem Wasser - und damit die Lebensbedingungen für die im Sumpfgebiet lebenden Vogelarten (Vera 1988; Van Eerden et al. 1997). Die mausernden wie die brütenden Graugänse brauchen aber auch Grasland, das reich an Eiweiß und Zucker und arm an Zellulose ist. Dort sammeln die mausernden Graugänse sich vor und nach der Mauser und dort halten sich auch die Brutvögel mit ihren Jungen auf, nachdem diese geschlüpft sind. Ohne Grasland gäbe es keine mausernden Graugänse im Sumpf, und viele Vogelarten würden dann verschwinden.

In der Natur sind es die wilden Gräser wie Wildrind und Wildpferd, die mit ihrer Weidetätigkeit das für die Gänse erforderliche Gras in einer verdaubaren Qualität bereiten. In Oostvaardersplassen wurden dazu 1983 32 Heck-



Abb. 18: Grasende Koniks wie auch grasende Heckrinder fördern den trockenen Teil des Nahrungshabitats für Graugänse. Die Gänse sammeln sich dort vor und nach der Mauser, die sie im sumpfigen Teil verbringen. - Foto: F. Vera

rinder und 1984 20 Konikpferde freigelassen. Sie sollten als einheimische funktionelle Äquivalenten ihrer wilden Vorfahren, Auerochse und Tarpan, wirken. Im Jahr 1992 wurden 40 Rothirsche wegen ihres Verdauungssystems und ihrer damit verbundenen Nahrungswahl hinzugefügt. Einerseits fressen sie viel Gras, das wegen der Beweidung durch die wilden Rinder und Pferde im Wachstum gehalten wird und deswegen auch für die Hirsche attraktiv bleibt (Abb. 18). Andererseits wirken die Hirsche antagonistisch zum Effekt der wilden Rinder

und Pferde, die einen Aufwuchs von Sträuchern und Bäumen verursachen. Die Hirsche verbeißen den Gehölzaufwuchs, besonders im Winter. Dadurch wird die Begründung von Strauch- und Baumvegetation eingedämmt bzw. verlangsamt.

Die Großherbivoren leben dort jetzt völlig wild, das heißt zum Beispiel, dass sie keine Zufütterung bekommen. Sie begünstigen auf diese Weise die Graugänse, und über die Graugänse die anderen Vogelarten im



Abb. 19: Bäume wie Eiche und Ulme verjüngen sich spontan im Schlehengestrüpp bei einer Dichte im Winter von 1,2 bis 1,4 Rothirschen pro Hektar. - Foto: F. Vera

Sumpfbereich (Vera 1988; 2009). Neben den mausernden und brütenden Graugänsen fördern die Gräser auch überwinternde Blässgänse, Weißwangengänse, Pfeifenten, Kiebitze und Goldregenpfeifer. Die Anzahl der Großherbivoren in diesem Gebiet wird natürlich reguliert, das heißt durch das Futterangebot (Sinclair et al. 1985; Mduma et al. 1999; Grange et al. 2004; Kisui & Packer 2004; Höner et al. 2005). Das hat zur Folge, dass die Anzahl der Tiere die ist, die den Winter überlebt. Das wiederum hat zur Folge, dass während der Vegetationsperiode zu wenige Tiere da sind, um die ganze Biomasseproduktion zu konsumieren. Dadurch werden bestimmte Teilflächen während der Vegetationsperiode intensiv und andere wenig oder gar nicht von den Großherbivoren aufgesucht. Sie grasen dort

insbesondere im Herbst und Winter (Platteeuw et al. 2000; Cornelissen et al. 2003; Cornelissen & Roos 2009). Der Teil, der in der Vegetationsperiode nicht oder nicht intensiv beweidet wird, bietet Dornensträuchern die Möglichkeit, aufzuwachsen, da sie nach der Keimung mindestens eine Wachstumsaison brauchen, um ihre Stacheln - kleine Seitenzweige - zu härten. An einer solchen Stelle sind ein Keimling des Schwarzdorns und viele Hunderte vom Weißdorn, sowie auch einige Keimlinge von Eichen gefunden worden (pers. Mitteilung Vera 2009; Ruifrok 2009). Es sieht so aus, als ob sie jetzt alle nach einem Jahr wieder verschwinden. Die Ursache wird das dort vorhandene Schilfrohr sein. Das sind Nachkommen des Schilfrohrs, das anderswo in dem Polder ausgesät wurde, nachdem er trocken ge-

fallen war. Es diente dazu, in Kombination mit Kanälen, Wassergräben und Umpflügen den Boden durch Verdunstung weiter auszutrocknen und unter anderem für die Landwirtschaft geeignet zu machen. Das Schilfrohr im trockenen Gebietsteil ist bei den heutigen Grundwasserständen ein Anachronismus. Die Keimlinge der lichtbedürftigen Dornensträucher, die dort im Frühling aufkommen, nachdem das Rohr im Winter von den Großherbivoren bei der Suche nach Nahrung zertrampelt wurde, werden wahrscheinlich jedes Jahr durch den Schatten des jährlich aufs Neue aus seinen Wurzelstöcken bis fast zwei Meter hoch aufwachsenden Schilfrohres getötet. Durch die Beweidung und den Tritt der wilden Großherbivoren im Winter wandelt sich dieses Gebiet mit Schilfrohr allmählich in Grasland. Wie von den herkömmlichen Waldweiden bekannt, haben die Dornensträucher im Grasland eine gute Chance, sich zu etablieren. Von Untersuchungen in Oostvaardersplassen weiß man, dass sich, wenn Dornengestrüpp da ist, fressbare Bäume und Sträucher spontan in dem Gestrüpp ansiedeln, so z. B. in einem Schwarzdorngestrüpp, das von Schwarzdornen stammte, die gepflanzt wurden, als dieser Teil noch kein Bestandteil des Naturschutzgebietes war. Jetzt sind dort spontan unter anderem Stieleichen, Ulmen, Vogelkirschen, Haseln, Schwarzer Holunder und Roter Hartriegel aufgekommen (Abb. 19). Das ist geschehen bei einer Dichte von 1,2 bis 1,5 Rothirschen pro Hektar im Winter, die dort ständig von der dritten Novemberwoche bis zur zweiten oder dritten Aprilwoche anwesend waren (pers. Mitteilung Jan Griekspoor 2009), in dem Zeitraum also, in dem die Hirsche am meisten schälten. Ob es tatsächlich der Schatten des Schilfrohrs ist oder ob es die Großherbivoren sind, die die Keimlinge der Dornensträucher am erfolgreichen weiteren Aufwachsen hindern, wird jetzt von der Universität Groningen wissenschaftlich untersucht. Bis jetzt zeigt sich jedenfalls, dass die Großherbivoren so intensiv mit der Vegetation interagieren, dass sie steuernd für den Verlauf der Sukzession sind, wie das die Natur- bzw. Waldweidetheorie vorgibt.

Wie gesagt, es ist das Nahrungsangebot, das die Anzahl der Tiere reguliert. Das hat zur Folge, dass der Höhepunkt des Sterbens am Ende des Winters liegt. Das entfachte eine Diskussion bis ins Parlament hinein über die Fragen, ob das im Hinblick auf das Wohlbefinden der Tiere vertretbar ist. Jäger und eine private Tierschutzvereinigung beschuldigten den Staatsbosbeheer der Tierquälerei. Insbesondere entzündete sich der Streit an den Rindern und Pferden. Die private Tierschutzvereinigung betrachtete sie wie Haustiere, die eine regelmäßige Pflege bekommen sollten, wie zum Beispiel eine Zufütterung im Winter. Im Jahr 2005, als 25% aller Tiere im Winter starben, wurde der Staatsbosbeheer von diesem Verein wegen Tierquälerei von Rindern und Pferden vor Gericht gebracht. Der Verein verlor. Im Jahr 2007 legte der Verein vor Gericht Berufung ein und verlor wieder. In beiden Verfahren urteilte der Richter, dass Staatsbosbeheer gesetzlich richtig handelte, unter anderem deswegen, weil die Tiere erschossen werden, wenn protokolliert wurde, dass ein Tier so schwach geworden ist, dass es innerhalb einiger Tagen oder einer Woche sterben wird. Um die Gesundheit der Tiere zu prüfen, werden zudem jedes Jahr zwanzig Tiere geschossen und untersucht. Der Richter fügte hinzu, dass der Staatsbosbeheer die Tiere freigelassen hat, ohne die Absicht zu haben, sie wieder in eine Entscheidungsbezugnis zu bekommen. Der Staatsbosbeheer habe somit das Eigentumsrecht an den Pferden und Rindern verloren. Dadurch gehören sie jetzt niemandem und sind deswegen gemäß dem Römischen Recht ein „res nullius“, das heißt, wild wie die Rothirsche. Konnte man vorher nur die Körper bzw. die Kadaver der Rothirsche im Gebiet liegenlassen, weil sie nach dem Gesetz wilde Tiere sind, so ist das jetzt auch für die Körper von Rindern und Pferden erlaubt. Wie zuvor die Kadaver von Rothirschen, können jetzt auch die Körper von Rind und Pferd als Futter für Aasfresser wie Seeadler, Füchse, Bussarde und Kolkraben dienen, und in der Zukunft vielleicht auch für den Gänsegeier. In den letzten Jahren haben nämlich jährlich im Sommer Gänsegeier, einmal

bis zu 150 Exemplare, die Niederlande besucht (Anonymus 2007). Im Jahr 2005 erschien in Oostvaardersplassen ein weiblicher Mönchsgeier, der in Frankreich im Rahmen eines Wiedereinbürgerungsprojektes freigelassen worden war. Er war dort fünf Monate (von März bis August), und wurde schließlich von einem Zug auf der Bahntrasse, die an der Grenze des Naturschutzgebietes entlangführt, getötet (Ebels 2005).

Am Ende des Winters 2009 gab es 1753 Rothirsche, 903 Konikpferde und 428 Heckrinder. Die Tiere beweideten ungefähr 3.000 von den 6.000 Hektaren des Naturschutzgebietes. Die Bodenfläche ist dort mit einer Trockenmasse von bis 13.000 kg pro Hektar sehr produktiv, obwohl das, abhängig vom Wetter, über die Jahre hinweg variiert (Cornelissen 2006). Es scheint so, dass jetzt die Sättigungsdichte erreicht ist. Der Prozentsatz der Sterblichkeit variierte beim Rind zwischen 6% (2008) und 34% (2005), beim Pferd zwischen 15% (2008) und 24% (2007) und beim Rothirsch zwischen 10% (2008) und 25% (2009). Die Zahl der Rinder hat sich schon seit einigen Jahren stabilisiert, während die der Pferde und Rothirsche erst letztes Jahr nicht mehr zugenommen hat. Diese Prozentsätze wurden von einer internationalen Wissenschaftlerkommission als völlig normal angesehen. Die Sätze sind eher noch auf der niedrigen Seite angesiedelt im Vergleich zu sehr großen Naturgebieten, in denen es auch große Prädatoren gibt (ICMO 2006). Diese Kommission war ebenfalls einverstanden mit der sogenannten reaktiven Pflege, die Staatsbosbeheer durchführte, eine Bewertung, die durch Staatsbosbeheer auch in das Gerichtsverfahren eingebracht wurde und wahrscheinlich zu dem o. a. Urteil des Richters im Jahr 2007 beigetragen hat.

Wie gesagt sind die Kadaver gestorbener Großherbivoren eine wichtige Nahrungsquelle für Aasfresser. Es ist meiner Meinung nach kein Zufall, dass nach dem ersten Winter mit einem höheren Prozentsatz toter Tieren – nämlich 25% – 5 Seeadler überwinterten, und im

nächsten Jahr ein Paar im Gebiet blieb. Dabei handelte es sich um ein erwachsenes Männchen und ein in Deutschland in Garbeck in Schleswig-Holstein beringtes, noch nicht erwachsenes Weibchen. Im Jahr 2006, im dritten Lebensjahr des Weibchens, brütete sie erstmals und ein Junges wurde großgezogen. Es war damit das erste brütende Seeadlerpaar in den Niederlanden seit dem Mittelalter. Im Jahr 2007 zogen sie wieder ein Junges auf, 2008 zwei Junge und 2009 eines. Die Jungtiere der Jahre 2007-2009 wurden beringt, um zu beobachten, wie sich die Seeadler von den Niederlanden aus verbreiten.

Das Vorgetragene bringt mich schließlich zu der Frage: Was hindert uns daran, den Großherbivoren ihren Platz und ihre Funktion in der Natur zurückzugeben? Ist es das Syndrom der verschobenen Eichung?

Literaturverzeichnis zum Beitrag Dr. Frans Vera auf dem

Fachkolloquium „Kursbestimmung: Biodiversität und Landschaft“

In: Schriftenreihe des Landesamtes für Umwelt, Naturschutz und Geologie
Mecklenburg-Vorpommern 2010, Heft 2



**Beitrag: Dr. Frans Vera
Großherbivoren und die Naturlandschaft**

- 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 *The Ecological History of European Forests*, ed. K. J. Kirby & C. Watkins. Wallingford: CAB International, pp. 73–80.
- ALEXANDER, K. (2001) What are veteran trees? Where are they found? Why are they important? In: Read, H., Forfang, A.S., Marciau, R. & Paltto, H., Andersson, L. & Tardy, B. (eds) *Tools for preserving woodland biodiversity. Textbook 2*. Nanonex, programme September 2001, Leonardo da Vinci, Sweden, 28-31.
- ALEXANDER, K., BUTLER, J. & GREEN, T. (2006) The value of different tree and shrub species to wildlife. *British Wildlife* October 2006, 18-28.
- ANONYMUS (2002) Strategy for conservation of the European Bison in the Russian Federation. WWF, Moscow.
- ANONYMUS (2007) Influx van Vale Gieren in België en Nederland. *Dutch Birding* 29, 270-272.
- ANTONSSON, K. & JANSSON, N. (2001) Ancient trees and their fauna and flora in the agricultural landscape in the County of Östergötland. In: Andersson, L., Marciau, R. & Paltto, H. (eds) *Tools for preserving woodland biodiversity. Textbook 2*. Nanonex, programme September 2001, Leonardo da Vinci, Sweden, 37-41.
- APPELQVIST, T., GIMDAL, R. & BENGSTON, O. (2001) Insect and mosaic landscapes. In: Andersson, L., Marciau, R. & Paltto, H., Tardy, B. & Read, H. (eds) *Tools for preserving biodiversity in nemoral and boreonemoral biomes of Europe. Textbook 1*. Nanonex, programme September 2001, Leonardo da Vinci, nature and culture, Sweden, 14-24.
- APPLETON, J. (1975) *The experience of landscape*. John Wiley & Sons, London.
- BAKKER, E.S., OLFF, H., VANDENBERGHE, C., DE MAEYER, K., SMIT, R., GLEICHMAN, J.M. & VERA, F.W.M. (2004) Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 41, 571-582.
- BALDOCK, D. (1989) *Agriculture and Habitat Loss in Europe*. WWF International CAP Discussion Paper nr. 3.

- BARLOW, C. (2000) *The ghosts of Evolution: Nonsensical Fruit, Missing Partners, and other ecological Anachronisms*. Basic Books, New York, NY.
- BEJA-PEREIRA, A., CARAMELLI, D., LALUEZA-FOX, C., VERNESI, C., FERRAND, N., CASOLI, A., GOYACHE, F., ROYO, L.J., CONTI, S., LARI, M., MARTINI, A., OURAGH, L., MAGID, A., ATASCH, A., ZSOLNAI, A., BOSATO, P., TRIANTAPHYLIDIS, C., PLOUMI, K., SINEO, L., MALLEGGI, F., TABERLET, P., ERHARDT, G., SAMPIETRO, L., BETRANPETIT, J., BARBUJANI, G., LUIKART, G. & BERTORELLE, G. (2006) The Origin of European Cattle: Evidence from Modern and Ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 8113-8118.
- BELL, M. AND WALKER, M.J.C. (1992) *Late Quaternary Environmental Change. Physical & Human Perspectives*. John Wiley & Sons. New York.
- BERTSCH, K. (1929) Klima, Pflanzendecke und Besiedlung Mitteleuropas in vor- und frühgeschichtlicher Zeit nach den Ergebnissen der pollenanalytischen Forschung. *Berichte der Römisch-Germanischen Kommission des Deutschen Archäologischen Instituts* 18, 1-67.
- BERTSCH, K. (1932) Die Pflanzenreste der Pfahlbauten von Sipplingen und Langenrain im Bodensee. *Badische Fundberichte* 2, 305-320.
- BERTSCH, K. (1949) *Geschichte des deutschen Waldes*. Jena.
- BEZACINSKÝ, H. (1971) Das Hainbuchenproblem in der Slowakei. *Acta Facultatis Forestalis* 8, 7-36.
- BIGNAL, E.M. & MCCRACKEN, D.I. (1996) Low-intensity farming systems in the conservation of the countryside. *Journal of Applied Ecology* 33, 413-424.
- BINK, F.A. (1992) *Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa*. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek en Unie van Provinciale Landschappen, Schuyt & Co, Haarlem.
- BIRKS, H.J.B. (2005) Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends in Ecology and Evolution* 22, 1-3.
- BOKDAM, J. (2003). *Nature Conservation and Grazing Management. Free-Ranging Cattle as Driving Force for Cyclic Vegetation Succession*. PhD. thesis, Wageningen University, Wageningen.
- BOND, W. (2001). Keystone Species – Hunting the Snark? *Science* 292, 63-64.
- BOROWSKI, S. and KOSSAK, S. (1972) The Natural Food Preferences of the European Bison in Seasons Free of Snow Cover. *Acta Theriologica* 17, 151-169.
- BORSE, CH. (1939) Über die Frage der Pollenproduktion, Pollenzerstörung und Pollenverbreitung in ostpreussischen Waldgebieten. *Schriftenreihe d. Physisch-ökonomische. Gesellschaft zu Königsberg (Pr.)* 71, 128-144.
- BOSSEMA, J. (1979) *Jays and Oaks: An Eco-Ethological Study of a Symbiosis*. PhD. thesis Rijksuniversiteit Groningen, Groningen. (Also published in *Behaviour* 70, 1-117.)
- BRIEDERMANN, L. (1990) *Wild Boar*. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- BRINCKEN, J. (1826) *Mémoire Descriptif sur La Forêt Impériale de Bialowieza en Lithuanie*. Annoté par Piotr Daszkiewicz, Bogumiła Jeźdrzejewska und Tomasz Samojlik (2004). Editions Epigraf, Paris.
- BROOKES, P.C., WIGSTON, D.L. & BOURNE, W.F. (1980) The Dependence of *Quercus robur* and *Q. petraea* Seedlings on Cotyledon Potassium, Magnesium, Calcium and Phosphorus during the First Year of Growth. *Forestry* 53, 167-177.
- BROSTRÖM, A., GAILLARD, M.-J., IHNSE, M. & ODGAARD, B. (1998) Pollen-landscape relationships in modern analogues of ancient cultural landscapes in southern Sweden – a first step towards quantification of vegetation openness in the past. *Vegetation History and Archaeobotany* 7, 189-201.
- BÜHLER, A. (1922) *Der Waldbau nach wissenschaftlicher Forschung und praktischer Erfahrung*. II Band. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- BUTLER, J. (2002) Examples of the maintenance and restoration of wood pasture sites in the UK and the potential for creation. In: Redecker, B., Finck, P., Hårdle, W., Riecken, U. & Schröder, E. (eds.) *Pasture Landscapes and Nature Conservation*. Springer, Berlin, 263-269.
- BUTLER, J.E., ROSE, F. & GREEN, T.E. (2001) Ancient trees, icons of our most important wooded landscapes in Europe. In: Read, H., Forfang, A.S., Marciau, R., Paltto, H., Andersson, L. & TARDY, B. (eds) *Tools for preserving woodland biodiversity. Textbook 2*. Nanonex, programme September 2001, Leonardo da Vinci, nature and culture, Sweden, 20-26.
- CARDINALE, B.J., PALMER, M.A. & COLLINS, S.L. (2002) Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415, 426-429.
- CATE, C.L. TEN (1972) "Wan god mast gift....". *Bilder aus der Geschichte der Schweinezucht im Walde*. Pudoc, Wageningen.

- CHAPIN III, F.S., ZAVALA, E.S., EVINER, V.T., NAYLOR, R.S., VITOUSEK, P.M., REYNOLDS, H.L., HOOPER, D.U., LAVOREL, S., SALA, O.E., HOBBIE, S.E., MACK, M.C. & DIAZ, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- CLEMENTS, F.E. (1916) *Plant succession. An analysis of the development of vegetation.* Publication nr. 242. Carnegie Institution, Washington D.C.
- CERMAK, L. (1910) Einiges über den Urwald von waldbaulichen Gesichtspunkten. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 36, 340-370.
- COLLET, C., PIBOULE, A., LEROY, O. & FROCHOT, H. (2008) Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominated tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *Forestry* 81, 135-150.
- CORNELISSEN, P. (2006) Vegetatie, grote herbivoren en ganzen in de randzone van de Oostvaardersplassen. Evaluatie 1996-2005. RIZA Werkdocument 2006.044x. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling RIZA, Lelystad.
- CORNELISSEN, P., PLATTEEUW, M., BEEMSTER, N., VAN DER HEIDE, Y., ALTENBURG, W. (2004) Vegetatie, begrazing en vogels in een zoetwatermoeras. Monitoringprogramma Oostvaardersplassen 2003. RIZA werkdocument 2004.115X, Ministerie van Verkeer en Waterstaat. Rijkswaterstaat. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling RIZA. Lelystad.
- CORNELISSEN, P., ROOS, M. (2009) Vegetatie, grote herbivoren en vogels in de Oostvaardersplassen. Monitoring 2008. Rijkswaterstaat, Waterdienst document 2009.
- COTTA, H. (1865) *Anweisung zum Waldbau.* (Neunte, neubearbeitete Auflage) Arnoldische Buchhandlung, Leipzig.
- CRAMP, S. (ed.) (1988) *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol V, Tyrant Flycatchers to Thrushes.* Oxford University Press, Oxford.
- CRAMP, S. (ed.) (1992) *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol VI, Warblers.* Oxford University Press, Oxford.
- CROMSIGT, J.P.G.M. (2006) Large herbivores in space. Resource partitioning among savanna grazers in a heterogeneous environment. PhD. thesis Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- Curtius, E.R. (1969) *Europäische Literatur und lateinisches Mittelalter.* Francke Verlag, Bern.
- DARLINGTON, A. (1974) The galls on oak. In: Morris, M.G. and Perring, F.H. (eds.) *The British oak. Its History and Natural History.* The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey, Berkshire, pp. 298-311.
- DAVIS, M.B. (1963) On the theory of pollen analysis. *American Journal of Science* 261, 897-912.
- DENGLER, A. (1931) Aus den Südosteuropäischen Urwäldern II, Die Ergebnisse eine Probeflächenaufnahme im Buchenurwald Albaniens. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen* 63, 20-29.
- DENGLER, A. (1935) *Waldbau auf ökologischer Grundlage*, 2th. edn. Berlin.
- DENGLER, A. (1992) *Waldbau auf ökologischer Grundlage*, Erster Band. Der Wald als Vegetationsform und seine Bedeutung für den Menschen. 6th. edn. by Röhrig, E. and Gussone, H.A. Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin.
- DIERSCHKE, H. (1974) Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortgefälle an Waldrändern. *Scripta Geobotanica.* (Göttingen), 6, 3-246.
- DOBSON, A. & CRAWLEY, M. (1994) Pathogens and the structure of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 395-398.
- DRENT, R.H. and PRINS, H.H.T. (1987) The herbivore as prisoner of its food supply. In: Andel, J. van Bakker, J.P. and Snaydon, R.W. (eds.) *Disturbance in Grasslands. Causes, effects and processes* Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 131-147.
- DUFFY, J.E. (2003) Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6, 680-697.
- EBELS, E.B. (2005) Monniksgier van Spaans-Franse herkomst in Nederland in maart-augustus 2005. *Dutch Birding* 27, 329-333.
- EDWARDS, K.J. (1982) Man, space and the woodland edge; speculations on the detection and interpretation of human impact in pollen profiles. In: Bell, M. and Limbrey, S. (eds.) *Archaeological Aspects of Woodland Ecology. Symposia of the Association for Environmental Archaeology. No. 2.* BAR International Series 146. Oxford, England, pp. 5-22.
- EDWARDS, C.J., BOLLONGINO, R., SCHEU, A., CHAMBERLAIN, A., TRESSET, A., VIGNE, J.-D., BAID, J.F., LARSON, G., HO, S.Y.W., HEUPINK, T.H., SHAPIRO, B., FREEMAN, A.R., THOMAS, M.G., ARBOGAST, R.-M., ARNDT, B., BARTOSIEWICZ, L., BENECKE, N., BUDJA, M., CHAIX, L., CHOYKE,

- A.M., COQUEUGNIOT, E., DÖHLE, H.-J., GÜLDNER, H., HARTZ, S., HELMER, D., HERZIG, B., HONGO, H., MASHKOUR, M., ÖZDOĞAN, M., PUCHER, E., ROTH, G., SCHADE-LINDIG, S., SCHMÖLCKE, U., SCHULTING, R.J., STEPHAN, E., UERPMANN, H.-P., VÖRÖS, I., VOYTEK, B., BRADLEY, D.G. & BURGER, J. (2007) Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European Aurochs. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 1377-1385.
- EERDEN, M. R. VAN, LOONEN, M.J.E., ZIJLSTRA, M. (1997) Moulting Greylag Geese *Anser anser* defoliating a reed marsh *Phragmites australis*: seasonal constraints versus long-term commensalism between plants and herbivores. In: van Eerden, M.R. Patchwork. Patch use, habitat exploitation and carrying capacity for water birds in Dutch freshwater wetlands. Ph D Thesis, University of Groningen. Van Zee tot Land 65. Ministerie van Verkeer en Waterstaat. Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat. Directie IJsselmeergebied, 241-264.
- VAN EK, T. & JOHANNESSEN, J. (eds.) (2005) Multi-purpose management of oak habitats. Examples of best practice from the county of Östergötland, Sweden. County administration of Östergötland, report 2005:16.
- ELLENBERG, H. (1986) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Vierte, verbesserte Auflage. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ERNEST, S.K. & J.H. BROWN (2001) Delayed Compensation for Missing Keystone Species by Colonization. *Science* 292, 101-104.
- ERVYNCK, A., & VAN NEER, W. (2004) De overexploitatie van dierlijke producten uit de vrije natuur: archeologische indicatoren voor historische fenomenen. In: Windt, H. van der, Zon, H. van (red.) Jaarboek voor de ecologische geschiedenis 2004. Vereniging voor Ecologische Geschiedenis, Gent, 1-18.
- EVANS, J. (1992) Coppice forestry; an overview. In: Buckley, G.P. (ed.) Ecology and Management of Coppice Woodland. Chapman & Hall, London, pp. 18-27.
- FALINSKI, J.B. (1986) Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Ecological studies in Bialowieza forest, Geobotany 8. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- FIRBAS, F. (1934) Über die Bestimmung der Walddichte und der Vegetation Waldloser Gebiete mit Hilfe der Pollenanalyse. *Planta* 22, 109-146.
- FIRBAS, F. (1935) Die Vegetationsentwicklung des Mitteleuropäischen Spätglacials. *Bibliotheca Botanica* 112, 1-68.
- FIRBAS, F. (1949) Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Erster Band: Allgemeine Waldgeschichte. Verlag Gustav Fischer, Jena.
- FORBES, A.C. (1902) On the regeneration and formation of woods from seed naturally or artificially sown. *Transactions of the English Arboricultural Society* 5, 239-270.
- FORBES, A.C. (1902) On the regeneration and formation of woods from seed naturally or artificially sown. *Transactions of the English Arboricultural Society* 5, 239-270.
- FRÖHLICH, J. (1930) Der südosteuropäische Urwald und seine Überführung in Wirtschaftswald. *Centralblatt für das Gesamte Forstwesen* 56, 49-65.
- FRÖHLICH, J. (1954) Urwaldpraxis, 40-jährige Erfahrungen und Lehren. Neumann Verlag, Radebeul und Berlin.
- GAYER, K. (1886) Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft. Paul Parey, Berlin.
- GODWIN, H. (1934,a) Pollen analysis. An outline of the problems and potentialities of the method. Part. I. Technique and interpretation. *New Phytologist* 33, 278-305.
- GODWIN, H. (1934,b) Pollen analysis. An outline of the problems and potentialities of the method. Part. II. General applications of pollen analysis. *New Phytologist* 33, 325-358.
- GORDON, I.J. (1988) Facilitation of Red Deer Grazing by Cattle and its Impact on Red Deer Performance. *Journal of Applied Ecology* 25, 1-10.
- GÖTHERSTRÖM, A., ANDERUNG, C., HELIBOG, L., ELBURG, R., SMITH, G., BRADLEY, D.G. & ELLEGREN, H. (2005) Cattle domestication in the Near East was followed by hybridization with Aurochs bulls in Europe. *Proceedings of the Royal Society B* 272, 2345-2350.
- GOGUEN, J.A. (1999) Art and the Brain. Editorial Introduction. *Journal of Consciousness Studies* 6, 5-14.
- GRADMANN, R. (1901) Das mitteleuropäische Landschaftsbild nach seiner geschichtlichen Entwicklung. *Geographische Zeitschrift* 7, 361-447.
- GRANGE, S., DUNCAN, P., GAILLARD, J-M, SINCLAIR, A.R.E., GOGAN, P.J.P., PACKER, C., HOFER, H. & EAST, M. (2004). What limits the Serengeti zebra population? *Oecologia* 149, 523-532.
- GREEN, T. (2002) The role of invisible biodiversity in pasture landscapes. In: Redecker, B., Finck, P., Hårdle, W., Riecken, U. & Schröder, E. (eds.) Pasture Landscapes and Nature Conservation. Springer, Berlin, 137-145.
- GROSSMANN, H. (1927) Die Waldweide in der Schweiz. Promotionsarbeit, Zürich.

- HARDING, P.T. AND ROSE, F. (1986) Pasture-woodlands in Lowland Britain. A review of their importance for wildlife Conservation. Natural Environment Research Council. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- HAUSRATH, H. (1982) Geschichte des deutschen Waldbaus. Von seinen Anfängen bis 1850. Hochschulverlag Freiburg (Breisgau).
- 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.
- HESMER, H. (1930) Zur Frage des Aufbaues und der Verjüngung europäischer Urwälder. *Forstarchiv* 6, 265-274.
- HESMER, H. & SCHROEDER, F-G. (1963) Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. Forstgeschichtlicher Beitrag zur Klärung der natürlichen Holzartenzusammensetzung und ihrer künstlichen Veränderungen bis in die frühe Waldbauzeit. *Decheniana, Beiheft* 11, pp. 1-304.
- HOBE, J.H. VON (1805) Freymüthige Gedanken über verschiedene Fehler bey dem Forsthaushalt, insbesondere über die Viehude in den Holzungen, deren Abstellung und Einschränkung. Thal-Ehrenbreitstein, in der Gehraschen Hofbuchhandlung.
- HOFFMANN, G. (1967) Wurzel- und Sprosswachstumsperiodik der Jungpflanzen von *Quercus robur* L. im Freiland und unter Schattenbelastung. *Archiv für Forstwesen* 16, 745-749.
- HOFMANN, R.R. (1985) Digestive Physiology of the Deer. Their Morphophysiological Specialisation and Adaptation. *The Royal Society of New Zealand Bulletin* 22, 393-407.
- HOFMANN, R.R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443-457.
- HOFFMAN, R.R. (2007) Wildtiere in Bildern zur vergleichenden Anatomie. M.&H. Schaper, Hannover.
- HONDONG, H. LANGNER, S. AND COCH, T. (1993) Untersuchungen zum Naturschutz an Waldrändern. Bristol-Schriftenreihe, Band 2, Bristol-Stiftung, Ruth und Herbert UHL - Forschungsstelle für Natur- und Umweltschutz.
- HÖNER, O.P., WACHTER, B., EAST, M.L., RUNYORO, V.A., HOFER, H. (2005) The effect of prey abundance and foraging tactics on the population dynamics of a social, territorial carnivore, the spotted hyena. *Oikos* 108, 544-554.
- HUNTLEY, B. AND BIRKS, H.J.B. (1983) An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13.000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge.
- HYTTEBORN, H. (1986) Methods of forest dynamics research. In: Fanta, I. (ed.) Forest dynamics research in Western and Central Europe. Pudoc, Wageningen, pp. 17-31.
- ICMO (2006) Report of the International Committee on the Management of large herbivores in the Oostvaardersplassen (ICMO). The Hague/Wageningen, Netherlands. Wageningen UR – Wing rapport 018. June 2006, (s. www.staatsbosbeheer.nl).
- IVANOVIC, T. (1996) Russland und die Staaten der GUS. Jagdgebiete, Wildarten Reisetips. Nimrod-Verlag, Bothel.
- IVERSEN, J. (1941) Land Occupation in Denmark's Stone Age. A Pollen-Analytical Study of the Influence of Farmer Culture on the Vegetational Development. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, II. Raekke nr. 66.* (Geological Survey of Denmark No. 66).
- IVERSEN, J. (1956) Forest Clearance in the Stone Age. *Scientific American* 194, 36-41.
- 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, *Danmarks Geologiske Undersøgelse, V. Raekke nr. 7-c* (Geological Survey of Denmark. V. Series No. 7-c).
- JACOBSON JR., G.L. and BRADSHAW, R.H.W. (1981) The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* 16, 80-96.
- JAKUCS, P. (1959) Mikroklimaverhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder in Ungarn. *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae* 9, 209-236.
- JAKUCS, P. (1972) Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. Quantitative und qualitative Untersuchungen über die synökologischen, phytozoologischen und strukturellen Verhältnisse der Waldsäume. *Akadémica Kiadó. Ungarische Akademie der Wissenschaften.* Budapest.
- JANSEN, T., FORSTER, P., LEVINE, M.A., OELKE, H., HURLES, M., RENFREW, C., WEBER, J. & OLEK, K. (2002) Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99, 10905-10910.

- JARMAN, P.J. & SINCLAIR, A.R.E. (1979) Feeding Strategy and the Pattern and Resource Partitioning in Ungulates. In: Sinclair, A.R.E. and Norton-Griffiths, M. (eds.) *Serengeti. Dynamics of an Ecosystem*. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 130-163.
- JEDRZEJEWSKA, B., OKARMA, H., JEDRZEJEWSKI, W. & MILKOWSKI, L. (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.
- KAHLE, H.D. (1994) *Die Eiszeit*. Urania-Verlag, Leipzig.
- KEELEY, J.E. (2002) Plant Diversity and Invasives in Blue Oak Savannas of the Southern Sierra Nevada. USDA Forest Service Gen. Tch. Rep. PSW-GTR-185, 693-704.
- KISSUI, B.M., PACKER, C. (2004) Top-down population regulation of a top predator: lions in the Ngorongoro Crater. *Proceedings of the Royal Society of London. B*, 04PB0188, 1-8.
- KLUTTIG, H. (2007) Über die Bedeutung der Naturwälder für den Naturschutz in Deutschland und ihre Geschichte. *Forstarchiv* 78, 202-204.
- KNAPP, H.D., NICKEL, E. & PLACHTER, H. (2008) Beech forests – a European contribution to the CBD's Expanded Programme of Work on Forest Biological Diversity. In: Knapp, H.D. (ed.) *Beech Forests – a German contribution to the global forest biodiversity*. Bundesamt für Naturschutz (BfN), Bonn, 7-13.
- KOLLMANN, J. (1992) Gebüschentwicklung in Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls. *Natur und Landschaft* 67, 20-26.
- KRAHL-URBAN, J. (1959) *Die Eichen*. Forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche. Paul Parey, Berlin.
- KRASIŃSKI, Z.A. (1978) Dynamics and Structure of the European Bison Population in the Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theoriologica* 23, 3-48.
- KRASIŃSKA, M. & KRASIŃSKI, Z.A. (1998) Het succes van de wisent in Bialowieza. *Nieuwe Wildernis* 4, 16-21.
- KRASIŃSKA, M. & KRASIŃSKI, Z.A. (2007) *European Bison*. The Nature Monograph. Mammal Research Institute, Białowieża.
- LAARMAN, F. (2001) Deel 16. Archeozoölogie: aard en betekenis van dierlijke resten. In: Hogesteijn, J. W. H., Peeters, J. H. M., (eds) *De mesolithische en vroeg-neolithische vindplaats Hoge Vaart-A27 (Flevoland)*, Rapportage Archeologische Monumentenzorg 79, Amersfoort.
- LANDOLT, E. (1866) *Der Wald, seine Verjüngung, Pflege und Benutzung*. Schweizerischer Forstverein, Zürich.
- LEIBUNDGUT, H. (1959) Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 110, 111-124.
- LEIBUNDGUT, H. (1978) Über die Dynamik europäischer Urwälder. *Allgemeine Forstzeitschrift* 33, 686-690.
- LENZI-GILLINI, C.R., VISKANIC, P. & MAPESA, M. (1996) Effects of 20 years of grazing exclusion in an area of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* 34, 333- 341.
- LINDQUIST, B. (1938) *Dalby Söderskog. En skånsk lövskog i forntid ock nutid*. Mit einer deutschen Zusammenfassung. *Acta Phytogeographica Suecica* 10.
- LOFTAS, T. (ed.) (1995) *Bronnen voor ons Bestaan. Een atlas van voedsel en landbouw*. FAO 1945-1995). Voedsel en Landbouworganisatie van de Verenigde Naties, Rome.
- LONSDALE, D., PAUTASSO, M. & HOLDENRIEDER, O. (2008) Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research* 127, 1-22.
- LÜPKE, B.V. VON (1982) *Versuche zur Einbringung von Lärche und Eiche in Buchenbestände*. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt 74.
- LÜPKE, B.V. VON (1989) *Die Esche; wertvoller Baum im Buchenwald*. *Allgemeine Forstzeitschrift* 44, 1040-1042.
- MALMER, N. LINDGREN, K. PERSSON, S. (1978) Vegetational succession in a south-swedish deciduous wood. *Vegetatio* 36, 17-29.
- MANNING, A.D., FISCHER, J. & LINDENMAYER, D.B. (2006) Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation* 132, 311-321.
- MANTEL, K. (1990) *Wald und Forst in der Geschichte*. M. und H. Schaper, Alfeld-Hannover.
- MAUVE, K. (1931) Über Bestandsaufbau, Zuwachsverhältnisse und Verjüngung im galizischen Karpaten-Urwald. *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft* 2, 257-311.

- MCNAUGHTON, S.J. (1979) Grassland-Herbivore Dynamics. In: Sinclair, A.R.E. & Norton-Griffiths, M. (eds.) Serengeti. Dynamics of an Ecosystem. The University of Chicago Press. Chicago and London, pp. 46-81.
- MDUMA, S.A.R., SINCLAIR, A.R.E., HILBORN, R. (1999) Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year record. *Journal of Animal Ecology* 68, 1101-1122.
- MEYER, K.A. (1931) Geschichtliches von den Eichen in der Schweiz. *Mitteilungen der Schweizerischen Centralanstalt für das forstlichen Versuchswesen* 16, 231-452.
- MORRIS, M.G. (1974) Oak as a habitat for insect life. In: Morris, M.G. and Perring, F.H. (eds.) *The British Oak, Its History and Natural History*. The Botanical Society of the British Isles, E.W. Classey, Berkshire, 274-297.
- MOSS, C.E. (1910) The Fundamental Units of Vegetation: Historical Development of the Concepts of the Plant Association and the Plant Formation. *New Phytologist* 9, 18-53.
- MOSS, C.E. RANKIN, W.M. AND TANSLEY, A.G. (1910) The Woodlands of England. *New Phytologist* 9, 113-149.
- MOUNTFORD, E. P., PETERKEN, G. F., EDWARDS, P. J. & MANNERS, J. G. (1999) Long-term change in growth, mortality and regeneration of trees in Denny Wood, an old-growth wood-pasture in the New Forest (UK). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2, 223-72.
- MÜLLER, K.M. (1929) *Aufbau, Wuchs und Verjüngung der Südosteuropäischen Urwälder*. M & H, Hannover.
- NIETSCH, H. (1939) *Wald und Siedlung im vorgeschichtlichen Mitteleuropa*. Mannus-Bücherei 64, Rabitzsch Verlag, Leipzig.
- NORMAN, R. & VELDHOEN, L. (2009) Grote grazers nader bezien. Fouragegedrag van grote grazers in natuurgebieden. *Nieuwe Wildernis* 14 (48), 25/26.
- PAICE, J.P. (1974) *The Ecological History of Grizedale Forest, Cumbria, with particular reference to Tilia cordata (Mill.)*. Unpubl. M.Sc. Thesis, University of Lancaster.
- PAINE, R.T. (1969) A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist* 103, 91-93.
- PASINELLI, G. & HEGELBACH, J. (1997) Characteristics of trees preferred by foraging Middle Spotted Woodpecker (*Dendrocopos medius*) in Northern Switzerland. *Ardea* 85, 203-209.
- PAULY, D. 1995 Anecdotes and the shifting baseline syndrome. *Trends in Ecology & Environment* 10: 430.
- PAULY, D., CHRISTENSEN, V., DALSGAARD, J., FROESE, R. & TORRES, F. JR. (1998) Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279, 860-863.
- PEETERS, J. H. M. (2007) *Hoge Vaart-A27 in context : towards a model of mesolithic-neolithic land use dynamics as a framework for archaeological heritage management*. PhD. thesis, University of Amsterdam. Rijksdienst voor Archeologie, Cultuurlandschap en Monumenten, Amersfoort.
- PENISSI, E. (2001) Horses Domesticated Multiple Times. *Science* 291, 412.
- PETERKEN, G.F. (1996) *Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PIGOTT, C.D. (1975) Natural regeneration of *Tilia cordata* in relation to forest-structure in the forest of Bialowieza, Poland. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 270, 151-179.
- PLATTEEUW, M., CORNELISSEN, P., BEEMSTER, N., ALTENBURG, W. & VAN DER HEIDE, Y. (2000) Vegetatie, begrazing en vogels in een zoetwatermoeras. Monitoringprogramma Oostvaardersplassen 1998/1999. RIZA werkdocument 2000.120X, Ministerie van Verkeer en Waterstaat. Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat. Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling RIZA. Lelystad.
- POST, L. VON (1916) Forest tree pollen in South Swedish Peat Bog Deposits. (Om skogstradspollen i sydvenska torfmosselager foljder (foredragsreferat). *Geologiska Foereningen in Stockholm, Four handlingar*, 38, 384-434. Translation by Margaret Bryan Davis and Knut Faegri with an introduction by Knut Faegri and Johs. Iversen. *Pollen et Spores* 1967, 9, 378-401. In: Real, L.A. & Brown, J.H. (eds.) *Foundations of Ecology. Classic Papers with commentaries* The University of Chicago Press, Chicago, London, pp. 456-482.
- POWER, M.E., TILMAN, D., ESTES, J.A., MENGE, B.A., BOND, W.J., MILLS, L.C., DAILY, D., CASTILLA, J.C., LUBCHENCO J. & PAINE R.T. (1996) Challenges in the Quest for Keystones. *Bioscience* 46, 609-620.
- PRUSKI, W. (1963) Ein Regenerationsversuch des Tarpans in Polen. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie* 79, 1-30.

- POTT, R. & HÜPPE, J. (1991) Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. Westfälisches Museum für Naturkunde, Landschaftsverband Westfalen-Lippe. Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für Biol.-ökol. Landesforschung, *ABÖL*, nr. 89, Münster.
- PUCEK, Z. (ed.) (2002) European Bison. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Bison Specialist Group. IUCN, Gland
- QUAMMEN, D. (2001) Der Gesang des Dodo. Eine Reise durch die Evolution der Inselwelten. Claassen Verlag, Berlin.
- RACKHAM, O. (1980) Ancient Woodland. Its history, vegetation and uses in England. Edward Arnold, London.
- RACKHAM, O. (2003) Ancient Woodland. Its history, vegetation and uses in England, New Edition. Castlepoint Press, Kilkcudbrightshire.
- RAMACHANDRAN, V.S. & HIRSTEIN, W. (1999) The Science of Art. A Neurological Theory of Aesthetic Experience. *Journal of Consciousness Studies* 6, 15-51.
- RANIUS, T., AGUADO, L.O., ANTONSON, K., AUDISIO, P., BALLERIO, A., CARPANETO, G.M., CHOBOT, K., GJURAŠIN, B., HANSEN, O., HUIJBREGTS, H., LAKATOS, F., MARTIN, O., NECUALISEANU, Z., NIKITSKY, N.B., PAILL, W., PIRNAT, A., RIZUN, V., TAMUTIS, V., TELNOV, D., TSINKEVICH, V., VERSTEIRT, V., VIGNON, V., VÖGELI, M. & ZACH, P. (2005) *Osmoderma eremite* (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniidae) in Europe. *Animal Biodiversity and Conservation* 28, 1-44.
- RANIUS, T., ELIASSON, P. & JOHANSSON, P. (2008) Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. *Biodiversity Conservation* 17, 2371-2381.
- REMMERT, H. (1991) The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. An Overview. In: Remmert, H. (ed.) *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. Springer, Berlin, pp. 11-21.
- ROBERTS, N. (1989) *The Holocene. An Environmental History*. Basil Blackwell Oxford, New York.
- RÖHRIG, E. (1967) Wachstum junger Laubholzpflanzen bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 138, 224-239.
- ROQUES, K.G., O'CONNOR, T.G. & WATKINSON, A.R. (2001) Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38, 268-280.
- ROSE, F. (1974) The epiphytes of Oak. In: Morris, M.G. and Perring, F.H. (eds.) *The British Oak. Its History and Natural History*. The Botanical Society of the British Isles. E.W. Classey, Berkshire, pp. 250-273.
- ROSE, F. AND JAMES, P.W. (1974) *Regional Studies on the British Lichen Flora. I. The corticolous and lignicolous species of the New Forest, Hampshire*, *Lichenologist* 6, 1-72.
- RUBNER, K. (1920) Die waldbaulichen Folgerungen des Urwaldes. *Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft* 18, 201-214.
- SALA, O.E., CHAPIN III, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZING, A., LEEMANS, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., LEROY POFF, N., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M. & WALL, D.H. (2000). *Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100*. *Science* 287, 1770-1774.
- SANDERSON, J.L. (1958) The autecology of *Corylus avellana* (L.) in the neighbourhood of Sheffield with special reference to its regeneration. PhD. thesis, The University of Sheffield, Sheffield.
- SANKARAN, M., HANAN, N.P., SCHOLLES, R.J., RATNAM, J., AUGUSTINE, D.J., CADE, B.S., GIGNOUX, J., HIGGINS, S.I., LE ROUX, X., LUDWIG, F., ARNO, J., BANYIKWA, F., BRONN, A., BUCINI, G., CAYLOR, K.K., COUGHENOUR, M.B., DIOUF, A., EKAYA, W., FERAL, C.J., FEBRUARY, E.C. P., FROST, G.H., HIERNAX, P., HRABAR, H., METZGER, K.L., PRINS, H.H.T., RINGROSE, S., SEA, W., TEWS, J., WORDEN, J. & ZAMBATIS, N. (2005) Determinants of woody cover in African savanna. *Nature* 438, 846-849.
- SCHAMA, S. (1996) *Landscape and Memory*. Vintage Books USA, New York.
- SCHEFFER, M., CARPENTER, S., FOLEY, J.A., FOLKE, C. & WALKER, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591-596.
- SCHERF, B.D. (1995) *World Watch List for Domestic Animal Diversity*. 2nd Edition. FAO, UNEP.
- SCHRÖDER, W. (1974) Über einige Fragen der Ökologie der Cerviden im Walde. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 93, 121-127.
- SCHUBART, W. (1966) Die Entwicklung des Laubwaldes als Wirtschaftswald zwischen Elbe, Saale und Weser. Aus dem Walde. *Mitteilungen aus der Niedersächsischen Landesforstverwaltung* 14.
- SCHULZE-HAGEN, K. (2005) Allmenden und ihr Vogelreichtum – Wandel von Landschaft, Landwirtschaft und Avifauna in den letzten 250 Jahren. *Charadrius* 40, 97-121.

- SCHUSTER, L. (1950) Über den Sammeltrieb des Eichelhäfers (*Garrulus glandarius*). Vogelwelt 71, 9-17.
- SINCLAIR, A.R.E. (1979) Dynamics of the Serengeti Ecosystem: Process and Pattern. In: Sinclair, A.R.E. and Norton-Griffiths, M. (eds.) Serengeti. Dynamics of an Ecosystem. The University of Chicago Press. Chicago and London, pp. 1-30.
- SINCLAIR, A.R.E., DUBLIN, H., BORNER, M. (1985) Population regulation of Serengeti Wildebeest: a test of the food hypothesis. Oecologia 65, 266-268.
- SMART, N.O.E., J.C. HATTON & SPENCE, D.H.N. (1985) The effect of long term exclusion of large herbivores on vegetation in Murchison Falls National Park, Uganda. Biological Conservation 33, 229-245.
- SMIT, C., BÉGUIN, D., BUTTLER, A. & MÜLLER-SCHÄRER, H. (2005) Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? Journal of Vegetation Science 16, 209-214.
- SMIT, C., DEN OUDEN, J. & MÜLLER-SCHÄRER, H. (2006a) Unpalatable plants facilitate tree saplings survival in wooded pastures. Journal of Applied Ecology 43, 305-312.
- SMIT, C. GUSBERI, M., MÜLLER-SCHÄRER, H. (2006b) Safe sites for saplings; safe for seeds? Forest Ecology and Management 237, 471-477.
- SNOW, B. AND SNOW, D. (1988) Birds and Berries. A studie 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.
- STRAUSS, S.Y., WEBB, C.O. & SALAMIN, N. (2006) Exotic Taxa Less Related to Native Species are More Invasive. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103, 5841-5845.
- SUGITA, S. (2007) Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. The Holocene 17, 231-242.
- SUGITA, S. GAILLARD, M.-J. & BROSTRÖM, A. (1999) Landscape openness and pollen records: a simulation approach. The Holocene 9, 409-421.
- SVENNING, J.-S. (2002) A review of natural vegetation openness in north-western Europe. Biological Conservation 104, 133-48.
- SZAFER, W. (1968) The Ure-ox, Extinct in Europe Since the Seventeenth Century: an Early Attempt at Conservation that Failed. Biological Conservation 1, 45-47.
- TALLIS, J.H. (1991) Plant Community History. Long-term changes in plant distribution and diversity. Chapman and Hall. London.
- TANSLEY, A.G. (ed.) (1911) Types of British Vegetation. Cambridge University Press, Cambridge.
- TANSLEY, A.G. (1935) The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. Ecology 16, 284-307.
- TANSLEY, A.G. (1953) The British Islands and their Vegetation. Vol. 1 and 2. 3th edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- TAPPER, P.-G. (1992) Demography of persistent juveniles in *Fraxinus excelsior*. Ecography 15, 385-392.
- TAPPER, P.-G. (1993) The replacement of *Alnus glutinosa* by *Fraxinus excelsior* during succession related to regenerative differences. Ecography 16, 212-218.
- TAUBER, H. (1965) Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. With a contribution to the interpretation of the elm fall. Danmarks Geologiske Undersøgelse II Raekke, nr. 89. (Geological Survey of Denmark. II. Series, No. 89).
- TILMAN, D., FARGIONE, J., WOLFF, B., D'ANTONIO, C., DOBSON, A., HOWARTH, R., SCHINDLER, D., SCHLESINGER, W.H., SIMBERLOFF, D. & SWACKHAMER, D. (2001) Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. Science 292, 281-284.
- TUBBS, C.R. (1988) The New Forest. A natural history. The New Naturalist. Collins, London.
- VANSELOW, K. (1926) Die Waldbautechnik im Spessart. Eine historisch-kritische Untersuchung ihrer Epochen. Verlag von Julius Springer, Berlin.
- VEEN, H.E. VAN DE (1979) Food selections and habitat use of the red deer (*Cervus elaphus*). PhD. thesis, Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- VEEN, H.E. VAN DE & WIEREN, S.E. VAN (1980) Van grote grazers, kieskeurige fijnproevers en opportunistische gelegenheidsvreter; over het gebruik van grote herbivoren bij de ontwikkeling en duurzame instandhouding van natuurwaarden. Rapport 80/11, Instituut voor Milieuvraagstukken, Amsterdam.
- VERA, F. (1988) De Oostvaardersplassen. Van spontane natuuruitbarsting tot gerichte natuurontwikkeling. IVN/Grasduinen-Oberon, Haarlem.

- VERA, F.W.M. (2000) Grazing Ecology and Forest History. CABI Publishing, Wallingford.
- VERA, F.W.M. (2009) Large-scale nature development – the Oostvaardersplassen. *British Wildlife* 20, (special supplement), 28-36.
- VERA, F.W.M., BAKKER, E., & OLFF, H. (2006) The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In: Danell, K., Duncan, P., Bergström, R. & Pastor, J. (eds) *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, 203-231
- VERESGCHAGIN, N.K. & BARYSHNIKOV, G.F. (1989) Quaternary Mammalian Extinctions in Northern Eurasia. In: Martin P.S. & Klein, R.G. (eds.) *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*. The University of Arizona Press, Tuscon, p. 483-516.
- VILÀ, C., LEONARD, J.A., GÖTHERSTRÖM, A., MARKLUD, S., SANDBERG, K., LIDÉN, WAYNE, R.K. & ELLEGREN, H. (2001) Widespread Origins of Domestic Horse Lineages. *Science* 291, 474-477.
- VODKA, S., KONVICHA, M. & CIREK, L. (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation* 13, 553-562.
- VULLMER, H. und HANSTEIN, U. (1995) Der Beitrag des Eichelhäfers zur Eichenverjüngung in einem naturnah bewirtschafteten Wald in der Lüneburger Heide. *Forst und Holz* 50, 643-646.
- VUURE, VAN C. (2005) Retracing the Aurochs. History, Morphology and Ecology of an Extinct Wild Ox. Pensoft Publishers, Sofia.
- WARDLE, P. (1959) The regeneration of *Fraxinus exelsior* in woods with a field layer of *Mercurialis perennis*. *Journal of Ecology* 47, 483-497.
- WARMING, E. assisted by Vahl, M. (1909) *Ecology of Plants: an introduction to the study of plant communities*. Oxford, Clarendon Press.
- WARREN, M.S. & Thoman, J.A. (1992) Butterfly responses to coppicing. In: Buckley, G.P. (ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodland*. Chapman & Hall, London, pp. 249-270.
- WATT, A.S. (1919) On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. *Journal of Ecology* 7, 173-203.
- WATT, A.S. (1924) On the ecology of British beech woods with special reference to their regeneration. Part II. The Development and Structure of Beech Communities on the Sussex Downs. *Journal of Ecology* 12, 145-204.
- WATT, A.S. (1925) On the ecology of British beech woods with special reference to their regeneration. Part II, sections II and III. The Development and Structure of Beech Communities. *Journal of Ecology* 13, 27-73.
- WATT, A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35, 1-22.
- WIJEREN, S.E. VAN (1996) Browsers and grazers: foraging strategies in ruminants. PhD. thesis. Agricultural University Wageningen, Wageningen, Chapter 9.
- WIJNGAARDEN-BAKKER, L.H. VAN (1975) Horses in the Dutch Neolithic. In: Clason, A.T. (ed) *Archaeozoological studies*, Amsterdam, 341-344
- WILSON, M. & CLARK, D.L. (2001) Controlling invasive *Arrhenatherum elatius* and promoting native prairie grasses through mowing. *Applied Vegetation Science* 4, 129-138.
- WOLFE, M.L. & BERG, F.C. VON (1988) Deer and Forestry in Germany. Half a Century after Aldo Leopold. *Journal of Forestry* 86, 25-31.
- WOLKINGER, F. & PLANK, S. (1981) Dry grasslands of Europe. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources, Council of Europe. Nature and Environment Series no. 21. Strasbourg.
- WRZEŚNIEWSKI, A. (1878) Studien zur Geschichte des polnischen Tur. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 30, Supplement 45, 493-555.
- ZEILER, J. T. (1997) Hunting, fowling and stock-breeding at Neolithic sites in the western and central Netherlands. PhD. thesis, University of Groningen, Groningen.
- ZIEGENHAGEN, B. & KAUSCH, W. (1995) Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *Forest Ecology and Management* 72, 97-108.