

2.2 Totholz: Quantitative und qualitative Voraussetzungen für die Erhaltung der biologischen Vielfalt von Xylobionten

Thibault Lachat, Christophe Bouget, Rita Bütler und Jörg Müller

► *Totholz spielt nicht nur für die Erhaltung totholzbewohnender Arten eine wichtige Rolle, sondern wirkt auch bei der Kohlenstoffbindung, Nährstoffversorgung und natürlichen Waldverjüngung mit und dient dem Schutz gegen Steinschlag.*

In den vergangenen Jahrzehnten ist das Bewusstsein für die Bedeutung von Totholz in Waldökosystemen deutlich gewachsen. Heute gilt Totholz nicht nur als Schlüsselement für xylobionte oder saproxyliche Arten (Arten, die mit Zersetzungsprozessen an lebenden und toten Bäumen in Verbindung stehen); man weiß inzwischen auch, dass ihm eine wichtige Funktion bei der Kohlenstoffbindung, Nährstoffversorgung und Wasserrückhaltung zukommt. Möglicherweise fördert es auch die natürliche Verjüngung, insbesondere in Bergwäldern mit mehrjährigen Grasarten. Hinzu kommt, dass Totholz als Schutz gegen Steinschlag an steilen Hängen dienen kann und andere wichtige Ökosysteme bereichert, wie Flüsse und Seen mit Laichplätzen. In diesem Kapitel möchten wir Totholz als Lebensraum oder als Substrat für vielfältige Totholzbewohner innerhalb des Ökosystems Wald näher beleuchten.

Zwar ist die Datenlage noch lückenhaft, doch herrscht weitgehend Übereinstimmung darüber, dass um 1900 in den mitteleuropäischen Wäldern nur wenig Totholz vorhanden war, diente Brennholz doch als wichtigste Quelle für Primärenergie. Totholzvorkommen gab es zum damaligen Zeitpunkt in Weidewäldern mit ihren Baumveteranen oder in Form von Baumstümpfen in Niederwäldern. Als Kohle gegen 1910 zum wichtigsten Energieträger wurde, änderte sich die Situation. Nach Ende des Zweiten Weltkriegs stiegen die Totholzvorräte in den Wäldern infolge einer weniger intensiven Bewirtschaftung der Wälder und geringerem Bedarf an Brennholz wieder an (Speight 1989). Seit 1990 wird insgesamt ein höheres Totholzvolumen verzeichnet (basierend auf den in den Wäldern Europas gewonnenen Daten) (FOREST EUROPE 2011). Das mag einerseits daran liegen, dass nachhaltige Waldbewirtschaftungsgrundsätze in immer höherem Maß umgesetzt werden, aber auch an schweren Sturmereignissen (Priewasser et al. 2013). Im Umkehrschluss bedeutet das aber auch, dass die Totholzmenge in den modernen Wäldern höher ist als vor 100 Jahren.

Forstleute stellen oft die Frage: „Wie viel Totholz und in welcher Qualität ist erforderlich, um die Artenvielfalt der Totholzbewohner zu erhalten?“ Die beste Antwort ist meist: das hängt von den Erhaltungszielen oder den anvisierten Arten ab. Da die verschiedenen Arten in den unterschiedlichen Waldtypen vielfältigste Anforderungen an ihre Habitate stellen, ist es höchst unwahrscheinlich, dass jemals einfache Totholzziele identifiziert werden können, die

das Überleben sämtlicher xylobionter Artengemeinschaften möglich machen (Ranius und Jonsson 2007). Die Ergebnisse wissenschaftlicher Arbeiten aus den vergangenen Jahren legen nahe, dass bestimmte ökologische Schwellenwerte den Erhalt eines gewissen Umfangs an totholzbesiedelnden Arten ermöglichen.

► *Das Überleben von Totholzbewohnern hängt nicht nur von der Menge des vorhandenen Totholzes ab, sondern auch von dessen Eigenschaften wie Baumart, Dimension oder Zerfallsstadium. Allerdings ist das Vorkommen einer bestimmten Art kein Garant für gute Lebensraumbedingungen. Es kann sich dabei auch um den Restbestand aus einer Zeit handeln, in der ein Habitat noch zahlreich vorhanden war.*

Alt- und totholzabhängige Arten sind an das Leben in einem dynamischen Lebensraum angepasst. Dazu zählt auch Totholz, dessen physikalische und chemische Merkmale sich im Lauf der Zeit verändern. Im Sinne des Erhalts einer lokalen Population müssen Xylobionten folglich in der Lage sein, zum richtigen Zeitpunkt neue geeignete Lebensräume besiedeln zu können. Abhängig von ihrer Ökologie und ihren Habitatanforderungen müssen einige Totholzbewohner bereits nach wenigen Monaten in neue Lebensräume umsiedeln (z. B. solche, die frisches Totholz oder kleine Äste bewohnen), wohingegen andere Arten jahrzehntelang ihre Population in einer Mulmhöhle erhalten können, wie beispielsweise der Eremit (*Osmoderma eremita*). Erweist sich die Dichte eines potentiellen Habitats aufgrund unzureichender Totholzmengen oder ungeeigneter Habitatstrukturen (z. B. fehlende große Totholzstämmen in fortgeschrittenen Zerfallsstadien) als zu gering, kann die Besiedlung neuer Bäume nicht verhindern, dass die Population an anderer Stelle lokal ausstirbt. Das Überleben von Totholzbewohnern hängt nicht nur von der Menge des vorhandenen Totholzes ab, sondern auch von dessen Qualität. Bei Arten mit engen ökologischen Nischen (Spezialisten) und/oder Arten mit eingeschränkten Verbreitungsfähigkeiten liegt der Schwellenwert für das Aussterben meist niedriger (Müller und Bütler 2010). Der Schwellenwert, ab dem eine Art als vom Aussterben bedroht gilt, bezieht sich auf die Mindestgröße eines für die Art geeigneten Lebensraums. Sinkt die Population unter den Schwellenwert, stirbt sie aus; nur oberhalb dieses Schwellenwerts bleibt sie bestehen. Wird ein Lebensraum zerstört oder fehlt lokal geeigneter Lebensraum, verschwinden die meisten der auf dieses Habitat angewiesenen Arten nicht umgehend. Nach Tilman et al. (1994) erlöschen Populationen nach der Zerstörung ihres Habitats nicht sofort, sondern erst im Laufe der Zeit. Dies wird als „Aussterbeschuld“ bezeichnet. Anders gesagt überlebt eine solche Art als „lebender Toter“ noch längere Zeit in einem Ökosystem, das langfristig nicht mehr für sie geeignet sein wird. Bestimmte vorhandene Arten können somit die letzten verbliebenen Exemplare eines früheren Lebensraums sein. Die Verbreitung der mit kurzlebigen Habitaten wie Totholz assoziierten Arten ist noch nicht umfassend erforscht. Telemetrieuntersuchungen beim Eremiten haben gezeigt, dass mit steigender Zahl der erfassten Tiere auch die gemessenen Wanderdistanzen einzelner beobachteter Arten gestiegen sind (Dubois und Vignon 2008). Allerdings muss berücksichtigt werden, dass wenige Exemplare ausreichen, um langfristig einen neuen Waldbestand zu besiedeln. Derartige Einzelereignisse sind allerdings nur schwer zu verfolgen.

Auf Bestandsebene führt ein großer Totholzanteil unter natürlichen Bedingungen nicht nur zu einer größeren Vielfalt an Substraten (z. B. verfügt ein ganzer Baumstamm in unterschiedlichen Abschnitten über verschiedene Durchmesser), sondern dahingehend auch zu einem besonders großen Oberflächenbereich. Nach dem Konzept der Inseltheorie (MacArthur und

Wilson 1967) kann man in Stichprobeneinheiten mit größeren Oberflächen einen höheren Artenreichtum erwarten. Bestände mit großen Totholz mengen werden demnach im Allgemeinen mehr totholzbewohnende Arten beherbergen als solche mit geringem Totholz vorkommen.

Zwar ist dieses Beziehungsverhältnis zwischen Artenzahlen und Totholzmenge für boreale Wälder bekannt und belegt (Martikainen et al. 2000), doch für die gemäßigten Wälder Mitteleuropas sind die Aussagen weniger eindeutig. In den wärmeren gemäßigten Wäldern scheinen noch weitere Faktoren auf die xylobionten Artengemeinschaften einzuwirken. Auch wenn die Korrelation zwischen der Vielfalt alt- und totholzabhängiger Arten und Totholzvolumen nur geringfügig ist, ergibt sich noch immer ein positiver Zusammenhang insofern, als die biologische Vielfalt xylobionter Arten von allen Waldbewirtschaftungspraktiken profitiert, die den Totholzanteil im Wald erhöhen (Lassauce et al. 2011).

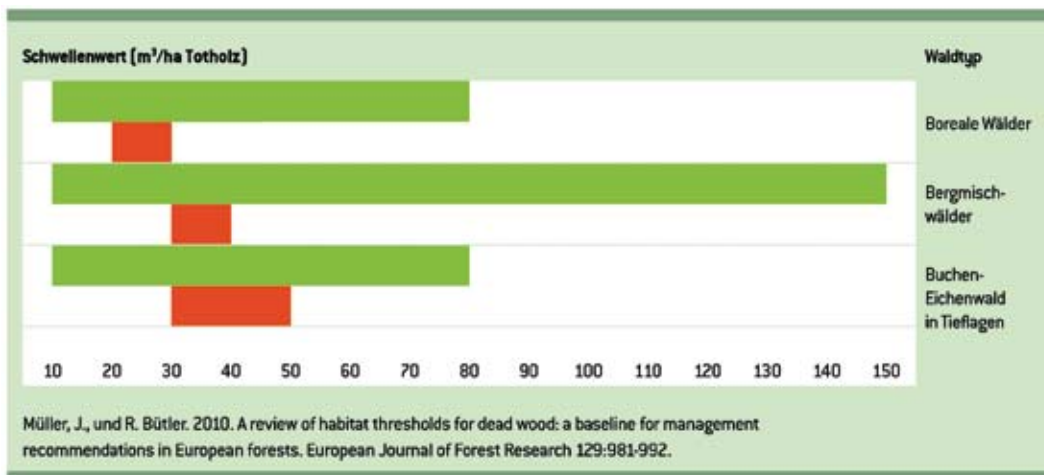


Abb. 27. Große Totholz mengen führen zu einer höheren Substratvielfalt. Daraus wiederum lässt sich ableiten, dass Bestände mit großen Totholz mengen im Allgemeinen mehr totholzbewohnende Arten beherbergen als solche mit geringem Totholz vorkommen. Foto von R. Bütler.

► *Je nach Waldtyp gelten Totholzanteile von 20 bis 50 m³/ha als Schwellenwert für die Erhaltung eines reichhaltigen Spektrums xylobionter Arten. Sehr anspruchsvolle Arten benötigen sogar mehr als 100 m³/ha.*

Die definierten Schwellenwerte gelten meist nur für einzelne Arten. Für die Erhaltung ganzer Gemeinschaften ist es jedoch von großem Nutzen, diese Schwellenwerte auf Gesellschaftsebene zu kennen. Das bedeutet, dass es sinnvoll ist, bei der Festlegung von Schwellenwerten für Lebensräume so viele Arten wie möglich zu berücksichtigen, um den Erhalt der gesamten totholzbewohnenden Artengemeinschaft zu erreichen. Müller und Bütler (2010) stellten Literaturrecherchen im Hinblick auf 37 Schwellenwerte für Totholz an, deren Ergebnis sie veröffentlichten. Die meisten betrachteten Artengruppen zeigten einen Spitzenwert bei 20–30 m³/ha in borealen Nadelwäldern, 30–40 m³/ha in Bergmischwäldern und 30–50 m³/ha in Tieflandwäldern. Der Erhalt der meisten betrachteten alt- und totholzbewohnenden Arten kann bei diesen Totholzmengen gesichert werden. Saproxyliche Arten oder Artengruppen, die von großen Totholzvorräten abhängig sind, können im Rahmen von Schutzkonzepten, die auf solchen ökologischen Schwellenwerten basieren, allerdings nicht erhalten werden. Moning und Müller (2008) ermittelten einen Totholzschwellenwert von 141 m³/ha für Höhlenbrüter. Der Schmarotzerpilz *Antrodia citrinella* trat nur in Beständen auf, die mehr als 120 m³/ha Totholz aufwiesen (Bässler und Müller 2010). Beide Beispiele unterstreichen die Notwendigkeit von Waldschutzgebieten, in denen sich Wälder naturnah entwickeln und die Totholzanteile ein Volumen erreichen können, das dem von Urwäldern entspricht.

Tab. 6. Totholzschwellenwerte (m³/ha) für das Vorkommen einzelner Arten und Artenreichtum in europäischen Wäldern (nach Müller & Bütler 2010), Schwellenbereich in grün, Spitzenwert in rot.



► *Die Förderung von Totholz sollte großflächig umgesetzt werden, steigt doch die Bedeutung von Totholz für alt- und totholzabhängige Arten mit der Größe des Bezugsraums. Auch die zeitliche Dimension sollte in Betracht gezogen werden, denn der kontinuierliche Fortbestand von Wäldern und die Verfügbarkeit von Totholz spielen unter Umständen eine wichtige Rolle für den Schutz der biologischen Vielfalt xylobionter Tier- und Pflanzenarten.*

Die Bedeutung von Totholz für xylobionte Arten sollte unter Berücksichtigung verschiedener räumlicher Größenordnungen betrachtet werden: auf lokaler, regionaler bzw. Landschaftsebene. Okland et al. (1996) kamen zu dem Schluss, dass Totholz im Hinblick auf den Artenreichtum und die Artenzusammensetzung auf Flächen mittleren (1 km²) und großen (4 km²) Maßstabs einen wichtigen Faktor darstellt, wohingegen sich auf kleiner Ebene (0,16 ha) nur geringfügige Verbindungen nachweisen ließen. Franc et al. (2007) betonen, dass die Bedeutung von Totholz mit der räumlichen Ebene wächst. Diese Feststellung wiederum kann der Förderung von Totholz dienende forstwirtschaftliche Praktiken begünstigen, die im Sinne der Erhaltung alt- und totholzabhängiger Arten weiträumig eingesetzt werden sollten. Auf Landschaftsebene ist bislang nur wenig über den quantitativen Effekt von Totholz auf die Gemeinschaft von saproxylichen Organismen bekannt, wenngleich dieser vermutlich erheblich sein dürfte. Dies betrifft die Forstwirtschaft auf zwei räumlichen Ebenen: Der Holzeinschlag erfolgt auf Bestandsebene (20–100 ha in Mitteleuropa), wohingegen die Managementplanung für ein ganzes Jahrzehnt auf Landschaftsebene erstellt wird.

Allerdings sollte nicht nur die räumliche, sondern auch die zeitliche Ebene in Betracht gezogen werden. Totholz ist ein dynamischer Lebensraum, der sich im Lauf der Zeit entwickelt und im richtigen Moment am richtigen Ort und in geeigneter Qualität zur Verfügung stehen muss, damit eine Art dort ansässig wird und die Population überlebensfähig ist. Habitattradition bedeutet in diesem Kontext ununterbrochener Totholznachschub. Brunet und Isacsson (2009) haben die Bedeutung kontinuierlicher Totholzvorräte und alter Baumbestände für die Erhaltung von Rote-Liste-Arten beleuchtet. Buse (2012) wies nach, dass flugunfähige xylobionte Käfer mit durchgehender Bewaldung korrelieren. Im Umkehrschluss bedeutet das, dass der kontinuierliche Fortbestand von Waldflächen und die Verfügbarkeit von Totholz eine wichtige Rolle für den Schutz der Artenvielfalt von Alt- und Totholzbewohnern zu spielen scheinen, wenn auch nicht alle xylobionten Arten sensibel darauf reagieren. Sensible Arten überleben aufgrund der ökologischen Stetigkeit in ungenutzten Wäldern, wohingegen sie aus Wirtschaftswäldern, in denen mit der Kontinuität der Habitattradition gebrochen wird, verschwinden (Müller et al. 2005). Hinzu kommt, dass sich manche xylobionte Arten im Laufe ihrer Evolution an natürliche Störungen angepasst haben. Wenn Wälder als Wirtschaftswälder nicht mehr nur natürlichen Störungen unterworfen sind, wird nicht nur die Habitattradition unterbrochen, sondern auch das Störungsregime verändert.

► *Totholzvielfalt hinsichtlich Baumart, Durchmesser, Zerfallsklasse und Typ (stehend/liegend) hat eine positive Wirkung auf die Erhaltung saproxylicher Artengemeinschaften.*

Wo große Totholz mengen anfallen, findet man üblicherweise auch eine Vielfalt an Totholzeigenschaften, wodurch vielfältige Nischen entstehen, welche wiederum die Überlebensfähigkeit zahlreicher xylobionter Arten verbessern. Auch wenn die voneinander unabhängigen Einflüsse von Totholzquantität und -qualität noch unbestimmt sind und Quantität und Qualität möglicherweise eng miteinander korrelieren, wurde die Bedeutung verschiedener Totholztypen in verschiedenen Studien bereits festgestellt. Das heißt, die Erhaltung vielfältiger Totholztypen hinsichtlich Baumart, Durchmesser, Zerfallsklasse und Typ (stehend/liegend) wirkt sich positiv auf den Erhalt xylobionter Artengemeinschaften aus. Dies ist für Spezialisten mit engen ökologischen Nischen und meist niedrigen Populationsdichten von besonders großer Wichtigkeit, da sie besonders gefährdet sind (Jönsson et al. 2008).

► *Die meisten xylobionten Arten haben sich entweder auf Nadel- oder auf Laubbäume spezialisiert; es sind nur wenige Generalisten bekannt. Allerdings gibt es auch Arten mit einem engeren Wirtsspektrum. Mit fortschreitendem Zerfall des Totholzes verliert die Frage der Baumart zunehmend an Bedeutung.*

Xylobionte Artengemeinschaften reichen von reinen Spezialisten bis zu anspruchslosen Generalisten, was ihre Wirtsbäume betrifft. Die größte Einteilung von Wirtsbäumen für xylobionte Arten erfolgt nach Nadel- oder Laubbaumbesiedlern: Die meisten xylobionten Pilze und Käfer haben sich entweder auf Nadel- oder auf Laubbäume spezialisiert; es sind nur wenige Generalisten bekannt. Die Zuordnung zu den beiden Baumartenklassen scheint einem grundlegenden Muster zu folgen (Stokland et al. 2012). Neben dieser groben Spezialisierung haben sich jedoch auch einige Arten auf ein engeres Spektrum an Wirtsbäumen spezialisiert. Insbesondere Erstbesiedler wie Borkenkäfer differenzieren sogar nach Baumart oder -gattung. Mit fortschreitendem Zerfall des Totholzes verliert die Frage der Baumart für die Totholzbewohner zunehmend an Bedeutung, da sich die physikalischen und chemischen Eigenschaften immer weiter annähern. Die strikte Unterscheidung zwischen Nadel- und Laubbaumarten bleibt jedoch über den gesamten Zerfallsprozess hinweg bestehen (Stokland et al. 2012).

► *Einige wenige Totholzstämme mit großem Durchmesser können nicht viele kleine ersetzen: Das Totholzvolumen mag identisch sein, nicht aber die Artengemeinschaften, welche diese bewohnen. Große, dem Zerfall preisgegebene Baumstämme sind als wichtiger Beitrag zur Erhaltung xylobionter Arten erkannt, fehlen jedoch in den meisten Wirtschaftswäldern.*

Der Totholzdurchmesser wirkt sich nicht unbedingt direkt auf die xylobionten Arten aus. Allerdings beeinflusst die Totholzdimension andere Faktoren, wie die Rindenstärke (je älter der Baum, um so dicker und zerfurchter die Rinde) und das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen (große Bäume haben im Verhältnis zum Volumen eine geringere Oberfläche als kleine Bäume), was wiederum Auswirkungen auf Feuchtigkeit und Temperatur hat. Einige Untersuchungen haben den Zusammenhang zwischen der Körpergröße von Totholzkäfern und dem Durchmesser von Totholz beleuchtet. Dieser Zusammenhang beruht auf den verfügbaren Ressourcen, die als limitierender Faktor für die Larvenentwicklung gelten können, auf der Stabilität des Mikroklimas und der Langlebigkeit des Habitats, da Totholz mit großem Durchmesser langsamer zerfällt als solches mit kleinem (Gossner et al. 2013).

Größer dimensioniertes Totholz ist gleichfalls heterogener, da es aufgrund unterschiedlicher Zerfallsklassen und verschiedener Pilze mehr ökologische Nischen bereitstellt. Diese sorgen für die unterschiedlichsten Mikrohabitate, was wiederum die Vielfalt der saproxylichen Arten erhöht. Totholz mit großem und kleinem Durchmesser beherbergt zwar eine ähnliche Anzahl an Arten pro Oberflächen- oder Volumeneinheit (Stokland et al. 2012), doch unterscheiden sich deren jeweilige Artengemeinschaften voneinander (Brin et al. 2011). Das heißt, es

genügt nicht, einige wenige Totholzstämme mit großem Durchmesser durch mehrere kleine Stämme zu ersetzen. Juutilainen et al. (2011) betonen, dass der Artenreichtum und die hohen Bestandszahlen xylobionter Arten möglicherweise nicht ausreichend gewürdigt werden, wenn man sich primär auf groß dimensioniertes Totholz konzentriert. Totholz sollte in den verschiedensten Durchmessergrößen vorgehalten werden, um xylobionte Arten in möglichst großer Vielfalt zu erhalten. In bewirtschafteten Wäldern fehlen große, verrottende Baumstämme (mit einem Durchmesser >50 cm bspw. für *Fagus sylvatica*), die sich für saproxyliche Arten als lebenswichtig erwiesen haben.



Abb. 28. Totholzstämme mit großem Durchmesser (über 50 cm) sind für saproxyliche Arten besonders wertvoll. Foto: T. Lachat

Im Laufe des Abbaus von frischem zu verrottetem Totholz verändern sich Artengemeinschaften und Artenreichtum im Totholz. Auch die Art und Weise des Absterbens eines Baums wirkt sich auf die Zusammensetzung der Gemeinschaft xylobionter Organismen aus.

Totholz ist bekanntermaßen ein dynamischer Lebensraum, in dem Arten aufgrund der schrittweisen Zerstörung oder Verschlechterung des Substrats infolge der Zersetzung des Holzes lokal aussterben, woraufhin andere Arten diesen Lebensraum übernehmen. Um das langfristige Überleben dieser Arten zu sichern, müssen neue Flächen zur Verfügung stehen (Jönsson et al. 2008). Während des Abbaus von Frischholz zu verrottetem Totholz verändern sich die biotischen und abiotischen Faktoren des Lebensraums/Substrats erheblich. Grob gesagt lässt sich der Abbau in drei verschiedene Sukzessionsphasen xylobionter Arten (insbesonde-

re wirbelloser Organismen) einteilen: in der Besiedlungsphase dringen Pionierinsekten in den frischen Totholzkörper ein. In der anschließenden Zerfallsphase gesellen sich zu den primären Xylobionten sekundäre Xylobionten und in der Humifizierungsphase werden die bisherigen Bewohner sukzessive von Bodenlebewesen verdrängt (Stokland et al. 2012).

Während des Fortschreitens des Zersetzungsprozesses erfolgt nicht nur ein Artenwechsel, auch der Artenreichtum unterliegt in hohem Maß diesem Vorgang. Basidiomyceten beispielsweise weisen sowohl auf Laub- wie auch auf Nadelbäumen in den mittleren Zersetzungsstadien den höchsten Artenreichtum auf. Einige Studien haben nachgewiesen, dass Käfer ihren höchsten Artenreichtum zu Beginn des Abbauprozesses von Nadelbäumen zeigen, bei Laubbäumen hingegen in den mittleren und späten Zersetzungsstadien (Stokland et al. 2012).

Auch die Art des Absterbens eines Baums wirkt sich auf die Artenzusammensetzung der xylobionten Organismen aus. Ein alter Baum stirbt im Verlauf mehrerer Jahre, um nicht zu sagen Jahrzehnte, vollständig ab und kann als stehendes Totholz (Baumstumpf) lange überdauern, bevor er fällt. Viele verschiedene Organismenarten bewohnen sukzessive einen solchen Baum und schaffen Mikrohabitate, die wiederum anderen Arten als Lebensraum dienen. Ein solches Baumsterben ist ein sehr komplexer Vorgang, der schrittweise erfolgt. Wird ein Baum jedoch gefällt oder fällt er einem plötzlichen Ereignis wie Windbruch oder Feuer zum Opfer, erfolgt die Besiedelung über ganz andere Wege. Diese Unterschiede sind zu Beginn des Abbaus am größten und nivellieren sich gegen Ende der Abbauprozesse ein. Der Grund hierfür liegt darin, dass sich die Eigenschaften von verschiedenen Totholzsubstraten im Verlauf des Zersetzungsprozesses immer weiter annähern.

► *Abiotische Faktoren wie Temperatur und Feuchtigkeit sowie biotische Faktoren wie Prädationsdruck und Konkurrenzkampf haben einen großen Einfluss auf die im Totholz lebenden Artengemeinschaften.*

Hinzu kommen abiotische und biotische Faktoren, die einen großen Einfluss auf die im Totholz lebenden Artengemeinschaften haben. Temperatur und Feuchtigkeit sind zwei der bedeutendsten abiotischen Totholzfaktoren, die von dessen Lage und Position (insbesondere stehend als Hochstumpf oder liegend) beeinflusst werden können. Stehendes Totholz ist meist trockener als ein liegender Baumstamm mit Bodenkontakt und ist unter Umständen mehr der Sonne ausgesetzt. Die Frage hierbei lautet nicht, ob es sich um günstigere oder ungünstigere Bedingungen für xylobionte Arten handelt, vielmehr entstehen unterschiedliche Lebensbedingungen, die die Überlebenschance einer bestimmten Organismengruppe erhöhen. Pilze und Moose profitieren generell von feuchten Umweltbedingungen, wohingegen ein trockenes und warmes Klima einer Vielzahl an Totholzkäfern und Flechten entgegenkommt. Ebenso ist darauf hinzuweisen, dass ähnliche Substrate unterschiedliche Artengemeinschaften beherbergen, sobald sie sich in verschiedenen Umgebungen entwickeln (verschiedene Abschnitte des Stamms, Zweige im Kronendach, Waldboden) (Bouget et al. 2011, Foit 2010). Sonstige Einflussfaktoren wie Baum-Mikrohabitate in lebenden Bäumen können sich zusätzlich auf die in Totholz lebenden Artengemeinschaften auswirken.

Was biotische Faktoren angeht, sollten wir auch auf die Wechselbeziehungen zwischen den Arten hinweisen, über die wenig bekannt ist, die aber mit ziemlicher Sicherheit von entscheidender Bedeutung sind. Die Sukzessionspfade zwischen einigen Pilzen und Käferarten oder Räuber und Beute sind hinreichend bekannt (vgl. bspw. Stokland et al. 2012), doch angesichts

der Vielzahl an Interaktionen im Nahrungsnetz der Xylobionten bleiben uns die meisten verborgen (z. B. Konkurrenz oder Kommensalismus).

► *Die Menge an Totholz ist in den vergangenen zehn Jahren europaweit gestiegen. Die Bestandserhaltungsziele für xylobionte Arten wurden allerdings noch nicht erreicht; die Totholz mengen in Wirtschaftswäldern entsprechen im Großen und Ganzen noch nicht dem für die Erhaltung der meisten xylobionten Arten erforderlichen Schwellenwert.*

Aktuell stehen verschiedene Programme für Management und Förderung von Totholz in Waldökosystemen zur Verfügung. Neben der Erhaltung der letzten Urwälder sind segregative Maßnahmen wie die Einrichtung von Waldschutzgebieten und Altholzinseln unerlässlich, um die Entstehung hoher Totholz mengen zu propagieren. Die anspruchsvollsten xylobionten Arten sind nämlich auf große Totholz mengen angewiesen. Ihre Anforderungen an ein breites Spektrum von Totholz mengen und -qualitäten sind mit dem Angebot in Wirtschaftswäldern nicht vereinbar, wo sich der Anteil und die Vielfalt von Totholz substraten sowie die Input- und Outputdynamik von Totholz verändert haben. Angesichts der Tatsache, dass die ermittelten quantitativen Schwellenwerte für die meisten xylobionten Arten über den in Wirtschaftswäldern auftretenden Totholz mengen liegen, empfahlen Müller und Bütler (2010) die Errichtung eines Netzwerks von Waldbeständen mit Totholzanteilen zwischen 20 und 50 m³/ha, anstatt in allen Beständen niedrigere durchschnittliche Totholz vorräte erzielen zu wollen.

Grundsätzlich ist die Menge an Totholz in den vergangenen zehn Jahren europaweit gestiegen. Das bedeutet allerdings nicht, dass die Bestandserhaltungsziele für xylobionte Arten bereits erreicht sind. Die signifikant gestiegene Nachfrage nach erneuerbaren Energiequellen wie Brennholz – um die Abhängigkeit von fossilen Brennstoffen zu verringern und die Emission von Treibhausgasen zu senken – stellt die Forstwirtschaft möglicherweise in Zukunft vermehrt vor die schwierige Aufgabe einer intensiveren Bewirtschaftung. Das heißt, die großen, überalterten Bäume und Totholz vorkommen könnten abgebaut werden. Es kann davon ausgegangen werden, dass sich eine derartige Intensivierung der Bewirtschaftung negativ auf die Artenvielfalt der Xylobionten auswirkt. Je mehr die Notwendigkeit des Schutzes der Biodiversität in das Bewusstsein der Waldbesitzer und Forstleute rückt, umso eher ist es möglich, eine Intensivierung der Waldbewirtschaftung unter Berücksichtigung nachhaltiger, angepasster Managementaspekte zu erzielen. Dies ist allerdings nur machbar, wenn alle Beteiligten an einem Strang ziehen: Forscher, Umweltmanager, Naturschutzorganisationen und Entscheidungsträger.

Abb. 29. Viele Xylobionten wie Bockkäfer benötigen nicht nur Totholz, sondern auch sonnenbeschienene Orte, an denen Blütenstände gedeihen, von deren Pollen und Nektar sich die erwachsenen Tiere ernähren. Foto: B. Wermelinger.



Der ökologische Schwellenwert für Totholz mengen von 20–50 m³/ha sollte innerhalb eines Netzwerks von Waldbeständen auf Landschaftsebene erreicht werden, anstatt einen insgesamt niedrigeren Mittelwert in allen Einzelbeständen anzustreben.

Exkurs 16. Empfehlungen für die Praxis

Die Erhaltung der biologischen Vielfalt totholzbewohnender Arten hängt von der Totholzquantität und -qualität ab. Allgemein gesagt besteht ein Zusammenhang zwischen hohem Totholzvorkommen und hoher Artenvielfalt in diesem Lebensraum (verschiedene Dimensionen, Zersetzungsstadien, Baumarten, Positionen), was wiederum den ökologischen Wert für xylobionte Arten erhöht. Die Mehrheit dieser Arten überlebt bei folgendem Totholzangebot (Müller und Bütler 2010):

- 20–30 m³/ha in borealen Nadelwäldern
- 30–40 m³/ha in Bergmischwäldern
- 30–50 m³/ha in Tieflandwäldern

Die genannten quantitativen Schwellenwerte für Totholz liegen weit über den Mengen, die üblicherweise in Wirtschaftswäldern vorzufinden sind. Daher wird empfohlen, den ökologischen Schwellenwert für Totholz mengen von 20–50 m³/ha innerhalb eines Netzwerks von Waldbeständen auf Landschaftsebene zu erreichen, anstatt einen insgesamt niedrigeren Mittelwert in allen Einzelbeständen anzustreben. Da hochanspruchsvolle xylobionte Arten Totholz mengen von mehr als 100 m³/ha benötigen, sind ungenutzte

Wälder für deren Erhaltung unentbehrlich. Totholz mit großem Durchmesser und in späten Zersetzungsstadien sollte vorrangig berücksichtigt werden, da dies in bewirtschafteten Wäldern meist völlig fehlt. Von *Fagus sylvatica*, der in den gemäßigten Wäldern Europas vorherrschenden Baumart, sollte in den Beständen liegendes Totholz von mehr als 50 cm Durchmesser erhalten bleiben.

Literaturverzeichnis

- Bässler, C. und Müller, J. 2010.** Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodia citrinella* Niemela & Ryvarden. *Fungal Biology* 114:129–133.
- Bouget, C., Brin, A. und Brustel, H. 2011.** Exploring the “last biotic frontier”: Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecology and Management* 261:211–220.
- Brin, A., Bouget, C., Brustel, H. und Jactel, H. 2011.** Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation* 15:653–669.
- Brunet, J. und Isacsson, G. 2009.** Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 18:2387–2404.
- Buse, J. 2012.** “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J Insect Conserv* 16:93–102.
- Dubois, G. und Vignon, V. 2008.** First results of radio-tracking of *Osmoderma Eremita* (Coleoptera: Cetoniidae) in French chestnut Orchards. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie*:131–138.
- Foit, J. 2010.** Distribution of early-arriving saproxylic beetles on standing dead Scots pine trees. *Agricultural and Forest Entomology* 12:133–141.
- FOREST EUROPE, UNECE und FAO 2011.** State of Europe’s Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe.
- Franc, N., Gotmark, F., Okland, B., Norden, B. und Paltto, H. 2007.** Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation* 135:86–98.
- Gossner, M.M., Lachat, T., Brunet, J., Isacsson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W. W. und Müller, J. 2013.** Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology* 27(3):605–614.
- Jönsson, M., Edman, M. und Jonsson, B. 2008.** Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal oldgrowth *Picea abies* forest. *J Ecol* 96:1065–1075.
- Juutilainen, K., Halme, P., Kotiranta, H. und Monkkonen, M. 2011.** Size matters in studies of dead wood and wood-inhabiting fungi. *Fungal Ecology* 4:342–349.
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H. und Bouget, C. 2011.** Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11:1027–1039.
- MacArthur, R. und Wilson, E. 1967.** *The theory of island biogeography*. Princeton.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Puntila, P., Kaila, L. und Rauh, J. 2000.** Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94:199–209.
- Moning, C. und Müller, J. 2008.** Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *Forest Ecology and Management* 256:1198–1208.
- Müller, J., Büssler, H., Bense, U., Brustel, H., Flechtner, G., Fowles, A., Kahlen, M., Möller, G., Mühle, H., Schmidl, J. und Zabransky, P. 2005.** Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie online* 2:106–113.
- Müller, J. und Bütler, R. 2010.** A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129:981–992.

- Okland, B., Bakke, A., Hagvar, S. und Kvamme, T. 1996.** *What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway.* *Biodiversity and Conservation* 5:75–100.
- Priewasser, K., Brang, P., Bachofen, H., Bugmann, H., und Wohlgemuth, T., 2013.** *Impacts of salvage-logging on the status of deadwood after windthrow in Swiss forests.* *European Journal of Forest Research* 132:231–240.
- Ranius, T. und Jonsson, M. 2007.** *Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests.* *Journal for Nature Conservation* 15:120–130.
- Speight, M. 1989.** *Saproxylic invertebrates and their conservation.* In: *Europarat (Hrsg.). Nature and Environment, Strasbourg.* S. 81.
- Stokland, J., Siitonen, J. und Jonsson, B. G. 2012.** *Biodiversity in dead wood.* Cambridge University Press. 509 S.
- Tilman, D., May, R., Lehman, C. und Nowak, M. 1994.** *Habitat destruction and the extinction debt.* *Nature* 371:65–66.