

# **Dynamik und Strukturwandel mediterraner Tannenwälder in Südspanien und Südgriechenland**

VON

MICHAELA BLOCK und ROBERT BRANDES

mit 11 Abbildungen und 2 Tabellen

*Zustand ist ein albernes Wort, weil nichts steht, und alles beweglich ist.*

*J.W. v. Goethe*

Die hier präsentierten Erkenntnisse über Dynamik und Strukturwandel der Tannenwälder in Südspanien und Südgriechenland basieren auf den Ergebnissen zweier Diplomarbeiten, die unter der Betreuung von Herrn Prof. Dr. Richter am Geographischen Institut der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg durchgeführt wurden. Während Michaela BLOCK (2000) die „Strukturen der Tannenwälder in der Sierra de las Nieves (Spanien)“ untersuchte, beschäftigte sich Robert BRANDES (1998) mit „Vegetation und Waldgrenze des Taýgetosgebirges (Südpeloponnes)“. Im Rahmen seiner gegenwärtig noch nicht abgeschlossenen Dissertation über Waldgrenzen griechischer Hochgebirge konnte Brandes die Wälder dieses Gebirges erneut besuchen und weitere Beobachtungen zu deren Regeneration anstellen. Der Deutschen BP (Hamburg) sei an dieser Stelle für die Unterstützung der Forschungen in Griechenland herzlich gedankt!

Vor dem Hintergrund der Mosaikzyklustheorie, die am Geographischen Institut der FAU schon von BÖHMER und RICHTER in anderen Zusammenhängen aufgegriffen wurde, bot es sich an, die von BLOCK und BRANDES untersuchten Gebiete hinsichtlich der Regeneration der dortigen Tannenwälder einem Vergleich zu unterziehen. Die Gemeinsamkeiten der beiden Gebiete sind dafür hinreichend groß: ähnliche Breitengradlage innerhalb des Mittelmeerraumes, mediterranes Klimaregime, lange Zeit von menschlichen Einflüssen betroffene Tannenwälder in Hochlagen, sowie rezente Störungstypen (Tannensterben und Feuer) in diesen Wäldern. Der Kontrast zwischen west- und ostmediterran geprägter Flora und die Rolle von Kiefern in dem griechischen Gebiet kennzeichnen die Unterschiede hinsichtlich der Reaktion auf jene Störungen und machen die Gegenüberstellung reizvoll.

## **1 Dynamik durch Störung – Überblick zum theoretischen Hintergrund**

Der Bedeutung von Störungen für Struktur und Dynamik von Ökosystemen wird schon seit langem und in zunehmendem Maße große Bedeutung beigemessen (Über-

blicke dazu bei KNAPP 1982, KIMMINS 1997). In den Sukzessionstheorien des frühen 20. Jahrhunderts, deren wichtigste die Monoklimax-Theorie von CLEMENTS, die Polyklimax-Theorie von TANSLEY und die Climax-Pattern-Hypothese von WHITTAKER sind, wurden Störungen als Unterbrechungen auf einem Weg von einem Anfangs- zu einem Schlußstadium wahrgenommen. Ein Ökosystem galt als homogene Einheit, die als Ganzes in ihrer Entwicklung verschiedene Stadien durchläuft. Durch die Frage nach dem Erhalt von Schlußstadien rückte in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts die Heterogenität von Ökosystemen in den Blickpunkt (JAX 1994). Wesentliche Aufmerksamkeit wurde dabei auf die Prozesse in Lücken („gaps“) von Waldbeständen und die Umsetzung der Erkenntnisse in Computermodelle (z.B. SHUGART 1984, BORMANN u. LIKENS 1979) gerichtet. Seither ist das veränderliche Geschehen zwischen Sukzession, Retrogression, Regeneration und Störung, zusammengefasst unter dem Oberbegriff „patch-dynamics“, Gegenstand vielfältiger Forschung (PICKETT u. THOMPSON 1978, PICKETT u. WHITE 1985).

Im Kontext der Walddynamik ist die den „patch-dynamics“ unterzuordnende Mosaikzyklus-Theorie wichtig. Sie befasst sich mit der Regeneration von Schlusstadien und kam durch REMMERT (1985, 1988) am Beispiel des Waldökosystems in die Diskussion. Er wies darauf hin, dass die in der Waldökologie bekannten Entwicklungsphasen (Jugendphase, Optimalphase, Altersphase und Zerfallsphase; vgl. LEIBUNDGUT 1959, KORPEL 1995) auf räumlich unterschiedlichen Skalen parallel ablaufen können. Das Ökosystem besteht somit aus einem Mosaik verschiedener Sukzessionsstadien, wobei die Sukzessionen der einzelnen Mosaiksteine in asynchronen Zyklen verlaufen. Störungen, z.B. Lückenschlagen, sind in die Theorie integriert, indem sie die Dimension der einzelnen Mosaiksteine bestimmen.

Im Rahmen von zyklischen Regenerationen werden Störungen als notwendig für den Erhalt des Systems gesehen. Sie wirken stabilisierend auf dessen Dynamik. Dadurch verlieren sie aber ihren wirklich „störenden“ Charakter neben solchen, die tatsächlich verheerende Wirkung haben, wie beispielsweise ein Bergsturz. Diese Problematik führte zu Begriffsdifferenzierungen: die englischsprachige Literatur unterscheidet „disturbance“ als echte Störung von „perturbation“, die Regenerationsprozesse hervorruft und dadurch dem System angehört (PICKETT u. WHITE 1985). REMMERT (1985) trennt exogene, „echte Störungen“ und endogene, „störungähnliche Effekte“, die in die Regenerationszyklen integriert sind. BÖHMER u. RICHTER (1996) und BÖHMER (1997/1999) ergänzen das Begriffspaar durch „inhärente“ Störungen, die zwar nicht aus dem System selbst entstehen, an die es aber angepasst ist – wie z. B. Feuer in borealen Wäldern.

Dass Störung die Vegetationsdynamik entscheidend bestimmt, ist heute unbestritten. Die Definition des Begriffes bleibt aber nach wie vor vielfältig (GRIME 1979, FORMAN u. GRODON 1986, GLENN-LEWIN et al. 1992, Überblick in BÖHMER 1999 und WHITE u. JENTSCH 2000). Hier soll Störung nach WHITE u. JENTSCH (2000) als Ereignis gelten, welches einen Einfluss auf das System hat. Ein wesentliches Kennzeichen ist dabei der in Dauer und Intensität relativ zur Dimension des untersuchten Öko-

systems diskrete Charakter des Ereignisses. Der Relativierung auf die Dimension kommt eine entscheidende Bedeutung zu. Denn in jedem Fall wird Störung an dem Muster gemessen, das sie hervorruft. Ein Muster kann aber nur auf einer spezifischen Maßstabsebene als solches erkannt werden (JAX 1994). So wirken gerade die hier herausgestellten Störungen (Tannensterben als endogene Störung und Feuer als exogene/inhärente Störung) auf sowohl räumlich als auch zeitlich sehr unterschiedlichen Skalen.

Anthropogener Einfluss gilt im oben genannten Sinne nicht immer als Störung. Denn im Gegensatz zu diesen „diskreten“ Ereignissen besteht beispielsweise die Wirkung der jahrhundertelangen Beweidung, ebenso wie ihre heutige Einschränkung, in kontinuierlichen Prozessen: Retrogression und Sukzession – Degradation und Regeneration. Bei der Betrachtung von Störungen darf die (ehemalige) menschliche Nutzung eines Gebietes dennoch nicht unbeachtet bleiben. Dies gilt umso mehr, wenn sie über sehr lange Zeiträume erfolgte und die Möglichkeit besteht, dass dadurch selbst Störungen in ihrem Charakter beeinflusst werden. So zeigt das Wirkungsgefüge des Tannensterbens (siehe 3.3) ein kausales Ineinandergreifen von Störung und kontinuierlichen Prozessen.

## 2 Arbeitsgebiete und Ökologie der bestandsbildenden Baumarten

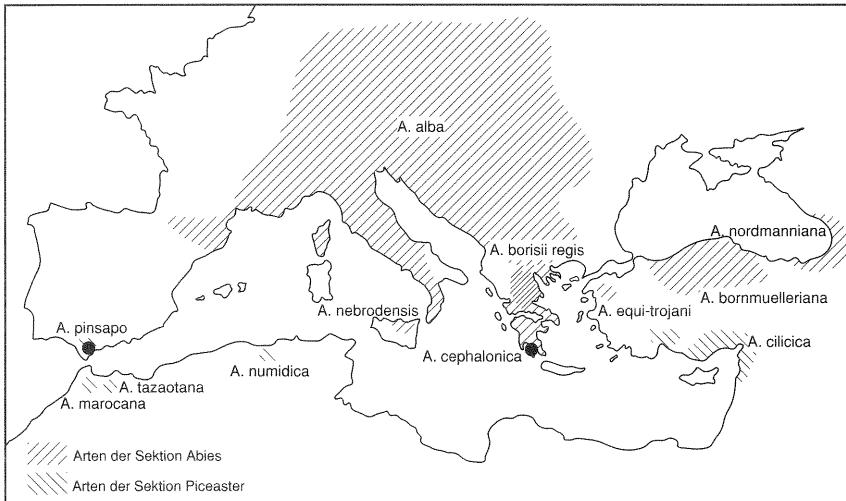


Abb. 1: Lage und Verbreitung der circummediterranen Tannenarten (Schraffur) (nach SCHÜTT 1994, Neuzeichnung), und Lage der beiden Arbeitsgebiete (Punkte)

Abb. 1 zeigt die Lage der Untersuchungsgebiete und stellt einen Bezug zu den Arealen der circummediterran verbreiteten Tannenarten her. Dabei handelt es sich i.d.R. um Gebirgsregionen, die untereinander klimatisch differenzierter sind, als es

ihre gemeinsame Lage im Mittelmeerraum vermuten ließe (vgl. z.B. *DIERCKE Weltatlas*: 116/117 und 220/221). Die ökologischen Anpassungen der mediterranen *Abies*-Arten sind entsprechend unterschiedlich (siehe Abb. 2). Neben dem Klima der Tannenareale ist in diesem Zusammenhang jedoch auch die Florengeschichte der Gattung zu berücksichtigen. Hinsichtlich der genauen phylogenetischen Entwicklung der einzelnen Arten herrscht wissenschaftlich zwar keine Einigkeit, man geht allerdings davon aus, dass bereits im Pliozän und während des Pleistozäns eine Arten-trennung erfolgte (SCHÜTT 1994).

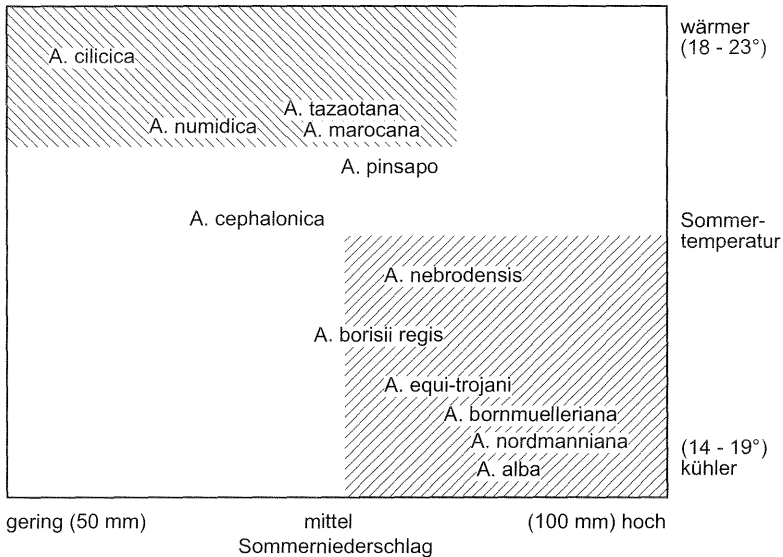


Abb. 2: Klimatische Standortbestimmung (Vegetationszeit) im Areal mediterraner Tannenarten. Aus MAYER (1980), ergänzt

## 2.1 Lage und physisch-geographische Charakteristika

Im äußersten Südwesten der Betischen Kordillere bildet die Sierra de las Nieves bei 36°40' nördl. Breite einen Bestandteil des Höhenkomplexes der Serranía de Ronda. Die Nord-Süd Erstreckung beträgt 9 km, von West nach Ost ist das Gebirge 7 km breit. Ihre höchste Erhebung findet die Sierra im 1919 m hohen Berg Torrecilla. Der geologische Untergrund besteht aus mesozoischen Gesteinen ausschließlich karbonatischer Zusammensetzung: Dolomite, Kalke, Mergel. Unterschiede im Substrat sind geringfügig, da sie nur durch den unterschiedlichen Tonanteil in Mergel-lagen hervorgerufen werden.

Als das südlichste Hochgebirge des griechischen Festlandes erstreckt sich der Taygetos im Süden der Halbinsel Peloponnes über ca. 60 km Länge zwischen 37°20'

und 36°40' nördl. Breite. Die Küste des Messenischen Golfes bildet die westliche, der Eurotasgraben die östliche Begrenzung (Distanz ca. 30 km). Südwestlich der Stadt Sparta erhebt sich der höchste Gipfel des Gebirgszuges (Prophitis Elias, 2407 m), der das südliche Ende einer Kette von weiteren über 2000 m hohen Bergen markiert. Geologisch herrschen Karbonatgesteine (Kalk, Dolomit, Marmor) vor. Daneben bilden aber auch Glimmerschiefer und Phyllite das Anstehende. Wegen wasserstauer Eigenschaften begünstigt ihr Zutagetreten dichten Waldwuchs in besonderem Maße.

Entsprechend ihrer Lage sind die Untersuchungsgebiete einem typisch mediterranen Klimaregime unterworfen. Zwar befindet sich der westliche Mittelmeerraum vornehmlich im Zustrom atlantischer Meeresluft, während der östliche Teil einem größeren Einfluss von Festlandsluftmassen aus Osteuropa und Vorderasien unterliegt, die auch im Winterhalbjahr zyklonale Einflüsse verdrängen können (TOLLNER 1976); an den Grundzügen des Klimas ändert dies allerdings wenig. Wie der Jahresgang von Niederschlags- und Temperaturverteilung zeigt, handelt es sich in beiden Fällen um subtropische, semihumide Winterregengebiete mit heißen, trockenen Sommermonaten (vgl. Abb. 3). Die Jahresniederschlagssummen der beiden Gebiete entsprechen sich weitgehend, größere Abweichungen bestehen bei den Jahresmitteltemperaturen; wohl aufgrund des stärkeren atlantischen Einflusses ist die Sierra de las Nieves wärmer.

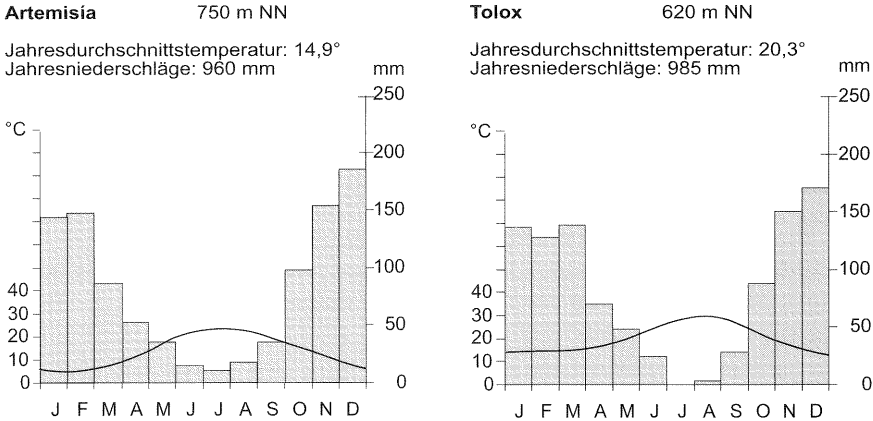


Abb. 3: Klimadiagramme der Arbeitsgebiete im Vergleich. A: „Tolox“ (Sierra de las Nieves; Quelle: Consejera de Medio Ambiente Malaga), B: „Artemisia“ (Taygetos; Quelle: Institute of Mediterranean Forest Ecosystems, Athen)

Hohe Niederschlagsvariabilität, die sowohl im Sommer wie im Winter beträchtliche Abweichungen vom langjährigen Mittel bewirken kann, stellt für beide Gebiete ein bemerkenswertes, ökologisch bedeutsames Charakteristikum dar. In den zurückliegenden Jahrzehnten kam es sogar wiederholt zu regelrechten Dürrejahren.

Das „Olivenklima“ der Tieflagen erfährt mit zunehmender Höhe deutliche Abwandlungen (Zunahme von Bewölkung und Niederschlagsmenge, Temperaturabnahme) hin zu einem Gebirgsklima. Oberhalb von ca. 1300 m Höhe fällt in beiden Gebieten zwischen Dezember und März Schnee. Dem allgemeinen Klimaregime entsprechend, bleiben im Taýgetos die Monate Juli und August aber auch in Hochlagen weitgehend wolken- und niederschlagslos, also überaus strahlungsreich; in der Sierra de las Nieves dagegen bewirkt der atlantische Einfluss (Westwinde) auch im Sommer häufig Wolkenbildung.

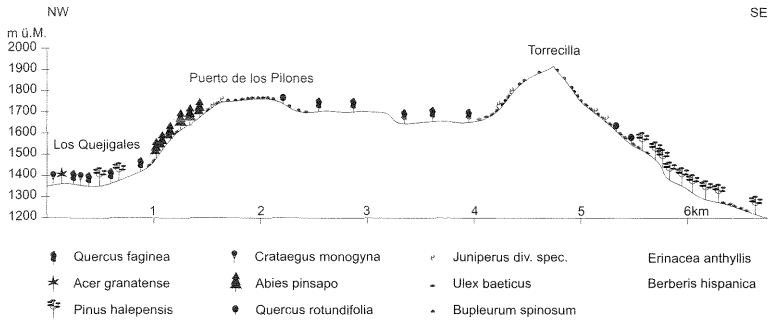


Abb. 4: Verbreitung der dominanten Arten im Vegetationsprofil über die Sierra de las Nieves

Die Tannenstufen der Sierra de las Nieves und des Taýgetos erhalten beide eine mittlere Jahresniederschlagssumme in der Größenordnung von mindestens 1000 mm (untere Verbreitung) bis 1500 mm; hinzu kommt ein schwer quantifizierbarer Feuchtigkeitsgewinn für die Bäume durch Nebelniederschlag und das „Auskämmen“ von Wolken.

Der hypsometrische Wandel der klimaökologischen Verhältnisse hat in beiden Gebirgen eine Höhenstufung der Vegetation zur Folge (siehe Abb. 4 u. 5). Die zu beobachtenden Unterschiede sind Resultat des Ausmaßes anthropogener Einflüsse und der größeren Vertikalerstreckung des Taýgetos, zum großen Teil aber auch Ausdruck der Verschiedenheit west- und ostmediterraner Flora. So sind beispielsweise in der Sierra de las Nieves die natürlichen Formationen auf weiten Flächen zu Strauchformationen (span. „matorrales“) degradiert, in welchen sich *Ulex baeticus* besonders stark ausbreitet. Dieser Ginster, der im Taýgetos nicht beheimatet ist, erlangt somit in Südspanien große Bedeutung in der Vegetationsdynamik. In der meso- und supramediterranen Stufe (zwischen 1000 und 1700 m) kommt es in der Sierra de las Nieves zu einer auffälligen, expositionsbedingten Differenzierung, die im Taýgetos kein Pendant findet: reine Tannenwälder stehen auf den Nordhängen, Kiefernwälder und teilweise unterschiedliche Mischungen aus Eiche, Kiefer und Tanne dagegen auf den Südhängen.

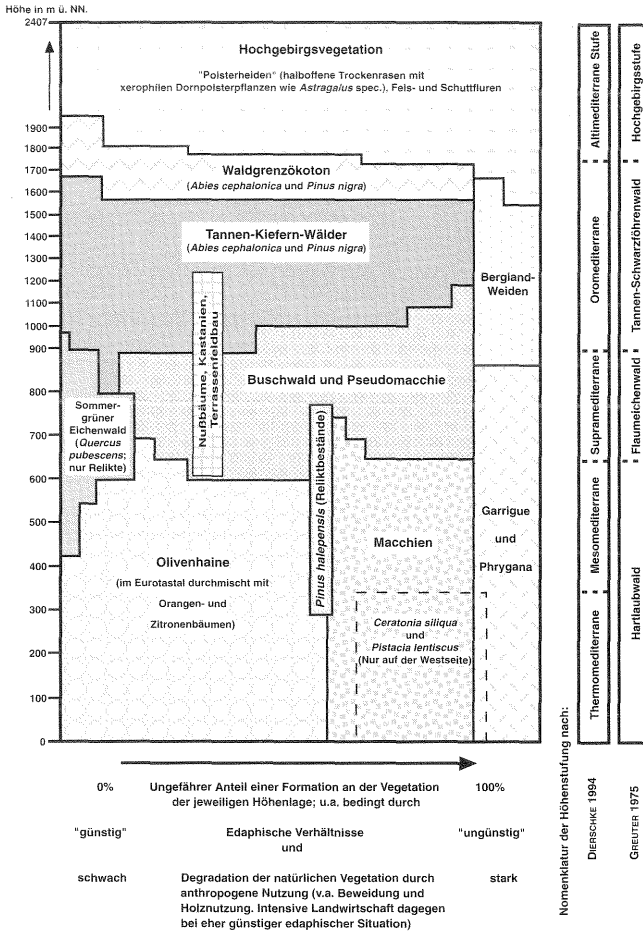


Abb. 5: Höhenstufung der Vegetation im Taygetos

## 2.2 Bestandbildende Baumarten

*Abies pinsapo* Boiss. kommt nur noch in drei sehr kleinen Reliktarealen im Südwesten Spaniens vor: der Sierra de Gracalema (350 ha), dem Pico Reales de Bermeja (50 ha) sowie der Sierra de las Nieves (1200 ha), wo die hier zu Grunde liegenden Untersuchungen durchgeführt wurden. Dort beherrscht sie alle Nordhänge zwischen 1000 m und der Waldgrenze bei etwa 1600 m.

Die fast ausschließliche Konzentration der Tanne auf Nordhänge, mit teilweise scharfen Begrenzungen der Bestände an der Kammlinie, hängt mit ihren hohen Feuchtigkeitsansprüchen zusammen. Da dieses Verbreitungsmuster in ähnlicher

Weise für Gebiete der Gebirgs-Waldsteppe typisch ist, lassen sich zu seiner Erklärung durchaus die Erkenntnisse aus der nordwestlichen Mongolei von TRETER (1996) übertragen: Feuchtigkeit kann demnach für die Pinsapo-Tanne als limitierender Faktor angesehen werden. Somit ist neben den Jahresniederschlägen auch die Intensität und Dauer der sommerlichen Trockenheit von entscheidender Bedeutung. Ferner ist die Schneedecke, die an Nordhängen bis Ende April liegen bleibt, als wesentlicher Faktor einzuschätzen. Durch die verzögerte Ausaperung bleibt die Feuchtigkeit zeitlich über das Niederschlagsmaximum hinaus erhalten und anstatt rasch oberflächlich abzufließen, dringt sie langsam und nachhaltig in den Boden ein.

Bezüglich ihrer Lichtansprüche wird die Pinsapo-Tanne als Schatt- oder Halbschattbaumart eingeordnet (GARCÍA VIÑAS 1994, WENDEL 1991). Das bedeutet, dass sie zur Keimung auf Beschattung angewiesen ist – sei es ihr eigener Schatten, der einer Pionierbaumart oder irgendeines Strauches. Andererseits schreiben schon NEGER (1907), ERN (1966) und MAYER (1975), dass Jungwuchs vorzugsweise in kleinen Lichtungen anzutreffen ist. Die eigenen Untersuchungen bestätigen Aussagen von PALMERO et al. (1997), wonach die Keimung der Pinsapo-Tanne vom Licht unabhängig ist. Entscheidender ist auch hier die ausreichende Feuchtigkeit. Ein geschlossener Bestand kann von Vorteil sein, da der Boden hier weniger schnell austrocknet. Für das Wachstum der Pflanzen ist das Vorhandensein von Licht allerdings von entscheidender Bedeutung. So übersteigt die Mortalität der Keimlinge unter einem Jahr im Unterwuchs eines dichten Bestandes 50%, während sie in einer Bestandslücke unter 20% liegt (PALMERO et al. 1997). Die Altersbestimmung des Jungwuchses anhand der Nodienanzahl ergab, dass unter sehr dichtem Bewuchs (>80% Deckung) ein maximales Alter von 10 Jahren (bei einer durchschnittlichen Länge von 15 cm), unter dichtem Bewuchs (60-80% Deckung) ein maximales Alter von 20 Jahren (durchschnittliche Länge 30 cm) erreicht wird.

Die Bestände sind je nach Störung sehr unterschiedlich strukturiert (vgl. Kap. 4). In dicht wachsenden Bereichen weisen sie fast keinen Unterwuchs auf; nur *Rubia peregrina* und Kleinstindividuen von *Quercus rotundifolia* begleiten sie. Wenn sich die Bestände auflichten, oder Lücken entstehen, treten zahlreiche Sträucher und Zwergsträucher hinzu: u.a. *Ulex baeticus*, *Ononis reuteri*, *Cistus albidus*, *Juniperus oxycedrus* und *Rosa spec.*

Im Taýgetos treten ab ca. 700 m ü.M. die Griechische Tanne (*Abies cephalonica* Loudon) und die Schwarzkiefer (*Pinus nigra* Arnold, auch als *P. nigra* ssp. *pallasiana* bezeichnet) auf. Als einzige bestandsbildende Baumarten beherrschen sie ab 900 m NN die Wälder der oromediterranen Stufe. Sofern das Gelände nicht zu steil und felsig ist, handelt es sich um geschlossene Misch- und Reinbestände. Edaphisch, orographisch und anthropogen bedingt lockern diese nach oben hin auf und bilden bei ca. 1700 -1800 m die obere Waldgrenze.

Hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche und Verhaltensweisen unterscheiden sich die beiden Arten stark. Sie lassen sich folgendermaßen charakterisieren:



*Abies cephalonica* ist ausgesprochen schattentolerant und verjüngt sich am besten in lichtarmen Beständen, was bereits ROTHMALER (1943) auffiel. Trotzdem ist die Tanne auch in der Lage, schrittweise in Freiflächen einzuwandern. Dies ist besonders oberhalb von 1300 m Höhe zu beobachten, wo sie gleichberechtigt mit *Pinus nigra* ehemalige Weideflächen zurückerobert, ohne im Schatten von Altbäumen zu stehen.



Foto 1: Brandfläche im ehemaligen Tannenwald, Sierra de las Nieves (Nordwestflanke)

Bei ungestörter Entwicklung baut *Abies cephalonica* dunkle Wälder auf, in welchen ein relativ kühles und feuchtes Bestandsklima herrscht. Diese Bestände besitzen fast keinen Unterwuchs. Die Strauchschicht wird nahezu ausschließlich von jungen Tannen gebildet. Bis 1200 m NN findet sich darin gelegentlich noch *Quercus coccifera* und auch *Juniperus oxycedrus* (dieser bis zur Waldgrenze). Diese Arten sind jedoch auf ehemaligen Lichtungen aufgewachsen, die von der Tanne wieder geschlossen wurden. In der Krautschicht reiner Tannenbestände leben nur wenige schattenliebende Pflanzen mit hygromorpher Blattkonsistenz (wie z.B. *Cyclamen repandum*).

Epiphytische Flechten an den Bäumen und dicke Moosüberzüge der Steine am Boden des Tannenwaldes belegen, dass sich die Höhenstufe zwischen September und Mai häufig in Wolken befindet. Das ist eine wichtige Tatsache, denn die Wolkenbedeckung schützt die Tannen gleichzeitig vor direkter Sonneneinstrahlung, wodurch die Transpiration der Pflanzen verringert wird.



Foto 2: Blick zur Waldgrenze (knapp 1800 m) am Prophitis Elías (Taýgetos)

Da schattige Tannenbestände bis in die Sommermonate hinein ihr feuchtes Bestandsklima aufrecht erhalten können, kommt es dort nur selten zu natürlichen Feuern. Brennt es aber trotzdem einmal, so fallen die Tannen dem Feuer leicht zum Opfer, denn sie verfügen über keinerlei schützende Anpassung. Weil sie im unteren Stammbereich noch Äste besitzen und ausgetrocknete epiphytische Moose und Flechten leicht entzündlichen Brennstoff darstellen, steigen die Flammen schnell in die Kronen (vgl. KNAPP 1965). Nur selten überleben Altbäume an „glücklich“ gelegenen Standorten (wie an Bachläufen) ein Feuer.

*Pinus nigra* bildet in weiten Teilen des Taýgetos großflächige Bestände. Räumlich eng umrissen, weisen sie meist eine weitgehend einheitliche Altersstruktur auf. Derartige Schwarzkiefernbestände sind somit als das Resultat von Waldbränden zu deuten, denn als typische Pionierbaumart besiedelt *P. nigra* gerne offene Brandflächen.

Die Kiefernwälder sind in ihrem Unterwuchs ebenfalls artenarm, was gleichermaßen auf Lichtmangel wie auf die dicke Nadelstreuauflage des Waldbodens zurückzuführen ist. In der Krautschicht sind Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*) und *Doronicum orientale* die auffälligsten Begleitarten. Eine Strauchschicht ist in geschlossenen Beständen entweder gar nicht vorhanden – oder wird ausschließlich von einwandernden Tannen gebildet, denn als absoluter Lichtkeimer verliert *Pinus nigra* sehr schnell die Fähigkeit, sich im Schatten ihrer eigenen Bestände zu verjüngen.

Die Schwarzkiefer ist außerordentlich trockenresistent und vermag sogar Kalkfelsen erfolgreich zu besiedeln. Da diese aus edaphischen Gründen keinen dichten Baumwuchs zulassen, existieren dort lichte *Pinus nigra*- Bestände, in welche Tannen kaum maßgeblich einwandern können. Dies gilt besonders, wenn periodisch Oberflächenfeuer auftreten. Mit einer Borkenpanzerung von mehreren cm Dicke ist die Kiefer gut vor Schäden durch kleinere Feuer geschützt und man findet auf solchen Standorten leicht bis zu 400 Jahre alte Exemplare. „Solche alten Schwarzföhrenbestände sind zweifellos naturnah und würden auch in der potentiellen Naturlandschaft in ähnlicher Zusammensetzung zu finden sein.“ (HORVAT et al. 1974 : 548).

Obwohl TSOPELAS und KORHONEN (1996) den Wurzelschwamm *Heterobasidion annosum* auch an Stümpfen von *P. nigra* gefunden haben, scheint er (ganz im Gegensatz zu *Abies cephalonica*, siehe 3.2) lebende Bäume dieser Art nur selten abzutöten. Ebensowenig sind die Kiefern von Mistelbefall betroffen. Wohl aber leiden sie unter Nadelverlusten durch den Prozessionsspinner (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.), der in manchen Jahren zu einer regelrechten Plage wird (MARKALAS 1987).

Im Gegensatz zur Tanne lassen sich bei der Schwarzkiefer kaum nachhaltige Schädigungen durch Dürreperioden feststellen. Dabei dürfte die sehr dicke Borke eine wichtige Funktion innehaben, denn die wärmeisolierenden Korkschichten sind ein wirksamer Schutz gegen Transpirationsverluste, wie sie bei erhöhter Sonneneinstrahlung in Trockenjahren drohen (vgl. LYR et al. 1992: 296).

### 3 Ursachen und Antriebskräfte der Walddynamik

#### 3.1 Anthropogene Nutzung

Die anthropogene Nutzung in ihrer ganzen Bandbreite – von Brenn- und Bauholzgewinnung über Beweidung bis hin zu Terrassenfeldbau – hatte in den vergangenen Jahrhunderten einen gravierenden Einfluss auf die mediterranen Bergwaldökosysteme. Durch Bevölkerungsrückgang und Naturschutzvorgaben geht dieser heute zwar deutlich zurück, aber die Nachwirkungen bestimmen noch immer die Strukturen der Wälder.

Über die historische Entwicklung der Sierra de las Nieves ist wenig bekannt. Das sehr kleine, abgelegene Gebiet beinhaltet zwar selbst keine Siedlungen, es wurde aber von den umliegenden Dörfern her beweidet, Holz wurde entnommen und einige Hänge sogar durch Terrassenfeldbau genutzt. Die Köhlerei, die im 18. u. 19. Jahrhundert in der Sierra de las Nieves betrieben wurde, betraf vornehmlich die Eichenbestände (MaB-Unesco 1997). Das weichere Tannenholz war wenig gefragt. Es handelt sich in diesem Falle also um eine einseitige Holzentnahme, die möglicherweise zu einer langfristigen strukturellen Veränderung der Wälder geführt hat. Weit aus zerstörerischer wirkte die Beweidung, die eine Verjüngung der Wälder stark unterdrückte. Nach CMA (1993) waren Anfang des 19. Jahrhunderts 50 000 Schafe und

eine vergleichbare Anzahl von Ziegen allein im Besitz der Stadt Ronda. Die verheerenden Schäden der Waldweide wurden schon 1868 von LAGUNA (zitiert nach CALVENTE, 1994) beklagt. CEBALLOS u. VICIOSO (1933: 66) dramatisieren den Waldzustand geradezu (übersetzt): „Diese schmalen Waldreste, die ein Laie als Vorboten einer die Berge erobernden Vegetation interpretieren könnte, sind in Wirklichkeit die Nachhut eines Heeres auf dem Rückzugsgefecht, geschlagen von den Umweltbedingungen, die sich Dank der Gefräßigkeit einiger Tiere und Begehrlichkeit der Menschen gegen es gewendet haben“.

Aufgrund der dringlichen Appelle der Forstwissenschaftler wurde im 20. Jahrhundert die Beweidung der Sierra de las Nieves nach und nach reduziert und durch die Gründung eines Naturparks 1998 vollständig verboten. Gleichzeitig ging die landwirtschaftliche Nutzung an den Hängen zurück, insbesondere der Weinbau, der Anfang des 20. Jahrhunderts durch eine Reblausplage erschüttert wurde. Durch eine berufliche Umorientierung vom landwirtschaftlichen Gewerbe zur Tourismusbranche an der nahegelegenen Küste kommt es kaum zu Abwanderungen aus den Orten rund um die Sierra de las Nieves.

Die entlegenen Siedlungen im Taýgetos waren während der Türkenherrschaft (1460-1821) regelrechte Rückzugsdörfer. Deren relative Überbevölkerung, v.a. im 18. und frühen 19. Jahrhundert, erforderte eine entsprechend intensive Landnutzung (vgl. RIEDL 1976, HARTLEB 1989, HEMPEL 1992). Mit der Befreiung Griechenlands wurde eine langsame Wende eingeleitet. Das allgemeine Aufblühen der Städte (Neugründung von Sparta 1834 unter bayerischer Regentschaft; vgl. POTYKA 1981) und die Abwanderung in Siedlungen der tiefergelegenen landwirtschaftlichen Gunsträume führte nicht nur im Taýgetos zu ersten Bevölkerungsrückgängen in den Gebirgen (vgl. HEMPEL 1992, LIENAU 1989). Unmittelbar nach dem Ende des Zweiten Weltkrieges kam es im Verlauf des anschließenden Bürgerkrieges (1946-49) zu einer dramatischen Abwanderung aus den Bergdörfern. Nur wenige der Bewohner kehrten zurück, denn ab Beginn der 1950er Jahre setzte eine starke Abwanderung nach Athen und eine Emigrationswelle in die USA, nach Kanada und Australien ein. Eine Vorstellung von der Größenordnung der Bergflucht gibt RIEDL (1976) für die Ortschaft Anavrití (850 m NN); sie soll zur Türkenzeit noch 3000 Einwohner gezählt haben – 1971 waren es dagegen nur noch 159 Personen. Für Koumoustá (700 m NN), ehemals ein Hauptort, nennt HEMPEL (1992) folgende Einwohnerzahlen: 1889:1000, 1928:300, 1961:42, 1981:6.

Seit ca. 50 Jahren kann man also im Taýgetos ein starkes Nachlassen der menschlichen Nutzung feststellen. Wiederbewaldete Feldterrassen und die Rückeroberung ehemaliger Weideflächen durch Kiefern und Tannen sind der Beleg. Zudem konnten seit dieser Zeit gesetzliche Maßnahmen zum Schutz des Waldes (u.a. Verbot von Waldweide) durchgesetzt werden. Auch forstwirtschaftlich unterliegt der südliche und östliche Teil des Taýgetos gegenwärtig keiner Nutzung, was die Hoffnung privater Verbände und der Tourismusbranche nährt, für diese Gebirgsteile den Status eines Nationalparks erwirken zu können.

### 3.2 Tannensterben

Sowohl in der Sierra de las Nieves, als auch im Taýgetosgebirge ist das Absterben zahlloser Tannen unübersehbar. Meist handelt es sich dabei um einen langsamen, Jahre dauernden Prozess, in dessen Verlauf es zu einer deutlichen Kronenverlichtung und einem Absterben „von der Krone her“ kommt, während im unteren Stammbereich noch eine Regeneration durch Ersatztriebe („Wasserreiser“, „Klebäste“; vgl. HARTMANN et al. 1995) erfolgen kann.

Das Kränkeln und Absterben älterer Bäume ist in Mitteleuropa bei *Abies alba* schon seit dem 16. Jahrhundert bekannt (vgl. MAYER 1989: 43). In Griechenland verzeichnen die Forstbehörden das Phänomen seit Ende der 1920er Jahre. Heute sind dort nahezu alle Gebirgswälder mit *A. borisii-regis* und *A. cephalonica* betroffen (eigene Beobachtungen; BROFAS und ECONOMIDOU 1994). Ähnliches gilt für *A. pinsapo* in Spanien. BARBEY (1931) beschreibt sehr ausführlich alle Schädigungen der Pinsapo-Tanne. Da sich bis Mitte des 20. Jahrhunderts die Schadensproblematik der Tannenwälder viel mehr auf die extrem starke Beweidung konzentrierte, wird dem Tannensterben erst in den letzten Jahrzehnten verstärkte Aufmerksamkeit gewidmet (COBOS SUÁREZ 1994).

Ursächlich handelt es sich beim Tannensterben überall um eine Komplexkrankheit, d.h. ein Zusammenwirken vitalitätsmindernder abiotischer und biotischer Faktoren, „(...) wobei die reduzierte Vitalität vor allem auf stark gestörte Wasserversorgung zurückgeht, die vielfältige Sekundärschädigung auslöst.“ (MAYER 1989: 45). Trotz der größeren Trockenresistenz der hier besprochenen mediterranen Tannenarten im Vergleich zu *A. alba* (siehe Abb. 2), muss Trockenstress auch im Mittelmeerraum als eine der Hauptursachen, vielleicht sogar als Primärursache des dortigen Tannensterbens angesehen werden (TSOPELAS u. KORHONEN 1996, TSOPELAS et al. 1996, BROFAS u. ECONOMIDOU 1994, WENDEL 1991).

Abbildung 6 zeigt das Gefüge der in Spanien und Griechenland wirksamen Faktoren. Im Unterschied zu den Verhältnissen in Mitteleuropa, spielen  $\text{SO}_2$ -Immissionen in den nicht industrialisierten Untersuchungsgebieten keine nennenswerte Rolle. Klimatischer Stress verursacht wohl nur in seltenen Fällen und bei extremen Dürreperioden ein unmittelbares Vertrocknen der Bäume. Vielmehr erleidet die Tanne durch Trockenheit Schäden in Form von Feinwurzelverlusten, was wiederum zu verminderter Vitalität führt und den Baum für Schädigungen durch biotische Faktoren prädisponiert (MAYER 1989: 43).

Borkenkäfer spielen dabei sowohl in Spanien als auch in Griechenland eine große Rolle. Als Sekundärschädlinge befallen sie vorrangig bereits gestresste Bäume. Besonders in Folge von Trockenjahren, wenn die Borkenkäferpopulation stark anwächst, können sie zur Hauptursache des Baumsterbens werden. Die Pinsapo-Tannen werden vornehmlich von *Cryphalus numidicus* (Eichh.) heimgesucht, in Griechenland sind verschiedene Arten (v.a. *Cryphalus piceae* (Ratz.), *Phaenops knoteki* (Reitt.),

*Pityokteines spinidens* (Reitt.) und *P. curvidens* (Germ.) beteiligt (COBOS SUÁREZ 1994, KAILIDIS u. MARKALAS 1988, MARKALAS 1991, BROFAS und ECONOMIDOU 1994).

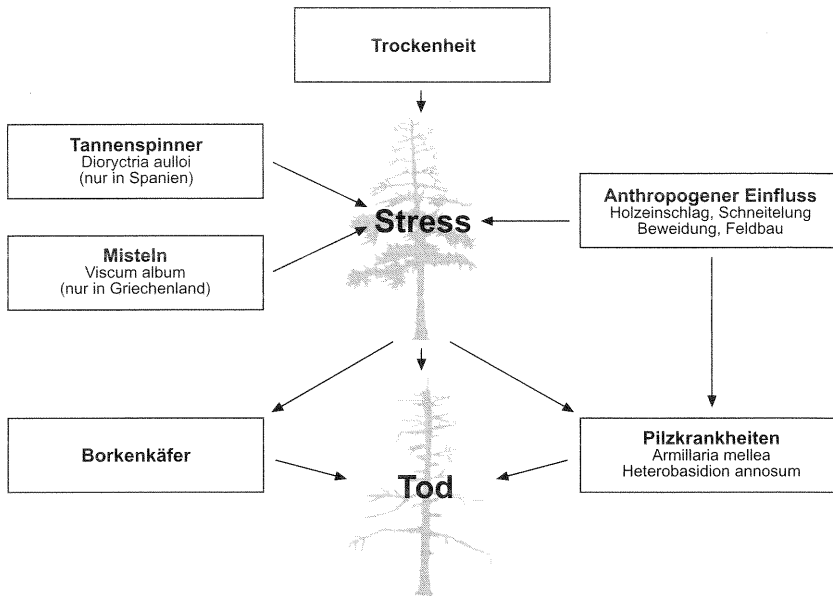


Abb. 6: Schema des Ursachenkomplexes „Tannensterben“ in Spanien und Griechenland

Daneben kommt pathogenen Pilzen in den angesprochenen Gebieten eine nicht zu unterschätzende Bedeutung zu. *Heterobasidion annosum* (Bref.) und *Armillaria mellea* (Kummer) sind sowohl in den Tannenbeständen der Sierra de las Nieves, als auch im Taýgetos nachgewiesen (COBOS SUÁRES 1994, TSOPELAS und KORHONEN 1996, TSOPELAS 1999). Ihre Präsenz und ihr Wirken sind um ein vielfaches höher als es den Anschein hat, denn Symptome werden an den Tannen erst spät sichtbar. Sowohl vereinzelt im Bestand, als auch in kleinen Gruppen von 2-10 Individuen bringt *Armillaria mellea* die Bäume relativ schnell zum Absterben. Der Befall durch *Heterobasidion annosum* führt dagegen meist nur bei älteren Tannen nach langer Krankheit zum Tod. Die schädigende Wirkung dieser wirtschaftlich bedeutendsten Koniferenkrankheit in europäischen Wäldern besteht primär im Verfaulen von Wurzeln und Stammholz (WOODWARD et al. 1998). Lange bevor Äste in auffälliger Weise abgestorben sind, hat die destabilisierende Zerstörung des Wurzelwerkes sehr häufig schon ein Umstürzen des Baumes ausgelöst. Der Befall durch *H. annosum* wirkt aber auch indirekt, denn das geschädigte Wurzelwerk erschwert zuerst die Wasseraufnahme – was sich besonders in Dürre Jahren fatal auswirkt und den Baum wiederum für den Angriff durch Borkenkäfer anfällig macht (TSOPELAS und KORHONEN 1996).

Da sich *H. annosum* über das Wurzelwerk von Baum zu Baum ausbreitet, ist es (in Kombination mit den anderen Faktoren des Tannensterbens) vornehmlich auf sein Wirken zurückzuführen, dass es in beiden Untersuchungsgebieten zur Entstehung von „mortality gaps“ kommt. Diese Lichtungen innerhalb des Tannenwaldes können sehr unterschiedliche Dimensionen einnehmen. Sie reichen von 50-100 m<sup>2</sup> bis hin zu 250 m<sup>2</sup> in Griechenland und sogar 1-2 ha großen Lücken in Spanien. Das Tannensterben stellt also eine bedeutende endogene Störung dar, die das „Lückenschlagen“ von Einzelbäumen beinhaltet, aber im Maßstab weit über dieses hinausgehen kann. Abb. 7 zeigt ein charakteristisches Beispiel.

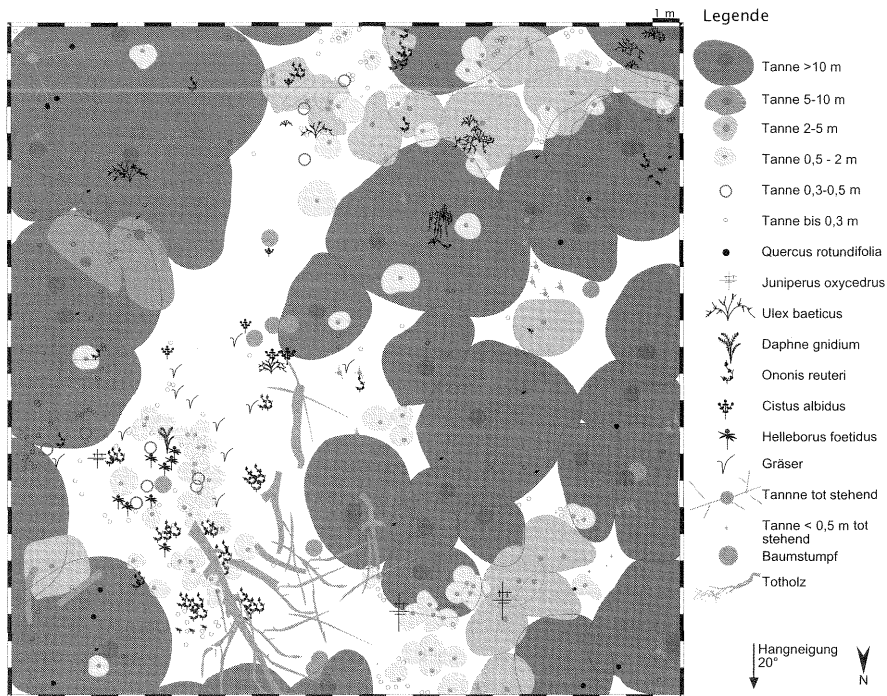


Abb. 7: Exemplarisches Beispiel eines „mortality gap“. Sierra de las Nieves, Pinsapar los Corralones

Im Kontext des Tannensterbens sei noch darauf hingewiesen, dass besonders in der Sierra de las Nieves eine Nutzung der Tannenbestände durch Schneitelung erfolgte – was man noch heute an bizarren Wuchsformen ablesen kann. Die entstehenden Verwundungen haben zweifellos zu einer ständigen Schwächung der Tannen geführt, ihren optimalen Wuchs behindert und sie anfälliger für Krankheiten gemacht (ESCUIN ROYO 1998).

Im Unterschied zur Sierra de las Nieves ist im Taygetos ein auffälliger Mistelbefall der meisten älteren Tannen bemerkenswert. Obwohl wenig Detailliertes über Schäden durch *Viscum album* (L.) bekannt ist, muss angesichts der großen Mengen des Parasiten im Geäst vieler Tannen von einer erheblichen zusätzlichen Stresswirkung auf deren Wasser- und Nährstoffversorgung ausgegangen werden (SCHWERTFEGER 1970).

### 3.3 Feuer

Feuer muss als die großflächigste Störung im ganzen Mittelmeerraum angesehen werden (THIRGOOD 1981). Im Parque Natural Sierra de las Nieves gab es allein in den Jahren 1988-1998 insgesamt 151 Brände (VÉLEZ CAÑADILLAS 1999). Betroffen waren 9029 ha Waldfläche und 4187 ha Mattoral. Als Ursachen werden vorsätzliche Brandstiftung, Fahrlässigkeit, Unfälle und Blitzschlag genannt. Vorsätzlich gelegte Brände spielen mit 88% (bezogen auf die verbrannte Fläche) die größte Rolle. Die Faktoren Brandstiftung und Nachlässigkeit gehen in erster Linie auf Hirten zurück, die durch Brände ihre Weiden zu verbessern suchen. Dem Blitzschlag als einzige natürliche Ursache kommen nur 0,004% zu (VÉLEZ CAÑADILLAS 1999).

In Griechenland deuten die ausgedehnten Schwarzkiefernbestände darauf hin, dass in der Vergangenheit Brände im Bergwald des Taygetos keine Seltenheit waren. Brandverletzungen an den Kiefern selbst belegen sogar eine gewisse Periodizität. Inwieweit die ehemaligen Brandflächen auf anthropogenes Einwirken zurückzuführen sind, ist allerdings ungewiss.

Angesichts des früheren Bevölkerungsreichtums der Bergdörfer und entsprechend intensiver Nutzung der oromediterranen Waldstufe kann man dies jedoch vermuten. Zudem besaß der schwer zugängliche Bergwald ehemals eine wichtige Funktion als Zufluchtsort – sogar noch im Zweiten Weltkrieg. Bei Kampfhandlungen gingen damals einige Waldflächen in Flammen auf. Seitdem kam es für längere Zeit zu keinen größeren Bränden. Staatliche Schutzmaßnahmen und die Entvölkerung der Bergdörfer sind dafür verantwortlich. Erst im Sommer 1998 vernichtete wieder ein gewaltiges, von den Einsatzkräften nicht kontrollierbares Feuer große, forstwirtschaftlich interessante Schwarzkiefern/Tannenbestände nahe des PASSES zwischen Kalamata und Sparta, oberhalb der Ortschaft Artemisia. Als Brandursache wurden defekte Elektrizitätsleitungen festgestellt.

Da sich besonders an Schwarzkiefern häufig Blitzrinnen finden, kann nicht ausgeschlossen werden, dass Brände im Taygetos seit jeher auch auf natürliche Weise entstehen. Angesichts der großen sommerlichen Trockenheit und dichtem Waldwuchs, v.a. in den Phyllit-/Glimmerschieferzonen, kann Blitzschlag durchaus den „zündenden Funken“ zur Vernichtung größerer Waldgebiete liefern. So ist es fraglich, ob *Pinus nigra*-Bestände tatsächlich, wie von HORVAT et al. (1974: 540), als „azonal oder anthropogen“ anzusehen sind. Vor dem Hintergrund ihrer Rolle innerhalb des unten geschilderten Mosaikzyklus, erscheint es eher gerechtfertigt, sie im



Taygetos als zonale Formation einzustufen – zumal die Art überall auf dem Peloponnes deutlich ihre Zugehörigkeit zum oromediterranen Nadelwaldgürtel zu erkennen gibt (vgl. GREUTER 1975)

Wegen ihres relativ feuchten Bestandsklimas sind die Tannenwälder der beiden Untersuchungsgebiete selten der Ursprungsort von Feuern. So entstehen die Brände meist außerhalb der Bestände in den trockenen Kiefernwäldern oder leicht entzündlichen Strauchformationen; schlagen sie auf die Tannenwälder über, verlieren sie häufig an Intensität (VEGA HIDALGO 1998). Die feuchtigkeitsliebenden Tannen sind aber in Griechenland nicht, in Spanien allenfalls in sehr geringem Maße an Brände angepasst. Für *Abies pinsapo* weist VEGA HIDALGO (1998) anhand von Jahresringen eine gewisse Feuerresistenz nach, die aber deutlich hinter der Anpassung von *Pinus pinaster* zurückbleibt. Selbst schwache Feuer haben in den Tannenbeständen eine verheerende Wirkung und lassen nur im günstigsten Falle einzelne alte Baumexemplare als Überreste zurück.

Bei den Forstbehörden beider Länder gilt folglich der Früherkennung von Bränden und Begrenzung der Schäden höchste Priorität. Wichtige Maßnahmen sind der Einsatz von Wachposten, der Ausbau von Forststraßen und die Anlage von Feuer-schneisen. Da die Verbesserung der Forststraßen und der Bau von Picknickplätzen auch zu einer touristischen Erschließung der Wälder geführt hat, stellt diese Entwicklung aber gleichzeitig eine neue, ernstzunehmende Brandgefährdung dar.

## 4 Dynamik der Wälder

Eingangs wurde dargelegt, dass verschiedene Störungen und Einflussfaktoren im jeweiligen Ökosystem vielfältige Strukturen von unterschiedlichem Maßstab hervorrufen. Indem man das bestehende „Jetzt an Heterogenität“ als Folge vergangener Prozesse wahrnimmt, lassen sich die gegenwärtig erkennbaren „patchwork“-strukturen von ihrer räumlichen Ebene auf eine zeitliche verschieben. Unter Berücksichtigung in Frage kommender Störungen, ökosystemtypischer Antriebskräfte und der Ökologie der „relevanten“ Arten kann man versuchen, durch geschickte zeitliche Gruppierung der Strukturen, kausale Zusammenhänge zwischen ihnen herzustellen. Mit dem Ziel, Aufschlüsse über die Regenerationsmechanismen ihrer Bergwälder zu gewinnen, wurde dieser Versuch für die beiden beschriebenen Gebiete unternommen.

Für die Sierra de las Nieves wurde eine Anordnung differenzierbarer Bestandstypen, wie in Abb. 8 dargestellt, vorgenommen. Detaillierte quantitative Strukturanalysen (Bestandsdichte, Wuchshöhe, Menge und Alter des Jungwuchs, Zustand, u.a.) in den Typen, die in der Abbildung schwarz gedruckt sind, bilden die Grundlage. Das Tannenareal ist allerdings zu klein, um für jeden abgrenzbaren Bestands- und Strukturtyp ausreichende Vergleichsmöglichkeiten zu bieten. Hinzu kommt, dass sich häufig innerhalb eines Bestandes verschiedene Prozesse gleichzeitig zu überlagern scheinen. So ist eine Zuordnung der unterschiedlichen „patches“ zu einem bestimmten

Regenerationstypus (z.B. Mosaikzyklus) nicht immer einfach. Zwischenstufen der Sukzession und möglicherweise auch abweichende Sukzessionswege mussten in der Darstellung daher vernachlässigt werden.

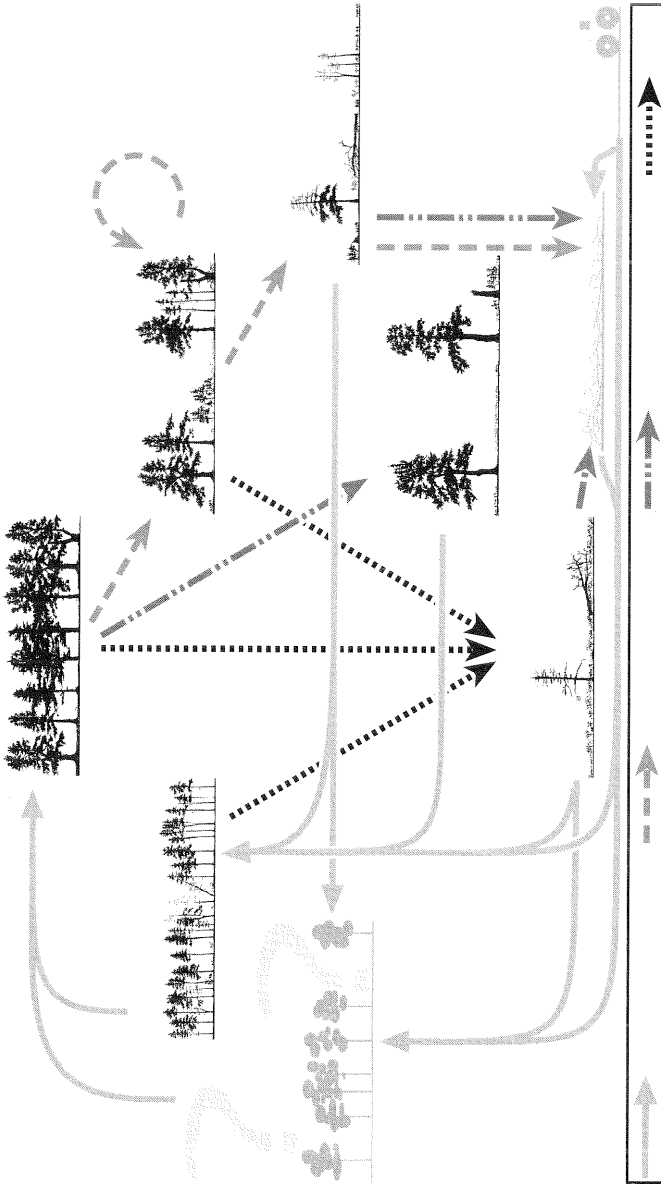


Abb. 8: Modell der Walddynamik nach Störungen in der Sierra de los Nieves

An wenigen Stellen bildet die Pinsapo-Tanne dichte, einschichtige Bestände aus Altbäumen (>150 Jahre) (Typ1). Sie besitzen nur einen äußerst spärlichen Unterwuchs, der vornehmlich aus Tannenkeimlingen und wenig Jungwuchs der Art besteht. Letzterer wächst jedoch nicht bis in die Strauchschicht empor, sondern geht i.d.R. aufgrund von Lichtmangel zugrunde, so dass ein Alter von 20 Jahren kaum überschritten wird. Diese Strukturen können als das Endstadium einer ungestörten Regeneration interpretiert werden. Die Tatsache, dass sie nur kleinflächig verbreitet sind, verdeutlicht die Bedeutung und gleichzeitig auch die Notwendigkeit von Störungen im System.

Größere Flächen nehmen femelartige Bestände ein, die sich aus einem fleckenhaften Mosaik unterschiedlicher Altersstadien zusammensetzen (Typ 2). Kleine bis mittelgroße, durch das Tannensterben verursachte Bestandslücken werden sehr schnell von dichtem Tannenjungwuchs besiedelt. Dieser Mechanismus erklärt die altersmäßig unterschiedlichen Flecken. In dieser Dimension erscheint das Tannensterben als eine inhärente Größe, die einen kleinräumigen Mosaikzyklus ohne Artenwechsel ermöglicht.

Im Gegensatz dazu zeigen große Lücken (1-2 ha), die durch das Tannensterben verstärkt in den letzten Jahren entstanden sind, nur eine spärliche Regeneration (Typ3). Darin sind nur vereinzelt kleine Flecken von Jungwuchs zu finden. Dieser weist ein Alter zwischen 20 und 40 Jahren bei einer Wuchshöhe bis 1 m auf, was den Rückschluss zulässt, dass er sich wohl schon im vorigen Bestand (Typ 2) etabliert hatte. Neue Tannen kommen in diesen Lücken ebenso wenig wie andere Baumarten auf. Da diese großen „mortality gaps“ offenbar ein neues Phänomen darstellen, ist schwer abzuschätzen, welche Entwicklung diese Flächen nehmen werden. Ob es zur Einwanderung von Kiefern, zur Ausbreitung von Gebüschformationen oder einer Regeneration des Tannenwaldes kommen wird, kann zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht erkannt werden. Eine Regeneration des Waldes wird aber zweifellos einen relativ langen Zeitraum einnehmen, bei anhaltender Störung durch das Tannensterben oder Feuereinwirkung möglicherweise ganz unterbleiben.

Dies lässt sich aus der Beobachtung schließen, dass auch auf Brandflächen (Typ4) die Regeneration sehr spärlich ausfällt. Teilweise finden sich hier junge Kiefern, deren Alter dem der Brandfläche entspricht, die also direkt nach dem Feuer gekeimt sind. Anscheinend breiten sich hier sehr dicht wachsende Sträucher, insbesondere *Ulex baeticus*, durchmischt mit *Juniperus oxycedrus*, *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus* u.a. so stark aus, dass Kiefern nicht mehr konkurrieren können. Dies gilt gerade für die Zeit unmittelbar nach einem Brand. Hier sind die Sträucher durch zweierlei Umstände im Vorteil. Zum einen verbreiten sie weit größere Mengen an (kleinen, leichten) Samen als Kiefern; sie können somit den Wettlauf um die initiale Inbesitznahme frischer Brandflächen für sich entscheiden. Zum anderen besitzen sie den Vorteil der „pole position“, da sie aus Wurzelstöcken wieder rasch austreiben können. Wo *Ulex*-Gebüschformationen sich einmal etabliert haben, wer-

den sie also durch Feuereinwirkung in ihrer Existenz eher bestärkt, so wie dies auch für andere mediterrane Buschlandformationen gilt (vgl. DI CASTRI et al. 1981).

Die Niederlage im Konkurrenzkampf gegen *Ulex baeticus* ist somit ein entscheidender Grund für das Fehlen einer Kiefernphase in der Sierra de las Nieves. Die schattentoleranteren Tannen können sich, wenn auch sehr langsam, im Schutz des Ginstergebüsches regenerieren und dieses auf lange Sicht verdrängen. Die Keimlinge finden sich allerdings meist nur in der Nähe von einzelnen alten Überhältern, die den Brand überlebt haben. Möglicherweise erklärt sich dies durch eine eingeschränkte Flugfähigkeit der Tannensamen. Dafür spricht die Beobachtung, dass sie sich beim Herabfallen nicht von ihrer Deckschuppe lösen und folglich relativ schwer sind. Die schnelle Tannenregeneration auf ehemaligen agrarischen Nutzflächen (siehe unten) widerspricht dem allerdings und gibt Rätsel auf. Da in der Sierra de las Nieves keine *Abies*-Bestände auf eindeutig erkennbaren früheren Brandflächen stocken, lassen sich über die weitere Entwicklung dieser Flächen nur Vermutungen anstellen. Es ist durchaus denkbar, dass die wenigen Kiefern zunächst eine Art Pionierphase bilden und allmählich wieder Tannen einwandern. Es könnte aber auch sein, dass sich (bei ausreichend störungsfreiem Zeitraum) die Tanne direkt durchsetzt. Da Flächen, die vor 5, 10 oder 20 Jahren gebrannt haben, noch alle den gleichen dichten Strauchbewuchs aufweisen, ist aber in jedem Fall von einer langsamen Regeneration auszugehen. Angesichts der sehr geringen Größe des Tannenareals, stellen Brände deshalb eine ernste Gefährdung für den Fortbestand der Baumart dar.

Deren Reliktareal in der Sierra de las Nieves hat glücklicherweise in der jüngsten Vergangenheit durch den Rückgang der anthropogenen Nutzung profitiert. Dies sieht man sehr deutlich in Bereichen, die sehr stark und bis zuletzt beweidet wurden. Durch den Verbiss wurde hier die Regeneration vollständig unterdrückt, so dass die Bestände sehr licht und extrem überaltert sind (typischer Zerfallsbestand) (Typ5). Seit die Beweidung durch das Naturparkgesetz (1989) endgültig untersagt ist, kommt es hier zu einer extrem starken Verjüngung, die teilweise dichte Teppiche ausbildet. Auch auf ehemaligen, Anfang des 20. Jahrhunderts aufgegebenen Ackerterrassen, finden sich heute teilweise wieder sehr dichte Tannenwälder (Typ 6). Ähnlich Typ 1 sind sie einschichtig und weisen kaum Unterwuchs auf. Im Gegensatz zu Typ 1 ist ihr Auftreten großflächiger, die Bestandsdichte viel höher und das Baumalter liegt unter 100 Jahren. Auch diese Bestände leiden aber stark unter dem Tannensterben. In Lücken, gleich welchen Ausmaßes, kommt hier allerdings kaum Jungwuchs auf. Es ist also die Frage, ob diese Bestände schon „reif“ genug sind, um wie Typ 2 in einen Mosaikzyklus durch geringfügiges Tannensterben einzutreten. Erstaunlicherweise existieren auf aufgelassenen Ackerflächen auch reine Kiefernwälder. Dies zeigt, dass es in dem Gebiet sowohl der Pinsapo-Tanne, als auch den Kiefern (*Pinus hal-pensis*, *Pinus nigra*) prinzipiell möglich ist, größere Flächen auch in sehr kurzer Zeit zu besiedeln und unterstützt die Annahme, dass Sträucher, die durch Feuer gefördert werden, auf Ackerflächen dagegen zunächst fehlen, das entscheidende Hindernis für die Regeneration beider Baumarten darstellen.

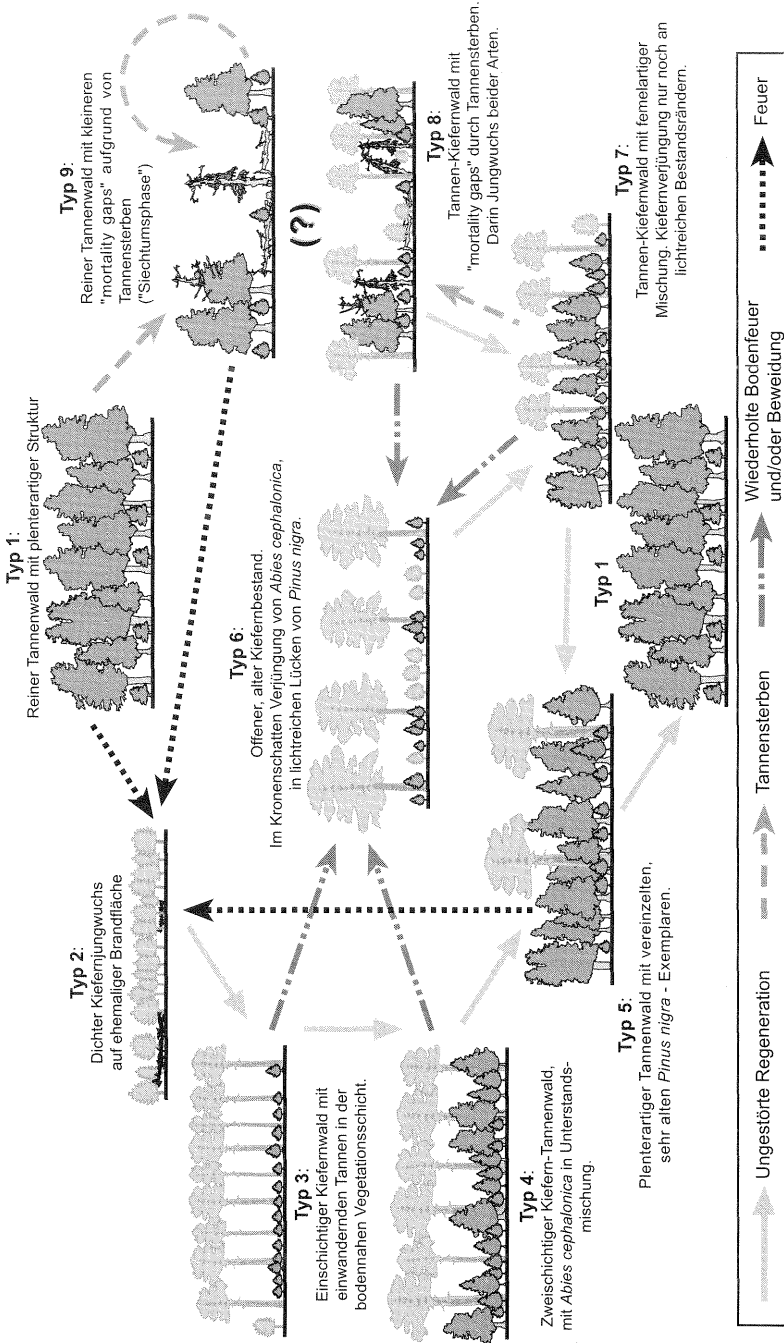


Abb. 9: Modell der Waldregeneration nach Störungen in der Sierra de las Nieves

Im Taýgetos-Bergwald ist Feuer die treibende Kraft eines Mosaikzyklus, der vom Wechselspiel der beiden bestandsbildenden Baumarten geprägt wird. Dabei ist es kaum von Bedeutung, ob die Brände anthropogen oder natürlich verursacht wurden – denn der Tannen-Kiefernwald ist daran angepasst. Oder anders gesagt: anthropogenes Einwirken erhöht zunächst nur die zeitliche Frequenz dieser Störung, der Ablauf der Regenerationsmechanismen bleibt davon jedoch weitestgehend unberührt. Bis zum Überschreiten der Bandbreite erträglicher Frequenz stellt das Feuer somit in jedem Falle eine inhärente Störung (i. S. von BÖHMER und RICHTER 1997) dar.

Ursache dafür ist die „Kiefernphase“, die (im Unterschied zur Sierra de las Nieves) entscheidend zur Regeneration und Erhalt der Tannenbestände des südlichen Peloponnes beiträgt (siehe Abb. 9). Aufgrund der oben geschilderten gegensätzlichen (und somit komplementären!) ökologischen Ansprüche und Verhaltensweisen der bestandsbildenden Baumarten wirkt sich die Präsenz von *P. nigra* für *A. cephalonica* sehr günstig aus, findet diese in der Schwarzkiefer doch einen idealen „Wegbereiter“.

Nach Bränden, die meist zur totalen Vernichtung reiner Tannenbestände (Typ 1) führen, kommt es i.d.R. sehr bald zu einer Besiedelung der Freiflächen durch dichten Kiefernjungwuchs (Typ 2). Die Samen dazu stammen von Kiefern aus benachbarten „patches“ oder einigen wenigen, sehr alten Kiefern innerhalb des Tannenwaldes (Typ 5).

Bei ungestörter Entwicklung wachsen die Kiefern unter gegenseitiger Konkurrenz auf, was zu entsprechender Ausdünnung des Bestandes führt. Neben Konkurrenzfaktoren kann an dieser Stelle das Feuer erneut eine Rolle spielen: kommt es zwischen Typ 3 und Typ 4 zu einem Oberflächenfeuer (etwa durch Brand in einem benachbarten „Mosaikstein“), kann dies einige Individuen des Bestandes durch Verletzung der Borke schädigen – was den Baum für einen Befall durch Krankheiten und Schädlinge anfällig macht.

Im Schatten ihrer eigenen, geschlossenen Bestände (nicht am lichtreichen Rand!) verlieren die Kiefern die Möglichkeit zur Autoregeneration. Beschattung und bessere Bodenfeuchtebedingungen haben ein „Einwandern“ der Tanne aus benachbarten „patches“ zur Folge. Auffällig ist an dieser Stelle, dass der Unterwuchs von Kiefernbeständen oftmals weithin mit jungen Tannen erfüllt ist – ohne dass in näherer Umgebung ein *Abies*-Altbäum vorhanden wäre. Die Flugfähigkeit der Samen von *A. cephalonica* scheint also im Unterschied zu *A. pinsapo* besonders gut zu sein.

Sukzessive etabliert sich unter dem Dach der Kiefern ein in sich plenterartig strukturierter Tannenbestand (Typ 4), bis nur noch einige wenige *Pinus*-Veteranen im Tannenwald die einstige Existenz des Kiefernbestandes belegen (Typ 5). Um zur Phase des reinen Tannenwaldes (Typ 1) zu gelangen, ist nun eine lange störungsfreie Zeit nötig, die unter menschlichem Einfluss nur an wenigen Stellen gegeben scheint.

Neben dieser ungestörten Sukzessionsreihe existieren verschiedene Abwandlungen und Zwischenstadien, die durch Zeitpunkt oder Art der Störung bedingt sind. Unterliegt z.B. Typ 3 oder 4 wiederholten Oberflächenfeuern und/oder starker Beweidung, kann kein Tannenwald aufkommen; es entsteht ein lichter Kiefernbestand (Altbäume sind aufgrund enorm starker Borkenpanzerung immun gegen Oberflächenfeuer). Ziemlich genau im Schatten der Kiefernkronen findet sich Tannen-Jungwuchs, an lichtreichen (trockenen) Stellen stehen dagegen junge Kiefern (Typ 6). Solange starke Beweidung anhält und den Verlauf der Regeneration unterbricht (Verbiss), werden nur einzelne Tannen emporkommen, die Kiefern sich jedoch vermehren (kein Verbiss).

Bei ungestörter Regeneration entsteht ein Tannen-Kiefern-Mischwald (Typ 7), der sich langfristig in Typ 5 verwandelt. Es sei denn, es kommt zum Phänomen des Tannensterbens, das in diesem Fall zur selektiven Abtötung von *Abies*-Altbäumen führt, wodurch die Kiefern erhalten bleiben. Da in den entstehenden Lücken sowohl Tannen als auch Kiefern aufkommen (Typ 8), führt die Entwicklung zurück zu Typ 7.

Trifft das Tannensterben dagegen reine *Abies*-Bestände (Typ 9), werden die entstehenden Lücken nur dann von *P. nigra* besiedelt, wenn sich Kiefern bereits in unmittelbarer Nachbarschaft befinden. Im allgemeinen sind die „mortality gaps“ im Taýgetos aber nicht groß genug, um einen Artenwechsel (und damit Übergang von Typ 9 in Typ 8) herbeizuführen. So finden sich in den Lücken wieder junge Tannen.

Bis diese wieder vom Tannensterben betroffen werden, können einige Jahrzehnte vergehen, was u.a. daran liegt, dass *Heterobasidion annosum*-Befall bei Baumarten mit nicht harzigem Kernholz meist eine Krankheit älterer Entwicklungsphasen darstellt. Sie tritt gewöhnlich erst nach Bildung des Kernholzes auf, d.h. bei Bäumen im Alter von 25-40 Jahren (WOODWARD et al. 1998: 63). Dieser Umstand erklärt, warum der „Mosaikstein“ von Typ 9 in eine Art „Siechtumsphase“ eintritt – bis es zum Brand und damit zu einer Kiefernphase kommt.

Die geschilderten Regenerationsabläufe belegen, dass inhärente Störungen die Stabilität eines Ökosystems fördern und zwar auch dann, wenn die Frequenz dieser Störung durch menschliche Einflüsse erhöht wird, eine gewisse Bandbreite jedoch nicht überschreitet. Ist ein Ökosystem an eine inhärente Störung als auslösendes Element regenerationsfördernder Prozesse angepasst oder sogar davon abhängig, wirkt sich nicht nur eine zu hohe Störungsfrequenz, sondern auch ein zu langes Ausbleiben der Störung unvorteilhaft aus.

Im vorliegenden Fall hieße dies, dass *Pinus nigra* ohne ausreichend häufige Brände langfristig im Bergwald des Taýgetos in weit geringerem Maße vertreten und stärker auf azonale Standorte (trockene, lichte Felsbereiche) beschränkt wäre. Im geschlossenen Wald käme es zur Entwicklung reiner Tannenbestände. Diese sind sowohl durch das Tannensterben als auch durch Brände stärker gefährdet, als es bei einer feuerinduzierten Präsenz von *P. nigra* der Fall ist.

So liefert das Feuer (als inhärente Störung) eine indirekte Erklärung; warum die „mortality gaps“ durch Tannensterben im Taýgetos weitaus kleiner und weniger häufig sind, als in der Sierra de las Nieves. Möglicherweise reduziert die Kiefernphase im Mosaikzyklus die Präsenz von *Heterobasidion annosum*, denn nach WOODWARD et al. (1998: 70) ist eine erfolgreiche Ausrottung der Krankheit in einem Bestand nur durch die Rotation mit einer resistenten Baumart bzw. das Entfernen von Stümpfen (bei forstwirtschaftlicher Nutzung) möglich.

Daneben sind reine Tannenbestände durch größere Brände oder wiederholte Brandereignisse von völliger Vernichtung bedroht. Bei entsprechend geringer Präsenz von *P. nigra* könnten Feuer (evtl. unter Mitwirkung von Erosionsprozessen) also auch im Taýgetos, zumindest theoretisch, eine Ausbreitung von Buschland begünstigen. Das Beispiel der Sierra de las Nieves zeigt, dass die Regeneration der Tannenbestände dadurch gefährdet wird oder zumindest sehr lange störungsfreie Zeiträume erfordert.

Diese Überlegungen führen zu der Frage, warum die Schwarzkiefer in Südpatrien nicht die gleiche Rolle einnimmt, wie in Südgrichenland? Warum führen Brände hier eher zu Strauchformationen, dort zur Ausbildung von Kiefernwäldern? Sind sie in dem einen Gebiet als exogene, im anderen als inhärente Störung anzusehen?

Die thermischen und floristischen Unterschiede der Gebiete bieten eine mögliche Erklärung. Da die Sierra de las Nieves insgesamt höhere Temperaturen aufweist (Abb. 3), gehören die Tannen hier der supramediterranen und nicht, wie in Griechenland, der oromediterranen Höhenstufe an. Sträucher und Gebüsch können ohne besondere Frosthärte in der Tannenzone existieren und Freiflächen (trotz der ausstrahlungsbedingt höheren Frostgefahr) in Besitz nehmen, so dass sie, wie oben beschrieben, in Konkurrenz zu den Kiefern treten.

*Quercus coccifera*, die in Südgrichenland dominierende Art der Macchien und Pseudomacchien, kann nicht in ähnlicher Weise wie *Ulex baeticus* „handeln“. Obwohl die Kermeseiche eine gewisse Frostresistenz besitzt, limitieren die im Mittel kühleren Temperaturen der oromediterranen Stufe des Taýgetos (bzw. regelmäßig eintretende Frostereignisse) das Vorkommen dieser Art auf eine Höhe von ca. 1200 m (-1400 m, an geschützten Standorten). Bereits in Artemisía (759 m) liegt das Temperaturminimum bei  $-11^{\circ}$  (HAGEDORN 1977). Nach HORVAT et al. (1974: 95) erleidet die Kermeseiche schon bei Temperaturen um  $-10^{\circ}\text{C}$  schwere Frostschäden. Ähnliches gilt für andere Gebüsch und Sträucher aus Buschwald und Pseudomacchie der supramediterranen Stufe (wie *Acer sempervirens*, *Spartium junceum*, *Erica arborea*, *Cotinus coggygria*, *Quercus ilex*, *Arbutus andrachne*, *Phyllirea latifolia*). Im Taýgetos werden Freiflächen zwischen 1000 m und 1600 m Höhe vor der Ankunft und Herrschaft der Schwarzkiefer von *Pteridium aquilinum*, *Phlomis fruticosa* und *Genista acanthoclada* (beide bis ca. 1300 m), sowie von Gräsern und trockenresistenten mehrjährigen Kräutern besiedelt. Auf Weideflächen zwischen 1200 m und 1600 m treten stachelige Büsch und kleine Bäume hinzu (wie *Ribes uva-crispa*,



*Prunus*-, *Crataegus*- und *Pyrus*- Arten). Ebenso wie *Juniperus oxycedrus*, bilden sie jedoch keine geschlossenen Bestände und stellen keinerlei Konkurrenz für *Pinus nigra* dar. Ganz im Gegenteil: da Tannen, die innerhalb derartiger Gebüschgruppen aufwachsen, vor Verbiss durch Weidetiere geschützt sind, fördert ihre Existenz eher eine Wiederbewaldung von Freiflächen.

Es ist im Taýgetos also gewissermaßen ein „floristischer Glücksfall“ und Folge des thermisch stärker akzentuierten Gebirgsklimas, dass dort keine Strauchart eine vergleichbar „aggressive“ Rolle wie jene von *Ulex baeticus* in der Sierra de las Nieves einnimmt und die Regeneration des Tannenwaldes beeinflusst.

## 5 Ausblick - Wer ist schuld am Siechtum der Tannenwälder: Mensch oder Klima?

In der vorliegenden Arbeit wurde einmal mehr deutlich, dass die circummediterranen Tannenwälder in der Vergangenheit stark unter der Landnutzung durch den Menschen gelitten haben. Diese ist in den beiden untersuchten Gebieten aber aufgrund staatlicher Schutzmaßnahmen und sozioökonomischer Veränderungen stark eingedämmt worden. Man kann sogar die positive Feststellung treffen, dass die Tannen vielerorts beginnen, ehemalige Bestandslücken zu schließen, landwirtschaftliche Nutzflächen neu zu erobern oder (aufgrund reduzierter Brandhäufigkeit) größere Kiefernwälder in Tannenbestände zu verwandeln (Griechenland).

Gleichzeitig tritt jedoch der Prozess des Tannensterbens immer auffälliger in Erscheinung. Es lässt sich hinsichtlich ihrer Häufigkeit und relativen Bedeutung also eine Verschiebung von exogenen (incl. inhärenten) zu endogenen Störungen („mortality gaps“ durch Tannensterben) feststellen.

Nicht nur im Taýgetos, sondern in allen Gebirgen Griechenlands, in welchen *A. cephalonica* und *A. borisii-regis* verbreitet sind, ist das Tannensterben in mehr oder weniger drastischem Maße zu beobachten. Gleiches gilt für die *A. pinsapo*- Wälder in Südspanien. Da sich das Sterben älterer Bäume aber meist als schleichender Prozess vollzieht und gleichzeitig Verjüngung stattfindet, steht ein schlagartiges Verschwinden der größeren Tannenwälder in naher Zukunft nicht zu befürchten. Sie führen vielmehr eine Art „Siechtum“.

Da es sehr unwahrscheinlich ist, dass jenes Dahinsiechen der Tannenwälder als deren Normalzustand gelten kann, stellt sich die Frage nach der Ursache des Phänomens. Luftverschmutzung kommt in den angesprochenen, nicht industrialisierten Regionen kaum in Betracht. Viel deutet also auf eine Veränderung der Klimaverhältnisse hin.

Möglicherweise verursacht der weltweit zu beobachtende Klimawandel im Mittelmeerraum eine stark erhöhte Niederschlagsvariabilität. Ungewöhnlich trocken ausfallende Jahre oder auch nur Jahresabschnitte (z.B. besonders schneearme Win-

ter oder ein zu trockenem Frühjahr) bedingen Schädigungen und Schwächungen der Bäume durch Trockenstress, was diese wiederum für schädliche biotische Einflüsse anfällig macht. Tatsächlich zeigt das Tannensterben in Griechenland und Spanien einen engen Bezug zu Trockenjahren, in deren Folge es immer wieder zu größeren „Sterbewellen“ in den Beständen kommt (vgl. MARKALAS 1992, BROFAS und ECONOMIDOU 1994, TSOPELAS u. KORHONEN 1996 ).

Aus der vom Potsdam Institut für Klimafolgenforschung (P.I.K. 1998) erstellte Karte (Abb. 10) geht hervor, dass die Niederschläge im Mittelmeerraum in den letzten 50 Jahren nicht nur hinsichtlich ihrer „Verlässlichkeit“, sondern sogar tendenziell abgenommen haben. Setzt sich der dargestellte Trend zukünftig fort, so dürfte die Gattung *Abies* im Mittelmeerraum zusätzlichem ökologischen Stress unterworfen werden.

Im günstigeren Fall würde es dadurch in den mediterranen Tannenarealen langfristig zu einem Baumartenwechsel kommen, der trockenresistentere Gattungen (*Pinus*, *Juniperus*, *Cupressus*) begünstigt (v.a. für Griechenland anzunehmen). Im ungünstigeren Fall könnte es allerdings auch zu einem regelrechten Waldverlust kommen, wenn sich dichte Strauchformationen, wie beispielsweise *Ulex baeticus* in Spanien durchsetzen. Sehr kleine Areale, wie das der Pinsapo-Tanne, scheinen besonders gefährdet, wenn langsame Regenerationszyklen mit den „Sterbewellen“ nicht mehr Schritt halten können.

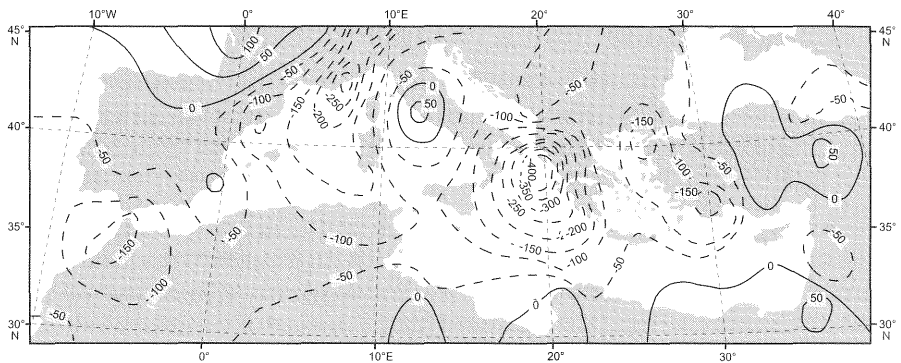


Abb. 10: Niederschlagstrend im Mittelmeerraum von 1951-1993

Wie unter 3.2 bereits erwähnt, spielt das schädliche Wirken des Wurzelschwammes für das Siechtum der Tannenwälder Griechenlands und Spaniens eine große Rolle. Dessen weite Verbreitung ist aber als Folge menschlicher Aktivitäten anzusehen – eine Tatsache, die klar wird, wenn man Infektionsweg und Ausbreitung des Pilzes näher betrachtet (Abb. 11). Daraus geht hervor, dass über Jahrhunderte hinweg durch das Fällen von Bäumen, sowie durch Schneitelung und Verbisschäden die Ausbreitung von *Heterobasidion annosum* stark gefördert wurde. In den mediterranen Wäldern kam es somit zu einer „Verseuchung“ des Wurzelraumes der Tannenbestände.

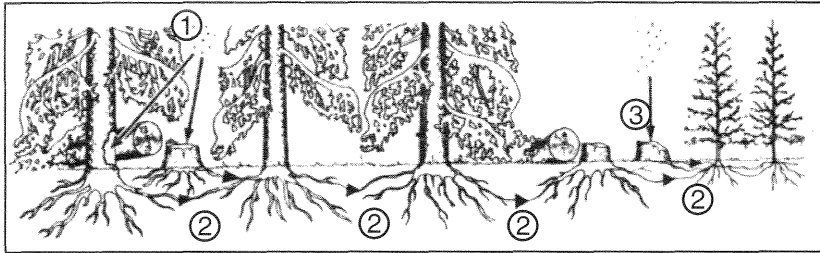


Abb. 11: Verbreitung *Heterobasidion*

Die Standortgeschichte spielt aber noch in weiterer Hinsicht eine große Rolle. So weisen ehemals landwirtschaftlich genutzte Böden (Beweidung, Feldbau) einen geringen Gehalt an natürlichen Antagonisten des Wurzelschwammes (z.B. *Penicillium* - oder *Trichoderma*- Arten) auf (vgl. CARPETTI u. MUGNAI 1989). Die Ausbildung eines oberflächlichen Wurzelsystems nach Wiederbewaldung der verdichteten Böden dieser Standorte (Folge: Erhöhung der Wurzelkontakte und damit der vegetativen Ausbreitung des Pilzes von Baum zu Baum), sowie häufige Verletzungen von Bäumen und ihren Wurzeln durch Weidetiere sind zusätzliche Aspekte, welche die Bedeutung ehemaliger oder aktueller anthropogener Einflüsse unterstreichen WOODWARD et al. (1998).

Zusammenfassend ist gegenwärtig festzustellen, dass Siechtum und Sterben der Tannen in Griechenland und Spanien sowohl auf klimatische Einflüsse, als auch auf (direkte und indirekte) anthropogene Einwirkungen (z.B. Ausbreitung von *Heterobasidion annosum* oder weidebedingte Bestandsüberalterung) zurückzuführen sind.

Da aber ein entscheidendes Mitwirken klimatischer Einflüsse beim Tannensterben in den beiden untersuchten Gebieten außer Frage steht, spricht viel dafür, dass die Tanne im Mittelmeerraum gut als Phytoindikator im Rahmen der Klimafolgenforschung geeignet ist. Ein Vergleich der aktuellen ökologischen Situation aller um das Mittelmeer verbreiteten Tannenvorkommen würde zweifellos aufschlussreiche Informationen zu diesem Thema erbringen. Durch eine Beleuchtung der Regenerationsmechanismen, floristischen und klimatischen Gegebenheiten, der Standortgeschichte und aktuellen Landnutzung könnten z.B. Erkenntnisse darüber erlangt werden, ob besonders kleine Areale (wie etwa jene in Nordafrika, Sizilien, Südspanien, Türkei, siehe Abb. 1) bereits das Resultat einer Aridisierung des Mittelmeerraumes widerspiegeln – und ähnliches jenen Tannenarten mit gegenwärtig größeren Arealen bevorsteht. Vor dem Hintergrund der stark unterschiedlichen sozioökonomischen Situation der Mittelmeer-Anrainerstaaten (z.B. Unterschiede EU zu Nicht-EU Staaten) wird die Frage nach der Bedeutung direkter oder indirekter anthropogener Schädigungen der Tannenbestände ebenfalls zu berücksichtigen sein.

Als praktischer Nutzen aus einem derartigen Vergleich ließen sich Empfehlungen zum Schutz und langfristigen Erhalt der circummediterranen Tannenwälder

ableiten. Beispielsweise könnte aus der Kenntnis von Regenerationsmechanismen und Konkurrenzverhalten der Arten eingeschätzt werden, ob eine positive Interaktion zwischen Tannen und Kiefern, wie in Griechenland beschrieben, auch auf andere Gebiete übertragbar ist und durch forstliche Maßnahmen angeregt werden kann. In Spanien werden aktuell Versuche in dieser Richtung durchgeführt (CALVENTE 1996). So mag es hoffnungsvoll stimmen, dass neben der Nutzungsrücknahme, die jetzt schon Erfolge zeitigt, ein weiterer Schritt zum Erhalt der Tannenwälder eingeleitet wird.

## Literatur

- ASSENSI, A. u. RIVAS MARTINEZ, S. 1976: Contribución al conocimiento fitosociológico de los pinsapares de la Serranía de Ronda. In: Anal. Inst. Bot. Cavanilles 33: 239-247.
- BARBEY, A. 1931: A travers les Foret de Pinsapo d'Andalousie. Span. Ausgabe (CMA 1995): A través de los bosques de pinsapo. Mit Vorwort von Rubio Recio, M.; Málaga.
- BLOCK, M. 2000: Strukturen der Tannenwälder in der Sierra de las Nieves – Spuren dynamischer Prozesse. Unveröffentl. Diplomarbeit Erlangen.
- BÖHMER, H. J. 1997: Zur Problematik des Mosaik-Zyklus-Begriffs. In: Natur und Landschaft 72/ 7,8: 333-338.
- BÖHMER, H.J. 1999: Vegetationsdynamik im Hochgebirge unter dem Einfluß natürlicher Störungen. Dissertationes Botanicae 311; Berlin, Stuttgart.
- BÖHMER, H. J. und RICHTER, M. 1996: Regeneration – Versuch einer Typisierung und zonalen Ordnung. In: Geographische Rundschau 48/11: 626-632.
- BORMANN, F. und LIKENS, G. 1979: Pattern and Processes in a Forested Ecosystem. New York, Heidelberg, Berlin.
- BRANDES, R. 1998: Vegetation und Waldgrenze des Taygetosgebirges (Süd-Griechenland). Unveröffentl. Diplomarbeit Erlangen.
- BRUFAS, G. und ECONOMIDOU, E. 1994: Le dépérissement du Sapin du Mont Parnasse (Grèce). Le rôle des conditions climatiques et écologiques. In: Ecologia Mediterranea 20/ 1,2: 1-8.
- CALVENTE, M. 1994: Los Pinsapos Malagueños en el Recuerdo. In: SÁNCHEZ GARCÍA (Coord.): Gestión y conservación de los pinsapares andaluces: 77-91.
- CALVENTE, M. 1996: Repoblaciones y trabajos de regeneración en el pinsapar de la Sierra de las Nieves (Málaga). Unveröffentl. Manuskript.
- CAPRETTI, P. und MUGNAI, L. 1989: Saprophytic growth of *Heterobasidion annosum* on Silver-fir logs interred in different types of forest soil. In: Eur. J. For. Path. 19: 257-262.
- CEBALLOS, L. u. VICIOSO, C. 1933: Estudio sobre la vegetación y la flora forestal de la provincia de Málaga. Madrid.
- CMA (= *Consejería de Medio Ambiente*) (Hg.) 1993: Parque Natural Sierra de las Nieves, Avance de planificación. Unveröffentl.

- COBOS SUÁREZ, J. 1994: Estado fitosanitario de los pinsapares andaluces. In: SÁNCHEZ GARCÍA (Coord.): Gestión y conservación de los pinsapares andaluces. S. 35-41.
- DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. und SPECHT, R.L. (Hg.) 1981: Mediterranean-type shrublands. Amsterdam.
- DIERCKE Weltatlas 1991, Westermann Verlag, Braunschweig.
- DIERSCHKE, H. 1994: Pflanzensoziologie. Stuttgart.
- ERN, H. 1966: Die dreidimensionale Anordnung der Gebirgsvegetation auf der Iberischen Halbinsel – Eine geographisch-ökologische Fallstudie. In: Bonner Geographische Abhandlungen 37.
- ESCUIN ROYO 1998: Estudio de la regeneración de Abies pinsapo tras cortas fitosanitarias en el Parque Natural Sierra de las Nieves (Málaga). Proyecto fin de Carrera, Córdoba, unveröffentl.
- FORMAN, R. und GORDON, M. 1986: Landscape Ecology. New York.
- GLENN-LEWIN, D., PEET, R. und VELEN, T. (Hg.) 1992: Plant Succession – theory and prediction. Population and Community Biology Series 11. London.
- GREUTER, W. 1975: Die Insel Kreta – eine geobotanische Skizze. In: DAVIS, S. und LANDOLT, E. (Hg.) 1975: Zur Vegetation und Flora von Griechenland, Bd. 1: 141-197. Zürich.
- GRIME, J. 1979: Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester.
- HAGEDORN, J. 1977: Probleme der periglazialen Höhenstufung in Griechenland. In: Poser, H. (Hg.) 1977: Formen, Formengesellschaften und Untergrenzen in den heutigen periglazialen Höhenstufen der Hochgebirge Europas und Afrikas zwischen Arktis und Äquator. Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften in Göttingen 31: 223-236.
- HARTLEB, P. 1989: Die Messenische Mani. Eine Studie zum Wandel der in der Peripherie Griechenlands. Abhandlungen Anthropogeographie 45, Institut für geographische Wissenschaften, F.U. Berlin.
- HARTMANN, G., NIENHAUS, F. und BUTIN, H. 1995: Farbatlas Waldschäden. Diagnose von Baumkrankheiten. Stuttgart.
- HEMPEL, L. 1992: Natürliche Höhenstufen und Siedelplätze in griechischen Hochgebirgen. Ber. AG. Entwicklungsforschung 21, Münster.
- HORVAT, I., GLAVAC, V. und ELLENBERG, H. 1974: Vegetation Südosteuropas. Stuttgart.
- JAX, K. 1994: Mosaik-Zyklus und Patch-dynamics: Synonyme oder verschiedene Konzepte. Eine Einladung zur Diskussion. In: Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 3: 107-112
- KAILIDIS, D. und MARKALAS, S. 1988: Dürreperioden in Zusammenhang mit sekundärem Absterben und Massenvermehrung rindenbrütender Insekten in den Wäldern Griechenlands. In: Anz. Schädlingsskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz 61: 25-30.
- KIMMINS, J. 1997: Forest Ecology – A Foundation for Sustainable Management. 2. Aufl. New Jersey.
- KNAPP, R. 1982: Struktur und Dynamik in Wäldern verschiedener Klimazonen im Zusammenhang mit Vorgängen der Regeneration und Fluktuation. In: DIERSCHKE, H. (Hg.) Struktur und Dynamik von Wäldern, Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, Vaduz.
- KNAPP, R. (1965): Die Vegetation von Kephallinia, Griechenland, Koenigstein.

- KORPEL', S. 1995: Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Jena, New York.
- LEIBUNDGUT, H. 1959: Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. In: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 3: 111-124.
- LEIBUNDGUT, H. 1984: Die natürliche Waldverjüngung. 2. Überarb. Aufl., Bern, Stuttgart
- LIENAU, C. 1989: Griechenland – Geographie eines Staates der europäischen Südperipherie. Darmstadt.
- LYR, H., FIEDLER, H.J. und TRANQUILLINI, W. (Hg.) 1992: Physiologie und Ökologie der Gehölze. Stuttgart.
- MaB-Unesco* 1997: Reserva de la Biosfera Sierra de las Nieves y su eterno. Málaga.
- MARKALAS, S. 1987: Der Befall von – auf Terrassen angelegten – Kiefernauflorstungen durch den Prozessionsspinner (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). In: Forstarchiv 58/5: 205-207.
- MARKALAS, S. 1992: Site and stand factors related to mortality rate in a fir forest after combined incidence of drought and insect attack. In: Forest Ecology and Management 47: 367-374.
- MAYER, H. 1980: Mediterran-montane Tannenarten und ihre Bedeutung für Anbauversuche in Mitteleuropa. In: Symposiumsbericht des 3. Tannensymposiums Wien: 30-54.
- MAYER, H. 1975: Die Tanne – ein unentbehrlicher ökologischen Stabilisator des Gebirgswaldes. München.
- MAYER, H. 1989: Aktuelle Gefährdungen der mitteleuropäischen Wälder. In: FRANZ, H. (Hg.) 1989: Die Bedrohung der Wälder: 41-111. Wien.
- NEGER 1907: Die Pinsapowälder in Südspanien. In: Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft 5/ 8: 286-403, Stuttgart.
- PALMERO, M. et al. 1997: Biología del pinsapo. Sevilla.
- PICKETT, S. u. WHITE, P. (Hg.) 1985: The ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Orlando.
- PICKETT, S. und THOMPSON, P. 1978: Patch dynamics and the design of nature reserves. Biol. Conserv. 13: 27-37.
- Potsdam Institut für Klimafolgenforschung (P.I.K.)* 1998: Zweijahresbericht 1996/97. Potsdam.
- POTYKA, J. 1981: Die Stadt Sparta. Arbeiten aus dem Institut für Geogr. Salzburg 8: 161-223.
- REMMERT, H. 1985: Was geschieht im Klimax-Stadium? Naturwissenschaften 72: 505-512.
- REMMERT, H. 1988: Wie verjüngt sich ein Urwald? In: Alma mater philippina, WS 87/88: 4-7.
- RIEDL, H. 1976: Beiträge zur regionalen Geographie des Beckens von Sparta und seiner Nachbarräume unter besonderer Berücksichtigung der geomorphologischen Verhältnisse. In: RIEDL, H. (Hg.) 1976: Beiträge zur Landeskunde von Griechenland. Arbeiten aus dem Institut für Geogr. Salzburg 6: 285-409.
- ROTHMALER, W. 1943: Die Waldverhältnisse im Peloponnes. In: Intersylva (Zeitschrift der internationalen Forstzentrale, 3: 329-342.
- SCHÜTT, P. 1994: Tannenarten Europas und Kleinasien. Landsberg.
- SCHWERDTFEGGER, F. 1970: Die Waldkrankheiten. 3. neubearb. Aufl., Hamburg.

- SHUGART, H. 1984: A Theory of Forest Dynamics – The Ecological Implications of Forest Succession Models. New York, Berlin, Heidelberg .
- THIRGOOD, J. 1981: Man and Mediterranean Forest – A history of resource depletion. London
- TOLLNER, H. 1976: Zum Klima von Griechenland. In: RIEDL, H. (Hg.) 1976: Beiträge zur Landeskunde von Griechenland. Arbeiten aus dem Institut für Geogr. Salzburg: 6: 267-281.
- TRETER, U. 1996: Gebirgs-Waldsteppe in der Mongolei – Exposition als Standortfaktor. In: Geographische Rundschau 48 H11: 655-661.
- TSOPELAS, P. 1999: Distribution and ecology of *Armillaria* species in Greece. In Eur. J. For. Path. 29: 103-116.
- TSOPELAS, P. und KORHONEN, K. 1996: Host and distribution of the insterility groups of *Heterobasidion annosum* in the highlands of Greece. In: Eur. J. For. Path, 26: 4-11.
- TSOPELAS, P., XENOPOULOS, S. und VELISSARIOU, D. 1996: Factors effecting tree mortality in the natural fir-forests of Greece. Unveröffentlichte, einseitige Zusammenfassung in Vorbereitung auf einen Vortrag.
- VEGA HIDALGO, J. 1997: Historia del Fuego de *Pinus pinaster* y *Abies pinsapo* en la Cara Norte de Sierra Bermaja (Málaga): 1817-1997. Unveröffentl. Manuskript; Xunta de Galicia, Centro de investigaciones forestales.
- VELEZ CAÑADILLAS, C. 1999: Elaboración del Plan de Defensa contra los Incendios Forestales en la Comarca de la Sierra de las Nieves (Málaga). Proyecto fin de Carrera Córdoba, unveröffentl.
- WENDL, P. 1991: Ökologische Untersuchungen der Pinsapo-Tanne (*Abies pinsapo* BOISS.) in der Sierra de las Nieves (Málaga). Unveröffentlichte Diplomarbeit, Saarbrücken.
- WHITE, PS. u. JENTSCH, A. 2000: The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. In: Progress in Botany. Berlin, Heidelberg.
- WOODWARD, S., STENLID, J., KARJALAINEN, R. und HÜTTERMANN, A. (Hg.) 1998: *Heterobasidion annosum*: Biology, Ecology, Impact and Control. Cambridge.

