

Annahmen und Ergebnisse zur Biodiversität im Wirtschaftswald – Neues aus der Biodiversitätsforschung

Steffi Heinrichs¹, Peter Schall¹, Christian Ammer¹, Markus Fischer² und Martin Gossner³

¹ Walbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Universität Göttingen, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen

² Institut für Pflanzenwissenschaften, Universität Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern

³ Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf

Der Schutz der Biodiversität ist fester Bestandteil der Waldbauprogramme in Europa. Die wichtigsten Instrumente, die u.a. zum Erhalt der wallassoziierten Flora und Fauna beitragen sollen, sind: die Schaffung strukturreicher, ungleichaltriger Bestände durch kleinflächige Hiebe, die Förderung von Mischbeständen mit standortheimischen Baumarten, die Bereitstellung einer Mindestmenge von Totholz und Habitatbäumen sowie die Ausweisung von Prozessschutzflächen. Nicht für alle diese Massnahmen sind positive Effekte auf die Biodiversität auf der Landschaftsebene durch Studien belegt. So ist insbesondere unklar, inwieweit Mischbestände tatsächlich die Diversität erhöhen, bzw. auf den Einzelbaum oder Kleingruppen bezogene selektive Eingriffe in dieser Hinsicht günstiger abschneiden als z.B. das klassische, grösserskalige Schirmschlagverfahren. Wir nutzen Daten der Biodiversitäts-Exploratorien, einer offenen Forschungsplattform mit Untersuchungsflächen in drei Regionen Deutschlands in der von Rotbuche dominierten Laubwaldstufe, und zeigen, dass Struktur- und Baumartenvielfalt auf der Bestandesebene allein nicht genügen, um dem Gros der Arten ausreichend Habitate zu bieten. Auf der Landschaftsebene sollten sich die Bestände vielmehr in den vorherrschenden abiotischen und biotischen Verhältnissen unterscheiden, um die Biodiversität zu fördern.

1 Hintergrund

Die Wälder Mitteleuropas werden seit Jahrhunderten vom Menschen in unterschiedlichster Form und Intensität genutzt und bewirtschaftet. Laubwälder dienen seit Sesshaftwerdung des Menschen als Lieferant für Bau- und Brennholz, Stalleinstreu und Viehfutter sowie als Weidefläche (z.B. PREUTENBORBECK 2009; WÄLDCHEN *et al.* 2011; VOLLMUTH 2020). Zudem wurden Laubwälder u.a. nach exploitativer landwirtschaftlicher oder gewerblicher Nutzung von Brenn- und Nutzholz für Erzverhüttung und Bergbau in Nadelwälder umgewandelt, wofür oft Baumarten ausserhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes angebaut wurden (BARTSCH *et al.* 2020). Als Folge dieser Nutzungsgeschichte ist die Biodiversität der Wälder seit langem durch die Waldbewirtschaftung geprägt und wird von den vorherrschenden Bestandestypen wie Laub- und Nadelwald oder von der Art waldbaulicher Eingriffe im Zuge der Bestandesverjüngung wie z.B. Schirmschlag oder Plen-

terung beeinflusst (z.B. VERSTRAETEN *et al.* 2013; SCHALL *et al.* 2018a). Auch die Kontinuität der Bewaldung hat auf die Biodiversität der Wälder nachhaltig eingewirkt, so dass sich historisch alte Waldstandorte heute deutlich von Wäldern unterscheiden, die zwischenzeitlich landwirtschaftlich genutzt wurden (WULF 2003; SCHMIDT *et al.* 2014).

Vor dem Hintergrund des Verlusts an Artenvielfalt auch in naturnahen Ökosystemen (SCHRAUTH und WINK 2018; SEIBOLD *et al.* 2019) und zahlreichen Störungsereignissen durch Stürme, Trockenheit und Borkenkäferkalamitäten (SENF *et al.* 2018) steht die Zukunft der Wälder und ihre Bewirtschaftung im Fokus einer gesellschaftlichen Diskussion. In Deutschland ist die Waldfläche aktuell ein Mosaik von Beständen unterschiedlicher Baumarten, wobei nach der dritten Bundeswaldinventur von 2012 Nadelhölzer (vorwiegend die Gemeine Fichte [*Picea abies*] und die Waldkiefer [*Pinus sylvestris*]) noch immer dominieren (54 %) und oft in Form von Reinbeständen angetroffen werden können (32 % der Fichten- und

44 % der Kiefernbestände). Allerdings macht sich bei den jüngeren Beständen, bei denen das Laubholz bereits überwiegt, inzwischen ein aktiver Waldumbau bemerkbar. Die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) als Baumart der potenziell natürlich vorherrschenden Waldgesellschaften nimmt unter den Laubhölzern (ca. 43 %) mit einem Waldflächenanteil von 15 % die bedeutendste Rolle ein (Thünen-Institut 2020).

Angeichts der Herausforderungen des Klimawandels und der vielfältigen gesellschaftlichen Ansprüche an den Wald, beschäftigen Fragen nach der Wirkung von Baumartenzusammensetzung und Bewirtschaftungsintensität auf Waldlandschaften den forstlichen und naturschutzfachlichen Sektor gleichermaßen. Je nach Ziel des jeweiligen Waldbesitzenden wird die Integration unterschiedlicher Ökosystemdienstleistungen, wie Produktivität und Kohlenstoffspeicherung, aber auch Stabilität der Bestände z.B. hinsichtlich auftretender Wetterextreme und Erhalt der Biodiversität, angestrebt.

1.1 Häufig angestrebte Bewirtschaftungssysteme zur Integration von Nutzung und Biodiversitätsschutz

Während die Nadelwälder in Deutschland aktuell überwiegend Altersklassenwälder sind, die mitunter auf Aufforstung degradierter Wälder und Kahlschläge insbesondere während und nach dem Zweiten Weltkrieg zurückgehen, haben die Buchenwälder meist eine wechselvolle Bewirtschaftungsgeschichte erfahren: Nach Zurückdrängung zugunsten der Eiche in den Zeiten der Nieder- und/oder Mittelwaldnutzung im Mittelalter erfolgte im 19. Jahrhundert der Übergang zur Hochwaldwirtschaft mit Schirm-

schlagverfahren, die, solange Eingriffe auf Niederdurchforstungen beschränkt blieben, ebenfalls zur Ausbildung vertikal oft strukturarmer Altersklassenwälder führten. Diese Waldstruktur steht im Gegensatz zu vielschichtigen und ungleichaltrigen Buchen-Primärwäldern, die in Mitteleuropa heute auf die Karpaten beschränkt sind (Korpel' 1995) und als wichtige Referenz für bewirtschaftete und stillgelegte Buchenwälder gelten.

Mit zunehmendem Bewusstsein für die Bedeutung der Biodiversität für Ökosystemfunktionen und -dienstleistungen (MACE *et al.* 2012) wuchs auch die Bedeutung des Biodiversitätsschutzes im Rahmen der Waldbewirtschaftung (LINDENMAYER 1999; ANGELSTAM *et al.* 2004; MESSIER *et al.* 2015). Die Schaffung strukturierter, ungleichaltriger Buchenwälder mit ausreichend Totholz und Habitatbäumen gilt in diesem Zusammenhang als übergeordnetes Ziel zur Förderung der wald-assoziierten Biodiversität in Mitteleuropa (BRUNET *et al.* 2010; WINTER *et al.* 2015). Um dieses Ziel im Wirtschaftswald zu erreichen, wird eine naturnahe Bewirtschaftung mit einzelbaumweiser Nutzung empfohlen und angestrebt, die dem zumeist kleinflächigen Störungsregime in natürlichen Buchenwäldern entspricht (HOBİ *et al.* 2015). Dagegen führt die schlagweise Bewirtschaftung und Überführung der Bestände in unterschiedliche Altersphasen zu einer Homogenisierung der Waldstruktur auf Bestandesebene und zu stärker wechselnden ökologischen Bedingungen (EHBRECHT *et al.* 2019).

Mit Blick auf die gewünschte Struktur werden demnach eher kleinflächig selektive Ernteeingriffe (z.B. Einzelstammentnahme im Zuge der Zielstärkennutzung) empfohlen, wie sie beispielsweise für eine geregelte Plenternutzung typisch sind. Die sich daraus ergebende Waldstruktur zeichnet sich durch das Vorhandensein aller Altersphasen auf kleiner Fläche und eine starke vertikale Strukturierung aus (SCHÜTZ 2001). Eine Bewirtschaftung in Form von Ernte, Pflege und Verjüngung erfolgt dabei zeitgleich auf ganzer Fläche. Langfristig werden so gleichbleibende ökologische Bedingungen geschaffen, die dem Gedanken der Habitatkontinuität entsprechen (BARTSCH *et al.* 2020). Das Vorhandensein einer

Plenterphase im Entwicklungszyklus von Buchenurwäldern (KORPEL' 1995; DRÖSSLER und MEYER 2006) wird gelegentlich als weiteres Kriterium für die Nähe der Plenterwälder zu den Urwäldern angesehen, auch wenn dies beispielsweise hinsichtlich der Ausstattung mit Totholz nicht der Fall ist (AMMER *et al.* 2017).

Kleinflächig selektive Entnahmen im Zuge einer an Zielstärken orientierten Nutzung sollen in einer integrativen Waldlandschaft durch Prozessschutzflächen («Urwälder von Morgen») ergänzt werden (BOLLMANN und MÜLLER 2012), von denen verschiedene Organismengruppen, u.a. Pilze, Moose oder totholzbewohnende Käfer, profitieren können (PAILLET *et al.* 2010). Von einer Mischung kleinflächig selektiver Eingriffe mit mindestens 5 % Prozessschutzflächen in einer Waldlandschaft verspricht man sich positive Effekte auf die Biodiversität der Wälder, vor allem hinsichtlich der Waldspezialisten, bei gleichzeitiger Bereitstellung der Ressource Holz (BMUB 2007). So ausgerichtete Bewirtschaftungskonzepte kombinieren demnach segregative (Trennung von Schutz und Nutzung) und integrative Ansätze (Schutz und Nutzung auf ganzer Fläche) der Waldbewirtschaftung (BOLLMANN und BRAUNISCH 2013). Wissenschaftliche Nachweise, dass eine daraus resultierende Zusammensetzung der Waldlandschaft die Biodiversität über viele taxonomische Gruppen hinweg tatsächlich fördert, fehlten jedoch bisher weitgehend.

1.2 Etablierung von Mischwäldern zur Integration von Stabilität und Biodiversität

Neben einem Fokus auf kleinflächig ausgeführte Nutzungen propagieren viele Waldbewirtschaftungsprogramme zumeist mit Blick auf die mit dem Klimawandel verbundenen Unsicherheiten, aber auch unter ökonomischen Gesichtspunkten, die Schaffung von Mischbeständen (KNOKE *et al.* 2008; PLUESS *et al.* 2016). So sieht z.B. das Programm zur «Langfristigen Ökologischen Waldentwicklung» (LÖWE) im deutschen Bundesland Niedersachsen die Schaffung von Mischbeständen auf 90 % der Fläche vor, auf 65 %

mit Laubholzbeteiligung (Niedersächsische Landesforsten 2016). Zurückführen lassen sich diese Empfehlungen u. a. auf positive Effekte von Baumartenmischungen auf die Produktivität (PRETZSCH *et al.* 2013; PRETZSCH und SCHÜTZE 2016) und Stabilität gegenüber abiotischen und biotischen Einflussfaktoren (JACTEL *et al.* 2017) im Vergleich zu entsprechenden Reinbeständen und auf die Erwartung, dass die dabei beobachteten Komplementaritäten zwischen den Baumarten bei veränderten Klimabedingungen eine noch wichtigere Rolle spielen (AMMER 2019).

Auch ein positiver Effekt von Baumartenmischungen auf die Biodiversität wird angenommen (FELTON *et al.* 2010; CAVARD *et al.* 2011; AMPOORTER *et al.* 2020), da Arten entweder direkt vom Vorkommen unterschiedlicher Baumarten in Mischbeständen profitieren oder indirekt von der kleinflächigen Heterogenität hinsichtlich Lichtverfügbarkeit, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit sowie der Akkumulation von Laubstreu (RODRÍGUEZ-CALCERRADA *et al.* 2011). Es wird demnach vermutet, dass Mischbestände in einer Landschaft eine ähnlich hohe Gesamtartenvielfalt unterstützen wie unterschiedliche Reinbestände der gleichen Baumarten mit zusätzlichen positiven Effekten für die Stabilität der Bestände. Auch wenn Vergleiche zwischen Rein- und Mischbeständen auf der Bestandesebene bisher zu uneinheitlichen Ergebnissen hinsichtlich der Artenvielfalt verschiedener Organismengruppen führten (BARBIER *et al.* 2008; CAVARD *et al.* 2011), deuten Studien auf der Landschaftsebene darauf hin, dass das Vorhandensein von Mischbeständen die Diversität auch gegenüber Reinbeständen erhöhen kann, wenn sich die Eigenschaften der verschiedenen Baumarten gegenseitig positiv beeinflussen (MACDONALD und FENIAK 2007; GOSSELIN *et al.* 2017).

Die ausgedehnten Nadelholzreinbestände, die in Deutschland und Mitteleuropa seit dem 18. und 19. Jahrhundert auf exploitierten Flächen aufgrund ihrer Anspruchslosigkeit, des schnellen Wachstums, der vielfältigen Nutzbarkeit des Holzes und der guten Bewirtschaftbarkeit propagiert wurden, zeigten Rückgänge in der Bodenqualität durch Veränderung des Bodenche-

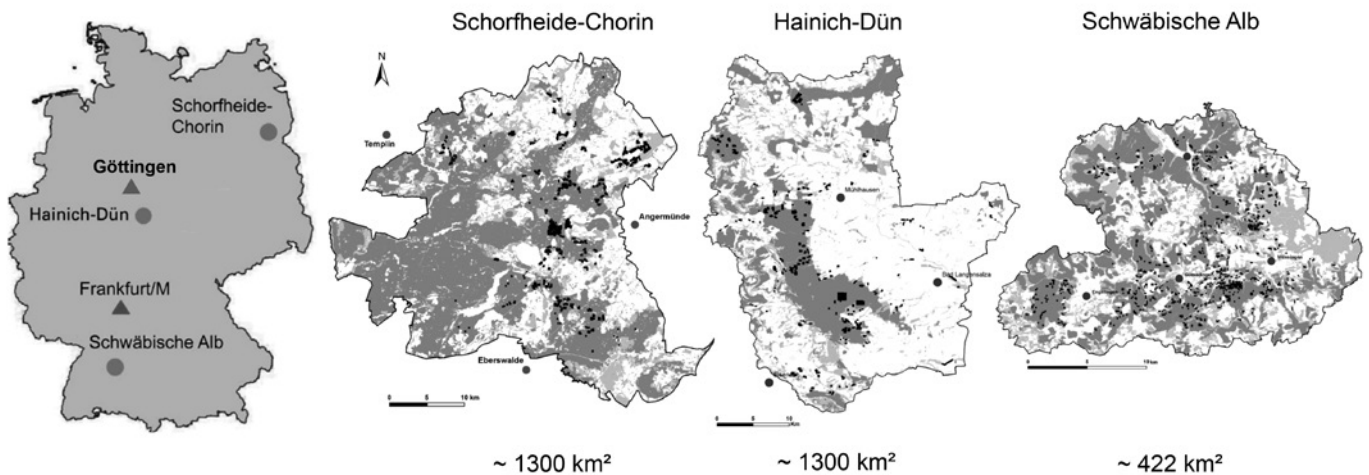


Abb. 1. Lage der drei Langzeituntersuchungsgebiete der Biodiversitäts-Exploratorien in Deutschland (links) und die Flächenausdehnung der drei Gebiete (rechts, dunkelgrau = Wald, hellgrau = Grünland, weiss = übrige landwirtschaftlich genutzte Fläche). Die schwarzen Quadrate zeigen Gitternetzflächen, die sowohl im Wald als auch im Grünland erfasst wurden.

mismus und haben sich gegenüber Störungen als anfällig erwiesen (SPIECKER 2003; SPATHELF und AMMER 2015). Daher werden sie seit einigen Jahrzehnten grossflächig durch Beimischung standortgerechter Laubbaumarten in Mischbestände umgewandelt. Aufgrund ihrer natürlichen Dominanz in weiten Teilen Mitteleuropas ist die Buche die Hauptbaumart in diesem Umwandlungsprozess (AMMER *et al.* 2008). Mögliche Auswirkungen dieses grossflächigen Waldumbaus mit Buche auf die Biodiversität von Waldlandschaften wurden dabei bisher kaum untersucht.

1.3 Offene Fragen

Die vorherigen Ausführungen zeigen, dass in Waldlandschaften sowohl von positiven Effekten einer kleinflächigen selektiven Holznutzung in Kombination mit Prozessschutzflächen als auch von günstigen Wirkungen von Mischbeständen auf die Biodiversität im Vergleich zu Reinbeständen ausgegangen wird. Wissenschaftliche Nachweise, die diese Annahmen belegen, fehlten jedoch bisher weitgehend. Hier können die Daten der Biodiversitäts-Exploratorien (siehe Kap. 2) einen wichtigen Beitrag leisten und bei der Beantwortung folgender Fragen helfen:

Erhöht das Vorhandensein verschiedener Waldbewirtschaftungssysteme auf der Landschaftsebene die Biodiversität?

Fördern Mischbestände mit Buche und Nadelhölzern die Biodiversität auf

der Landschaftsebene im Vergleich zu entsprechenden Reinbeständen?

2 Die Biodiversitäts-Exploratorien als Forschungsplattform

Die Biodiversitäts-Exploratorien stellen eine von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) geförderte offene Forschungsplattform dar, die mit ihrer wissenschaftlichen Infrastruktur den notwendigen Rahmen bietet, um wichtige Fragen zum Biodiversitätswandel und dem Einfluss der Landnutzung zu bearbeiten (www.biodiversity-exploratories.de). In den Jahren 2006 bis 2008 wurden dazu drei beispielhafte grossskalige Langzeituntersuchungsgebiete mit Untersuchungsflächen im Wald und im Grünland etabliert (Abb. 1, FISCHER *et al.* 2010).

In einem hierarchischen Ansatz wurde mithilfe eines Gitternetzes für die vorhandenen Wälder zunächst eine Inventur der Waldstruktur, Bodenvegetation und Bodenverhältnisse auf rund 500 Untersuchungsflächen je Gebiet (500 m²-Probekreise für die Wald-Inventur und 400 m²-relevés für die Erfassung von Gefässpflanzen, Flechten und Moose) durchgeführt (sog. Gitternetz-Plots, GP). Zur Abbildung eines Nutzungsgradienten im Wald von intensiv bewirtschafteten Nadel- und Laubwäldern bis hin zu ausgewiesenen Prozessschutzflächen, als ein Hauptaspekt der Untersuchungen, wurden von

den GPs je Untersuchungsgebiet 50 Flächen nach einem stratifizierten zufälligen Verfahren ausgewählt, die sich zwar in der Baumartenzusammensetzung und im Bewirtschaftungssystem unterscheiden, kaum jedoch in den vorherrschenden Standortbedingungen. Auf diesen 50 Flächen (sog. Experimentier-Plots, EP), mit einer Grösse von 1 ha, wurden seitdem wiederholt verschiedenste Organismengruppen und Wald-Strukturparameter erfasst, um Fragen nach dem Einfluss unterschiedlicher Formen der Waldbewirtschaftung und Baumartenzusammensetzung auf die Biodiversität zu beantworten.

Die vorliegende Publikation konzentriert sich unter Punkt 2.1 auf den Einfluss unterschiedlicher Bewirtschaftungssysteme der Rotbuche auf die Biodiversität von 14 Organismengruppen im Exploratorium Hainich-Dün. Nur in diesem Gebiet lagen drei Bewirtschaftungssysteme in ihrer klassischen und repräsentativen Ausprägung nebeneinander vor: Buchenwälder, die im Schirmschlagverfahren bewirtschaftet werden, Buchen-Plenterwälder, die sich durch einzelbaumweise oder kleingruppenweise Nutzung auszeichnen, und Buchenwälder, die seit einigen Jahrzehnten (zw. 20 und ca. 50 Jahren) nicht mehr forstlich genutzt werden. Damit stellt die untersuchte Waldlandschaft im Hainich-Dün eine einzigartige Modelllandschaft dar, um die Wirksamkeit selektiver Bewirtschaftungssysteme in Form der Plenterwälder in Kombination mit Prozess-

schutzflächen im Vergleich zum traditionellen Schirmschlagverfahren auf die Biodiversität der verschiedenen Organismengruppen zu untersuchen. Sowohl die Buchen-Plenterwaldwirtschaft als auch das Schirmschlagverfahren haben in der untersuchten Waldregion eine lange Tradition (WÄLDCHEN *et al.* 2011). Die Prozessschutzflächen sind repräsentativ für andere ehemalige naturnahe Wirtschaftswälder in Mitteleuropa, in denen die forstliche Nutzung vor einigen Jahrzehnten eingestellt wurde (z.B. WOLF und BOHN 1991; PARVIAINEN *et al.* 2000). Sie gelten als «Urwälder von morgen», repräsentieren jedoch noch keine langfristig ungenutzten alten Wälder, die sich zu meist durch ein hohes Bestandesalter und hohe Totholz mengen auszeichnen (BURRASANO *et al.* 2013).

Im Kapitel 2.2 wird für die Exploratoren Schorfheide-Chorin und Schwäbische Alb der Einfluss von Mischbeständen aus Rotbuche und Waldkiefer beziehungsweise Rotbuche und Gemeiner Fichte im Vergleich zu entspre-

chenden Reinbeständen auf die Artenvielfalt von Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten betrachtet. Beide Studien sind über die vorliegende Veröffentlichung hinausgehend ausführlich beschrieben in SCHALL *et al.* 2020 und HEINRICHS *et al.* 2019.

2.1 Buchen-Bewirtschaftungssysteme im Exploratorium Hainich-Dün

Die betrachteten EPs im Exploratorium Hainich-Dün in Thüringen, Mitteldeutschland, erstrecken sich in Buchenwäldern entlang der Höhenzüge Hainich, Westerwald und Dün auf Muschelkalk und repräsentieren Altersklassenwälder ($n = 17$ EPs), Buchen-Plenterwälder ($n = 13$ EPs) und Prozessschutzflächen ($n = 13$ EPs) als Teil des Nationalparks Hainich. Diese drei Kategorien werden als Bewirtschaftungssysteme bezeichnet, da sie unterschiedliche Konzepte der Waldbehandlung repräsentieren.

Bei allen untersuchten Waldflächen handelt es sich um alte Waldstandorte (WÄLDCHEN *et al.* 2011) und um Kalkbuchenwälder, die auch die potenziell natürliche Waldgesellschaft sind. Plots (1 ha) wurden in grösseren zusammenhängenden Gebieten etabliert, die durch das gleiche Bewirtschaftungssystem gekennzeichnet sind, und waren mindestens 3 km von einem anderen Bewirtschaftungssystem entfernt, so dass jedes Bewirtschaftungssystem durch unabhängige Beobachtungen repräsentiert ist. Grundlegende Merkmale der Bewirtschaftungssysteme finden sich in Tabelle 1.

Die Altersklassenwälder werden seit ca. zwei Jahrhunderten mit Umtriebszeiten von ca. 140 Jahren im traditionellen Schirmschlagverfahren bewirtschaftet. Sie gingen aus Naturverjüngung nach Besamungshieb hervor. Proportional zum Anteil an der Umtriebszeit wurden Plots unterschiedlicher Altersphasen untersucht (Dickung: 3 EPs; Stangenholz: 3 EPs; schwaches Baumholz: 4 EPs; starkes Baum-

Tab. 1. Merkmale der Bewirtschaftungssysteme (Mittelwerte mit Standardabweichung).

	Alterklassenwald	Plenterwald	Nationalpark
Anzahl EPs	17	13	13
Umweltvariablen			
Meereshöhe (m ü. NN)	429,6 ±50,8	425,0 ±55,6	373,4 ±42,4
Neigung (°)	3,1 ±1,8	3,8 ±1,8	3,5 ±1,1
Bodentyp	Luvisol: 13 Stagnosol: 4	Luvisol: 10 Stagnosol: 3	Luvisol: 9 Stagnosol: 4
Boden-pH (0 to 10 cm Tiefe)	4,7 ±0,8	4,5 ±0,9	4,6 ±0,4
Jahresmitteltemperatur (°C) ^a	7,3 ±0,3	7,3 ±0,3	7,4 ±0,3
Mittlere Maximal-Temperatur pro Tag (°C) ^a	17,7 ±0,8	17,5 ±0,5	17,5 ±0,3
Tägliche Temperaturspanne (°C) ^a	7,6 ±1,3	6,9 ±0,3	6,6 ±0,3
Bestände ^b			
Mittlere Grösse (ha)	11,6 ±2,6	26,9 ±6,5	24,1 ±5,8
Grössenspanne (ha)	8,4 to 18,2	19,3 to 42,2	18,4 to 36,8
Bestandesstruktur ^c			
Grundfläche (m ² ha ⁻¹)	22,6 ±12,2	26,9 ±3,3	33,5 ±3,5
Volumen (m ³ ha ⁻¹)	350,8 ±215,7	436,2 ±82,2	507,4 ±96,2
Bestandesdichte (Bäume ha ⁻¹)	407,1 ±427,5	273,9 ±68,4	396 ±113,8
Bestandesdichte von Bäumen mit BHD > 65 cm (Bäume ha ⁻¹)	4,5 ±6,3	17,9 ±9,8	20,2 ±9,2
Maximaler BHD	71,6 ±13,9	84,5 ±8,2	92,3 ±11,4
Standardabweichung BHD pro Plot (cm)	11,6 ±5,0	19,5 ±2,4	18,1 ±3,0
Artenzahl Baumarten pro Plot	4,5 ±2,0	4,2 ±1,5	5,6 ±1,4
Totholzvolumen (m ³ ha ⁻¹)	27,8 ±12,1	17,7 ±8,2	21,6 ±13,5

^a Temperaturangaben beziehen sich auf die Jahre 2009 bis 2011 und wurden 2 m über dem Boden gemessen; Maximal-Temperatur und Temperaturspanne in der Vegetationsperiode (Mai bis September).

^b Für den Nationalpark sind Grössen der Bewirtschaftungseinheiten vor der Aufgabe der forstlichen Nutzung angegeben.

^c Bestandesstrukturdaten berücksichtigten alle lebenden Bäume ≥ 7 cm BHD; Totholzvolumen umfasst liegendes Totholz ≥ 7 cm Durchmesser, stehendes Totholz ≥ 25 cm Durchmesser und Stubben ≥ 7 cm Durchmesser.

holz: 4 EPs; Dickung mit Überhältern: 3 EPs; BARTSCH *et al.* 2020), die in ihrer Gesamtheit das System Altersklassenwald kennzeichnen. Die Buchen-Plenterwälder werden seit ca. 140 (Hainich) bis 250 Jahren (Dün) einzelbaum- bis kleingruppenweise bewirtschaftet und sind seit dem Mittelalter im Besitz von Gemeinden und Laubholz-Genossenschaften, deren Mitglieder jährlichen Anspruch auf Brenn- und Nutzholz haben (BARTSCH *et al.* 2020). Die Prozessschutzflächen liegen im Nationalpark Hainich als Teil des UNESCO Weltnaturerbes «Alte Buchenwälder und Buchenurwälder der Karpaten und anderer Regionen Europas». Diese Wälder wurden bis ins 19. Jahrhundert überwiegend als Mittelwälder bewirtschaftet und wurden dann in Hochwälder überführt. Die untersuchten Waldflächen werden seit 20 (5 EPs) bis ca. 50 (8 EPs) Jahren nicht mehr forstwirtschaftlich genutzt, zeichnen sich bisher jedoch durch relativ geringe Totholz-mengen aus (SCHALL *et al.* 2018a).

In allen drei Bewirtschaftungssystemen dominierte die Buche (Tab. 2). Der geringe Anteil dieser Baumart im Nationalpark geht auf die frühere Mittelwaldwirtschaft zurück. Aktuell zeigt sich dort eine Entmischung zulasten der Mischbaumarten, die sich durch die Konkurrenzskraft der Buche erklären lässt (SCHALL *et al.* 2018b). Auch im Altersklassenwald war der Buchenanteil geringer als im Plenterwald. Der Anteil anderer Laubhölzer sinkt im Altersklassenwald allerdings mit dem Bestandesalter, da Esche, Ahorn, Eiche, Hainbuche und Linde von einer höheren Lichtverfügbarkeit in frühen Al-

tersphasen profitieren und in späteren Phasen von der Buche auskonkurriert werden.

Zwischen 2008 und 2011 wurden auf den EPs 14 unterschiedliche Organismengruppen mit taxonspezifischen Methoden erfasst. Für Arthropoden wurden 2 Bodenfallen und 4 Fensterfallen (2 in der Krone und 2 in ca. 1,5 m Höhe) je 1 ha Plot installiert. Arthropoden wurden in Spinnen, Weberknechte, Käfer, Hautflügler, Netzflügler und Wanzen unterteilt. Gefässpflanzen, Moose, Flechten und totholzzersetzende Pilze wurden auf 20 m × 20 m Quadraten im Zentrum jedes Plots erfasst. Für die Kryptogamen wurden die Substrate Boden, Gestein, Totholz sowie Stämme und Äste bis ca. 2 m Höhe berücksichtigt. Vögel wurden über die Zahl beobachteter Männchen und Fledermäuse anhand ihrer Flugaktivität berücksichtigt. Für unterirdische Taxa (Ekto-Mykorrhizapilze und bakterielle RNA) wurden Bodenproben entnommen.

Für sechs Taxa lagen Einteilungen der Arten in Waldspezialisten und Nicht-Waldspezialisten (Gefässpflanzen, Vögel, Fledermäuse, Käfer, Spinnen und Wanzen) vor. Details der Artenerfassung geben SCHALL *et al.* (2018a).

Mithilfe hypothetischer Buchenwald-Landschaften, die aus unterschiedlichen Anteilen von Altersklassenwäldern, Buchen-Plenterwäldern und unbewirtschafteten Wäldern zusammengesetzt sind (basierend auf den 1 ha Plots), gingen wir der Frage nach, wie unterschiedlich zusammengesetzte Waldlandschaften die Biodiversität beeinflussen. Dazu nutzten wir einen neuen Resampling-

Ansatz, der alle Kombinationen der beprobten Bestände der drei Bewirtschaftungssysteme in 10 %-Schritten (insgesamt 66 verschiedene Landschaften) generierte. Ergebnisse wurden in Ternär-Diagrammen zur Visualisierung dargestellt (Abb. 2). Jede Landschaft wird dabei durch 10 zufällig gezogene Untersuchungsflächen mit 1000-facher Wiederholung repräsentiert. Wir berechneten die Diversität der unterschiedlichen Landschaften (= Gamma-Diversität) unter Berücksichtigung aller Arten (= aufsummierte Artenzahl über die 10 Untersuchungsflächen) und testeten, wie die Gamma-Diversität der Gesamtheit aller Organismengruppen (= Multidiversität, ALLAN *et al.* 2014) sowie einzelner Gruppen auf die Zusammensetzung der Waldlandschaft reagiert. Die Multidiversität wurde dabei als die durchschnittliche relative Gamma-Diversität der Organismengruppen berechnet. Um allgemeine Unterschiede in der Grösse der Organismengruppen zu berücksichtigen, wurde die relative Gamma-Diversität nach Artenzahl (logarithmisch) gewichtet. Wenn eine Landschaftszusammensetzung eine Multidiversität von 100 % aufweist, dann sind alle Organismengruppen in der entsprechenden Landschaft durch eine maximale Artenvielfalt gekennzeichnet (für weitere Details siehe SCHALL *et al.* 2020).

Kann eine Kombination verschiedener Bewirtschaftungssysteme die Biodiversität erhöhen?

Unsere Analysen zeigen, dass hypothetische Landschaften, die nur aus Altersklassenwald-Beständen in unterschied-

Tab. 2. Baumartenzusammensetzung der Plots in den drei Bewirtschaftungssystemen (Mittelwerte mit Standardabweichung der Baumartenanteile an der Grundfläche in %). ALH = andere Laubhölzer mit hoher Umtriebszeit, ALN = andere Laubhölzer mit niedriger Umtriebszeit.

	Buche	Eiche	ALH	ALN	Fichte	Andere Nadelhölzer
Nationalpark	80,9 ±10,8	1,8 ±3,0	17,2 ±9,7			0,03 ±0,1
Plenterwald	95,5 ±2,7	0,1 ±0,3	4,3 ±2,6	0,1 ±0,3		
Altersklassenwald ^a	83,4 ±19,2	2,0 ±3,4	14,1 ±18,4	0,3 ±0,6	0,1 ±0,3	0,1 ±0,3
Dickung	69,1 ±29,2	3,1 ±5,4	27,6 ±29,6	0,1 ±0,2		
Stangenholz	63,1 ±21,1	4,5 ±4,2	31,2 ±22,5	0,9 ±1,2	0,3 ±0,6	
Schwachbes Baumholz	88,7 ±8,5		10,6 ±9,0	0,3 ±0,7	0,3 ±0,4	
Starkes Baumholz	94,2 ±5,1	2,0 ±4,1	3,5 ±2,5	0,1 ±0,2		0,2 ±0,4
Dickung mit Überhältern	96,7 ±2,8	0,9 ±1,6	1,9 ±1,7			0,4 ±0,7

^a Dickung: BHD100 < 15 cm; Stangenholz: BHD100 > 15–30 cm; Schwaches Baumholz: BHD100 > 30–50 cm; starkes Baumholz: BHD > 50 cm (BHD100: BHD der 100 grössten Bäume).

lichen Altersphasen zusammengesetzt sind, über alle Organismengruppen hinweg die höchste Multidiversität (97,5 % der maximal möglichen Multidiversität) aufweisen (Abb. 3a). Reine oder gemischte Landschaften aus Plenterwäldern bzw. seit einigen Jahrzehnten aus der Nutzung genommenen Wäldern reduzieren die Multidiversität um bis zu 11,3 %. Das Minimum an Multidiversität weisen Landschaften auf, die nur aus Prozessschutzflä-

chen der vorliegenden Struktur bestehen. Waldspezialisten, die im Mittel über die sechs Artengruppen 49 % des Gesamtartenreichtums repräsentieren, reagieren ähnlich (-14,8 %) mit einem Minimum in Landschaften, die nur aus Plenterwäldern zusammengesetzt sind (Abb. 3b).

Die Artengemeinschaften der Bewirtschaftungssysteme ergänzen sich demnach über alle Gruppen hinweg nur in geringem Masse; die unter-

schiedlichen Altersphasen im Altersklassenwald beherbergen einen Großteil des Artenpools der beiden anderen Systeme.

Sechs der 14 untersuchten taxonomischen Gruppen reagieren signifikant auf eine Veränderung der Landschaftszusammensetzung, dabei zeigen Spinnen, Käfer, Gefäßpflanzen und Vögel die stärkste Reaktion (Abb. 4). Mit Ausnahme der Vögel, die von einem Anteil von 20 % unbewirtschafteter Wälder in einer sonst von Altersklassenwäldern dominierten Landschaft profitieren, zeigen alle genannten Gruppen ein Maximum in reinen Altersklassenwald-Landschaften. Totholzersetzende Pilze erreichen hingegen die höchste Artenvielfalt in einer nicht mehr genutzten Waldlandschaft, während Bakterien im Plenterwald das Maximum der Artenvielfalt aufweisen. Das Minimum findet sich mit Ausnahme der Weberknechte bei allen Artengruppen stets in einer reinen Plenterwald-Landschaft oder einer Landschaft, die ausschliesslich aus Prozessschutzflächen besteht, die seit wenigen Jahrzehnten ungenutzt sind (Abb. 4).

Rückschlüsse auf die Waldbewirtschaftung

Unsere Auswertung zeigt, dass eine Mischung ausschliesslich kleinflächig selektiver waldbaulicher Verfahren mit Wäldern nach Nutzungsaufgabe die Gesamtbiodiversität auf der Landschaftsebene im Vergleich zu traditionellen Schirmschlagverfahren nicht fördert. Schirmschlagverfahren, die auf Bestandesebene operieren (in unserer Landschaft zwischen 8–18 ha gross) und zu Beständen in unterschiedlichen Altersphasen führen, scheinen dagegen einen hohen Anteil der erfassten regionalen Artendiversität zu fördern. Entscheidend dafür sind wahrscheinlich die grösseren Schwankungsbreiten in den abiotischen Umweltbedingungen zwischen den Beständen im Altersklassenwald im Vergleich zum Plenterwald oder den noch relativ jungen Prozessschutzflächen (Abb. 5), die unterschiedlichsten Arten Lebensraum bieten (HILMERS *et al.* 2018).

Für einzelne Artengruppen wirkt sich auch das Vorhandensein nicht bewirtschafteter Wälder bereits wenige Jahrzehnte nach der Aufgabe der forstlichen Nutzung positiv auf die Arten-

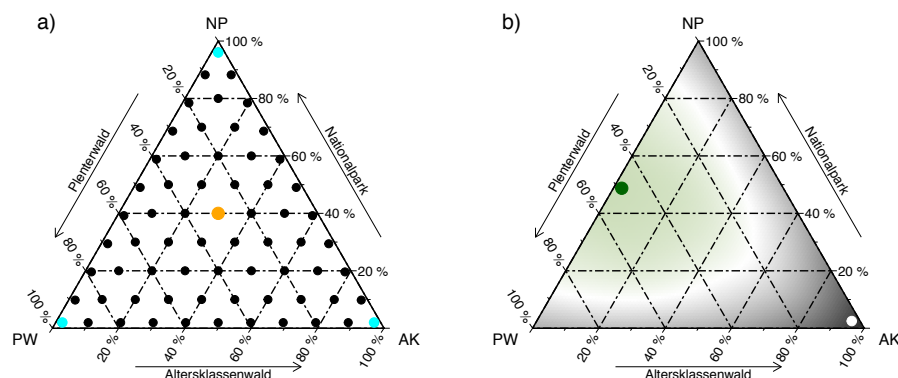


Abb. 2. a) Ternär-Diagramm zur Illustration von 66 Landschaftszusammensetzungen (Punkte) mit unterschiedlichen Anteilen der drei Bewirtschaftungssysteme in 10 %-Schritten. Die Ecken des Dreiecks repräsentieren hypothetische Waldlandschaften, die zu 100 % aus Plenterwäldern (PW), Altersklassenwäldern (AK) oder Flächen des Nationalparks (NP) bestehen (hellblaue Punkte). Die Seiten des Dreiecks zeigen Mischungen zweier Bewirtschaftungssysteme. Zum Mittelpunkt des Dreiecks besteht eine hypothetische Landschaft aus allen drei Systemen (der orange Mittelpunkt zeigt eine Waldlandschaft, die zu 40 % aus Flächen des Nationalparks und zu je 30 % aus Altersklassenwäldern und Plenterwäldern besteht). b) Zur Visualisierung der Artenvielfalt in Abhängigkeit von der Landschaftszusammensetzung wurden Farbgradienten ermittelt. Ausgehend vom Median nimmt die Farbsättigung hin zu minimaler (grau, weisser Punkt) und maximaler (grün, grüner Punkt) Artenvielfalt zu. Das Beispieldiagramm zeigt eine maximale Artenvielfalt in einer hypothetischen Waldlandschaft, die zu je 50 % aus Plenterwäldern und Prozessschutzflächen besteht.

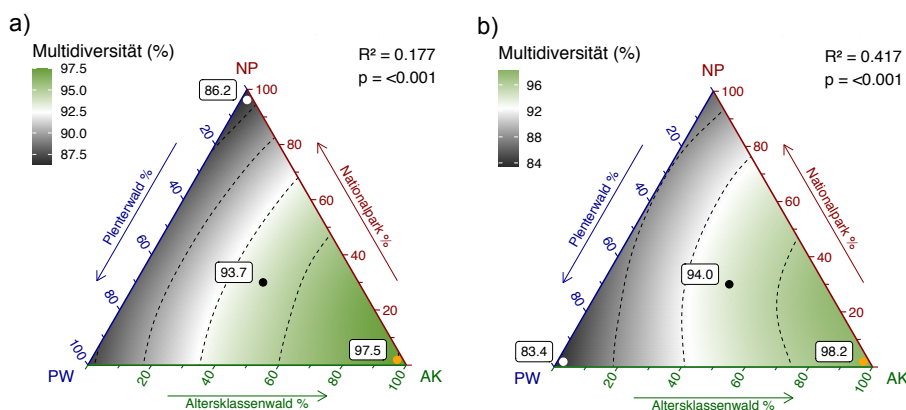


Abb. 3. Multidiversität in % a) unter Berücksichtigung aller vorkommenden Arten von 14 Organismengruppen und b) unter Berücksichtigung aller vorkommenden Waldspezialisten für sechs Organismengruppen (Gefäßpflanzen, Vögel, Fledermäuse, Käfer, Spinnen und Wanzen) in unterschiedlich zusammengesetzten Waldlandschaften. Wir variierten die Zusammensetzung der Landschaften in 10 %-Schritten mit jeweils 10 Plots je Landschaftszusammensetzung und 1000 Wiederholungen. Ausgehend vom Median (weisser Bereich) nimmt die Farbsättigung in Richtung minimaler (grau, weisser Punkt) und maximaler (grün, oranger Punkt) Multidiversität der Landschaft zu. Der schwarze Punkt markiert die aktuelle Landschaftszusammensetzung im Hainich-Dün (30 % PW, 40 % AK, 30 % NP).

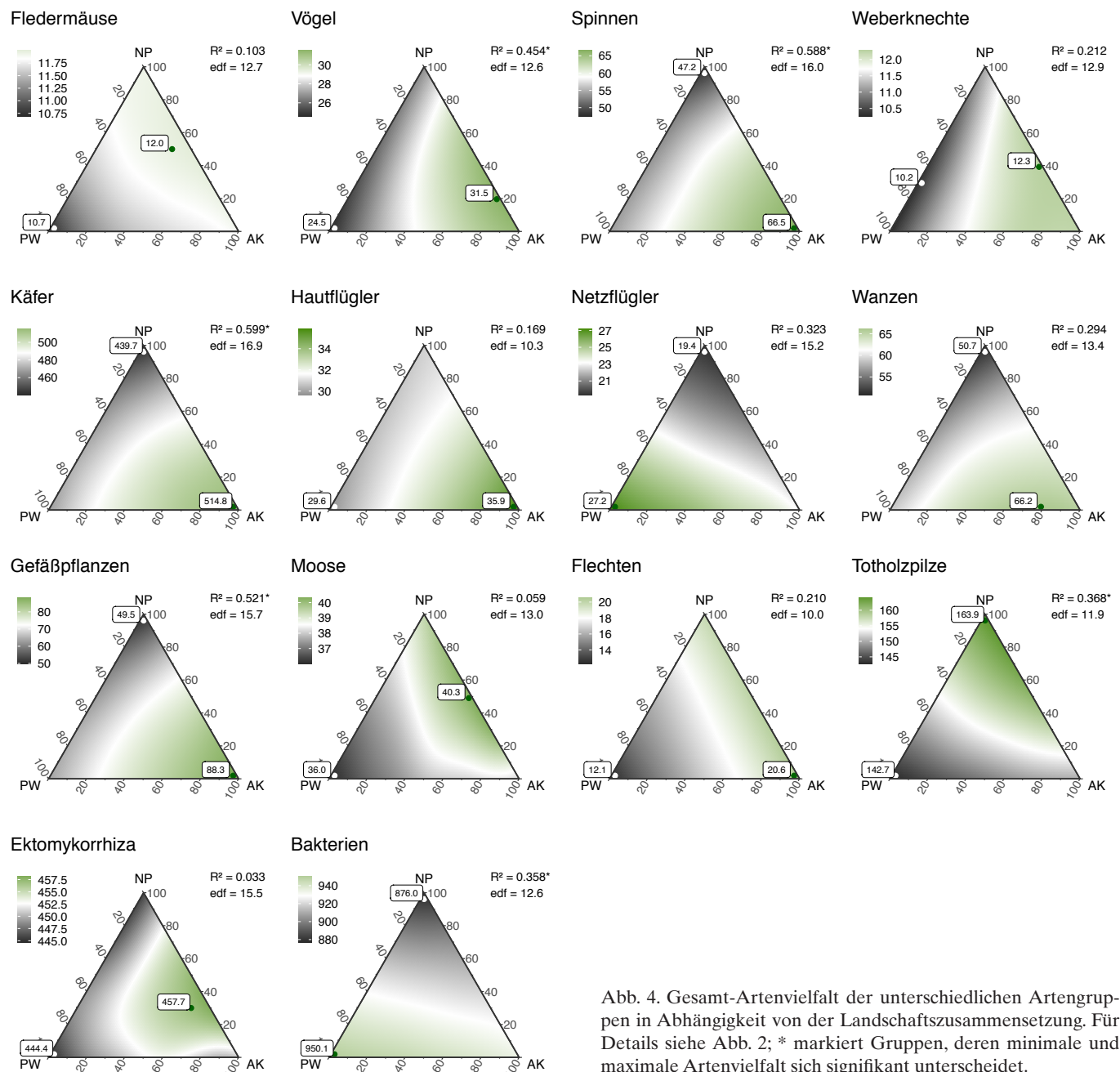


Abb. 4. Gesamt-Artenvielfalt der unterschiedlichen Artengruppen in Abhängigkeit von der Landschaftszusammensetzung. Für Details siehe Abb. 2; * markiert Gruppen, deren minimale und maximale Artenvielfalt sich signifikant unterscheidet.

vielfalt aus (Vögel, totholzersetzende Pilze), was die generelle Bedeutung von Prozessschutzflächen in Waldlandschaften unterstreicht. Dabei muss ausserdem berücksichtigt werden, dass die untersuchten Flächen im Nationalpark Hainich noch deutlichen Zuwachs zeigen, durch ein dichtes Kronendach gekennzeichnet sind, die Zerfallsphase noch nicht erreicht haben und daher zum Zeitpunkt der Arterfassung relativ geringe Mengen an Totholz aufwiesen (Tab. 1). Störungen wie Windwurf und Trockenstress in den letzten Jahren werden hier sicher zu einem Anstieg der Totholz mengen und einer Erhöhung der Heterogenität in den abioti-

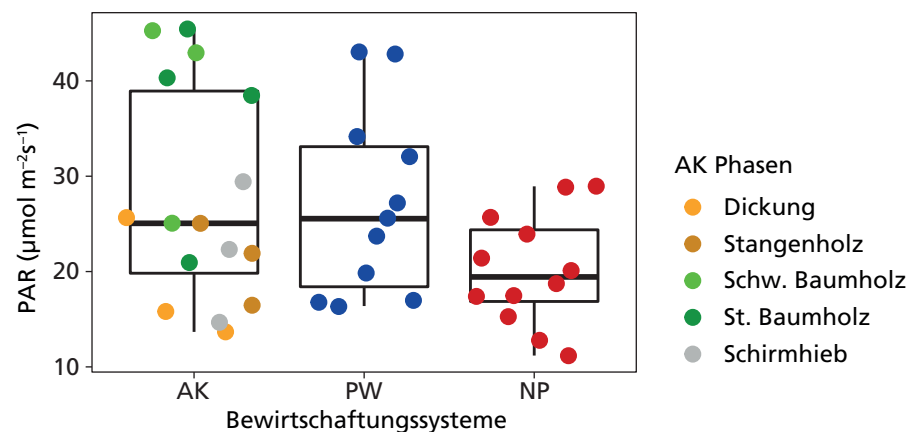


Abb. 5. Lichtverfügbarkeit (PAR) 2 m über dem Boden für die unterschiedlichen Bewirtschaftungssysteme (AK = Altersklassenwald, PW = Plenterwald, NP = Nationalpark). Angegeben sind tägliche Mittelwerte erfasst zwischen 7h und 11h sowie 14h und 18h vom 13. bis 16. Juli 2018. Für den Altersklassenwald sind die unterschiedlichen Altersphasen aufgeführt.

schen Bedingungen führen, mit zu erwartenden positiven Effekten auf die Biodiversität. Mit zunehmender Zeit seit Aufgabe der Nutzung ist in den kommenden Jahrzehnten mit weiteren grossen Änderungen hin zu einer erhöhten Biodiversität zu rechnen.

Die Nutzung der angrenzenden Wirtschaftswälder sollte sich jedoch nicht auf kleinflächige Kronendachöffnungen beschränken, die allein eine hohe strukturelle Vielfalt innerhalb eines Bestandes anstrebt. Effizienter für die Biodiversität auf Landschaftsebene scheint vielmehr ein Mosaik unterschiedlicher Umweltbedingungen zwischen Waldbeständen zu sein, mit einem Wechsel von Waldentwicklungsphasen und damit einem Wechsel von eher offenen und geschlossenen Kronendächern auch im Buchenwald. Unsere Analyse zeigt insgesamt, dass das traditionelle Schirmschlagverfahren im Hainich die Biodiversität bisher besser fördert als der Plenterwald.

2.2 Rein- und Mischbestände in den Exploratorien Schorfheide-Chorin und Schwäbische Alb

Um die Bedeutung von Mischbeständen aus Laub- und Nadelholz im Vergleich zu Reinbeständen für die Biodiversität von Gefässpflanzen, Moosen und Flechten zu untersuchen, konzentrierten wir uns auf die Baumarten Rotbuche und Waldkiefer im Exploratorium Schorfheide-Chorin und Rotbuche und Gemeine Fichte im Exploratorium Schwäbische Alb. Wir nutzten dafür 400 m²-Vegetationsaufnahmen, die auf den GPs der beiden Exploratorien angefertigt wurden, und klassifizierten die Aufnahmeflächen als Rein- oder Mischbestand basierend auf der Zusammensetzung der Baumschicht (>5 m Höhe). Wenn Buche, Kiefer und Fichte jeweils einen Anteil >90 % am Deckungsgrad der Baumschicht aufwiesen, wurden diese Flächen als Reinbestände klassifiziert. In Mischbeständen nahmen Buche und die entsprechende Nadelholzart insgesamt einen Anteil >70 % am Deckungsgrad der Baumschicht ein, während der Anteil anderer Baumarten <10 % liegen musste. Die Mischbestände repräsentierten demnach einen weiten Gradienten von Buchen-Dominanz zu Nadel-

holz-Dominanz, wobei für die Kombination Buche/Kiefer Aufnahmeflächen mit Buchen-Dominanz überwogen, während die meisten Aufnahmeflächen für die Kombination Buche/Fichte eine Gleichverteilung beider Arten aufwiesen. Wir berücksichtigten nur Aufnahmeflächen mit einer Baumschichtdeckung von >30 % (für weitere Details siehe HEINRICHS *et al.* 2019).

Alle Untersuchungsflächen befanden sich in Altersklassenwäldern, jedoch mit unterschiedlicher Entstehungsgeschichte. Die Buchenwälder gehen auf Naturverjüngung im Schirmschlagverfahren zurück und stocken in der Regel auf alten Waldstandorten. Die Nadelholzreinbestände entstanden überwiegend durch Pflanzung nach Kahlschlag. Buchen-Kiefern-Mischbestände gehen auf das frühe 20. Jahrhundert zurück, als die Buche zur Bodenverbesserung in Kiefernbestände eingebracht wurde, und bilden daher überwiegend zweischichtige Bestände (SCHALL *et al.* 2018b). Die Fichte in den Mischbeständen ist ca. 15 bis 25 Jahre jünger als die Buche und wurde in Bestandeslücken der Buche eingebracht. Die Mischungen repräsentieren demnach einzelbaumweise beziehungsweise trupp- bis gruppenweise Mischungen. Die Buchenrein- und Mischbestände wiesen meist ein höheres Bestandesalter auf als die Nadelholzreinbestände. Alle Bestände sind als schwache bis starke Baumhölzer zu klassifizieren.

Ziel der Auswertung war es herauszufinden, welche Kombination aus Rein- und Mischbeständen in einer Waldlandschaft zu einer maximalen Artenvielfalt von Gefässpflanzen, Flechten und Moosen führt, und damit zu prüfen, ob die Annahme zutrifft, dass mit einem möglichst hohen Anteil an Mischbeständen in einer Landschaft die Biodiversität steigt. Auch dazu haben wir analog zu Abbildung 2 66 hypothetische Landschaften generiert, die sowohl ausschliesslich aus Buchen-Nadelholz- Mischbeständen, Buchen- oder Nadelholzreinbeständen bestehen (jeweils die Ecken des Terniär-Diagramms) als auch aus allen denkbaren Kombinationen dieser drei Bestandestypen in 10%-Schritten. Für jede Landschaft wurde die Gesamtartenvielfalt (Gamma-Diversität) errechnet. Da für die drei Organismengruppen (Gefässpflanzen, Moose, Flechten) eine un-

terschiedliche Anzahl an Aufnahmeflächen zur Verfügung stand, wird jede Landschaft je Organismengruppe durch eine unterschiedliche Anzahl von Untersuchungsflächen repräsentiert. Wir untersuchten die Reaktion der Gesamtartenvielfalt auf die Zusammensetzung der Bestandestypen sowohl für die einzelnen Artengruppen als auch für die Multidiversität (vgl. Kap. 2.1).

Fördern Mischbestände mit Buche die Biodiversität auf der Landschaftsebene?

Über alle drei Artengruppen hinweg zeigt sich für beide Regionen der Vorteil einer Mischung von Reinbeständen der beiden Baumarten auf der Landschaftsebene gegenüber Baumartenmischungen innerhalb eines Bestandes (Abb. 6). Dabei war vor allem der Unterschied für die Baumartenkombination Buche und Kiefer deutlich mit einer um 19,8 % reduzierten Multidiversität in Mischbeständen im Vergleich zu einer Mischung von Reinbeständen. Diese weist mit 99,7 % fast den gesamten berücksichtigten Artenpool auf. Für die Baumartenkombination Buche und Fichte reduzieren Mischbestände beider Baumarten die Diversität nur um 5,9 % im Vergleich zu einer Landschaft mit beiden Reinbestandstypen. Es kommen maximal jedoch nur 93,3 % des Artenpools vor, was auf eine gegensätzliche Reaktion von Gefässpflanzen und Flechten auf die Landschaftszusammensetzung zurückzuführen ist.

Für die Gefässpflanzen liegt die Gesamt-Artenvielfalt in einer hypothetischen Reinbestands-Landschaft stets höher als in einer Landschaft aus Mischbeständen mit Buche. Für die Schwäbische Alb liegt das Maximum dabei eindeutig in Landschaften aus Fichtenreinbeständen, während in Landschaften mit Buchenreinbeständen 42,4 % weniger Arten auftreten (Abb. 7a). Reine Mischbestandslandschaften reduzieren die Landschaftsdiversität um 22,5 %.

Für die Schorfheide-Chorin zeigt eine Landschaft aus gleichen Anteilen von Buchen- und Kiefernreinbeständen eine maximale Artenvielfalt der Gefässpflanzen, die sich jedoch nicht signifikant von Landschaften mit Buchenreinbeständen unterscheidet (-7,8 %). Auch reine Kiefern-Land-

schaften weisen nur 14,3 % weniger Arten im Vergleich zum Maximum auf, während reine Mischbestandslandschaften die Gesamt-Artenvielfalt der Gefäßpflanzen um 31,5 % verringern (Abb. 7b).

Die Ergebnisse beider Baumarten-Kombinationen bestätigen sich für die Gefäßpflanzen auch in zwei weiteren Regionen Deutschlands (Solling und nordwestdeutsches Tiefland) auf bodensauren Standorten (HEINRICH *et al.* 2019).

Charakteristische Gefäßpflanzenarten der Nadelwälder sind dabei eher Generalisten mit höheren Ansprüchen an die Lichtverfügbarkeit, während in den Buchen- und Buchen-Nadelholzmischwäldern der Anteil an Arten geschlossener Wälder höher ist (HEINRICH *et al.* 2019). Zurückführen lässt sich dies u. a. auf Unterschiede in der Kronendeckung, die sich auf Ebene der Bestände gegensätzlich auf Artenreichtum und Spezialisierungsgrad verschiedener Artengruppen auswirkt (PENONE *et al.* 2019).

Die gefundenen Muster sind abhängig von der Anzahl an exklusiven Arten, die nur in einem bestimmten Bestandestyp gefunden werden. Diese Zahl nimmt in der Regel mit grösserem Kartieraufwand ab, solange es sich bei den gefundenen exklusiven Arten nicht um eindeutige Indikatoren für bestimmte Bestandestypen handelt. Für die vorliegenden Daten zeigt sich jedoch, dass das Ergebnis stabil ist, wenn man die exklusiven Arten über der Anzahl berücksichtigter Plots aufträgt (Abb. 8).

Auch für Moose und Flechten auf der Schwäbischen Alb sind Reinbestandslandschaften artenreicher als Mischbestandslandschaften (Abb. 9a, c). Das Maximum an Moosarten wird in einer hypothetischen Landschaft mit gleichen Anteilen an Buchen- und Fichtenreinbeständen erreicht, während eine reine Fichtenlandschaft die Artenvielfalt um 16,3 %, eine reine Mischbestandslandschaft um 14,4 % und eine reine Buchenlandschaft um 11,6 % reduziert. Flechten zeigen dagegen ein Maximum in einer Buchenlandschaft, während Mischbestände die Artenvielfalt um 10,8 %, Fichtenbestände sogar um 45,1 % reduzieren.

Auch wenn die Ternär-Diagramme für die Schorfheide andeuten, dass eine Kombination aus Buchen- und Kie-

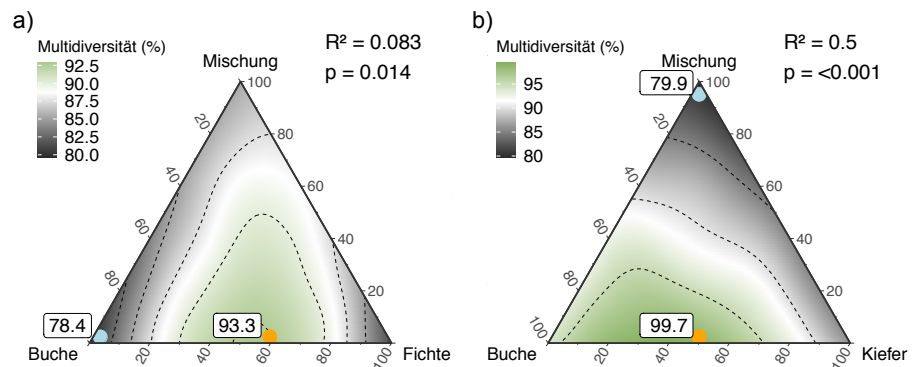


Abb. 6. Multidiversität in % für a) die Schwäbische Alb und b) für die Schorfheide-Chorin für eine Kombination von Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten in Landschaften, die zu unterschiedlichen Anteilen aus Mischbeständen und Reinbeständen aufgebaut sind. Für jede Landschaft wurden auf der Schwäbischen Alb 10 Plots (mit 66-facher Wiederholung) und in der Schorfheide-Chorin 22 Plots zufällig gezogen (mit 1000-facher Wiederholung). Ausgehend vom Median (weisser Bereich) nimmt die Farbsättigung in Richtung minimaler (grau, hellblauer Punkt) und maximaler (grün, oranger Punkt) Multidiversität der Landschaft zu.

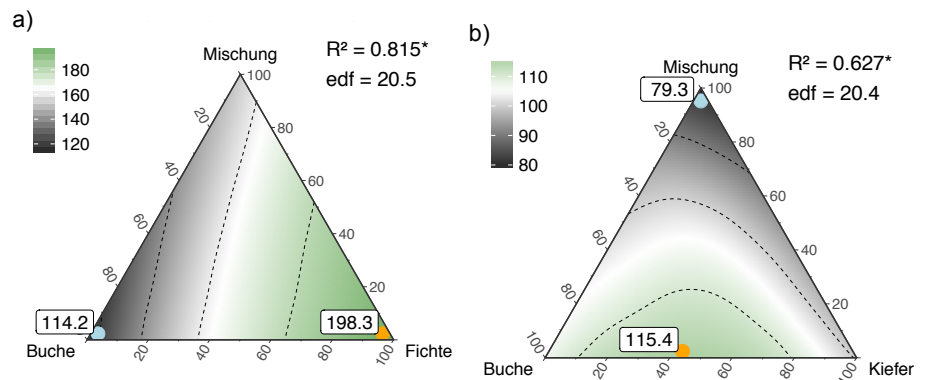


Abb. 7. Gesamt-Artenvielfalt von Gefäßpflanzen in Landschaften, die zu unterschiedlichen Anteilen aus a) Mischbeständen aus Buche und Fichte und entsprechenden Reinbeständen auf der Schwäbischen Alb und b) Mischbeständen aus Buche und Kiefer und entsprechenden Reinbeständen in der Schorfheide-Chorin aufgebaut sind. Die Landschaftszusammensetzung variiert in 10 %-Schritten. Landschaften werden auf der Schwäbischen Alb durch 37 Plots und in der Schorfheide-Chorin durch 58 Plots in den entsprechenden Zusammensetzungen repräsentiert. Ausgehend vom Median (weisser Bereich) nimmt die Farbsättigung in Richtung minimaler (grau, hellblauer Punkt) und maximaler (grün, oranger Punkt) Artenvielfalt der Landschaft zu. *markiert signifikante Unterschiede zwischen minimaler und maximaler Artenvielfalt.

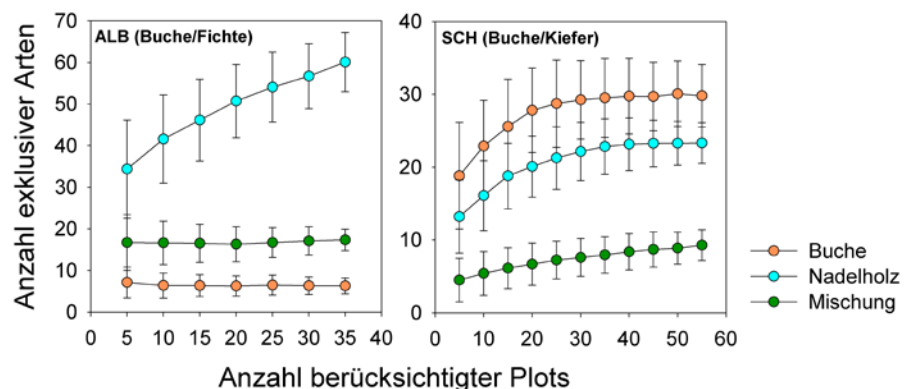


Abb. 8. Anzahl exklusiver Gefäßpflanzenarten je Bestandestyp in Abhängigkeit der berücksichtigten Plotzahlen (Mittelwert $\pm$ Standardabweichung aus 1000 Wiederholungen) auf der Schwäbischen Alb (ALB, links) und in der Schorfheide-Chorin (SCH, rechts).

fernreinbeständen auf der Landschaftsebene die Diversität von Moosen und Flechten erhöht, sind die Unterschiede zwischen minimaler und maximaler Artenzahl nicht signifikant (Abb. 9b,

d). Allerdings zeigt Abb. 10, dass sich der Trend bei den Moosen mit zunehmendem Kartieraufwand verfestigt. Vergleichbar mit den Gefäßpflanzen ist der Anteil an Arten der geschlos-

senen Wälder in den Buchen- und Buchen-Nadelholz-Mischbeständen auch für die Kryptogamen höher als in den Nadelwäldern (HEINRICHS *et al.* 2019).

Rückschlüsse für die Waldbewirtschaftung

Die untersuchten Mischbestände von Nadelbaumarten mit Buche zeigen für die untersuchten Gruppen keinen positiven Effekt auf die Artenvielfalt im Vergleich zu einer Mischung von Reinbeständen beider Baumarten auf der Landschaftsebene. Insbesondere Buchen- und Kiefernreinbestände ergänzen sich in ihrer Artenzusammensetzung, was vorrangig auf Unterschiede in der Kronendeckung und folglich der Lichtverfügbarkeit, sowie auf Unterschiede in der Streuauflage zurückzuführen ist. So bietet eine Mischung aus Reinbeständen sowohl Arten geschlossener Wälder als auch Generalisten Lebensraum. Dagegen sind die abiotischen Umweltbedingungen in Buchen-Kiefern-Mischbeständen weitgehend vergleichbar mit jenen in Buchenbeständen, dennoch scheinen sie nicht die gleichen Habitat-Qualitäten wie reine Buchenwälder bereitzustellen. In Mischung mit Kiefer können Buchen von einer geringeren intraspezifischen Konkurrenz profitieren und so ihr Kronendach weiter ausdehnen (JUCKER *et al.* 2015; PRETZSCH *et al.* 2016). Während eine optimierte Nutzung des Kronenraums die Produktivität erhöhen kann oder ein feuchtes Waldinnenklima aufrechterhält, kann

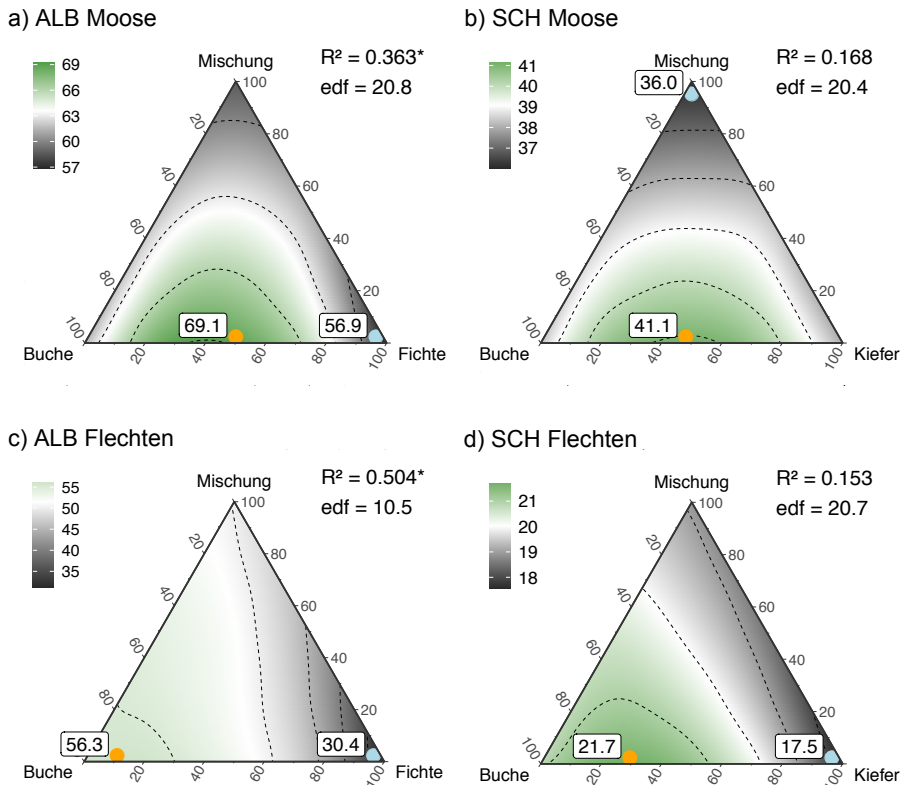


Abb. 9. Gesamt-Artenvielfalt von Moosen (a, b) und Flechten (c, d) in Landschaften, die zu unterschiedlichen Anteilen aus Mischbeständen aus Buche und Fichte und entsprechenden Reinbeständen auf der Schwäbischen Alb (a, c) und Mischbeständen aus Buche und Kiefer und entsprechende Reinbeständen in der Schorfheide-Chorin (b, d) aufgebaut sind. Die Landschaftszusammensetzung variiert in 10%-Schritten. Landschaften werden durch a) 26 Plots, b) 36 Plots, c) 10 Plots und d) 22 Plots repräsentiert. Die Plotzusammensetzung wurde je Landschaft 1000-mal wiederholt (für Flechten auf der Alb mit 66 Wiederholungen). Weitere Details siehe Abb. 7.

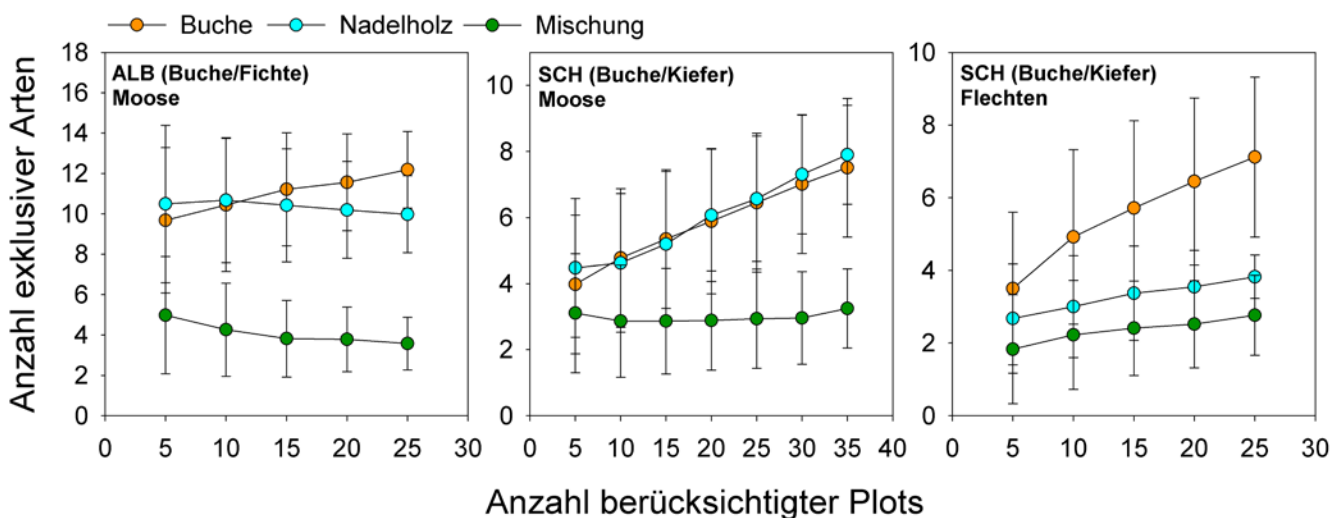


Abb. 10. Anzahl exklusiver Moos- bzw. Flechtenarten je Bestandestyp in Abhängigkeit der berücksichtigten Plotzahlen (Mittelwert $\pm$ Standardabweichung aus 1000 Wiederholungen) auf der Schwäbischen Alb (ALB) und in der Schorfheide-Chorin (SCH). Für Flechten auf der Alb standen nur insgesamt 12 Plots zur Verfügung, daher wurde diese Gruppe hier nicht berücksichtigt.



Abb. 11. Beispiel eines Buchen-Kiefern-Bestandes im Pfälzerwald (Rheinland-Pfalz).

das weiter verringerte Lichtangebot zu einem Verlust an Bodenvegetation führen (Abb. 11). Im Mischbestand kann, im Vergleich zum Buchenreinbestand, zudem eine erhöhte Interzeption im Winter zu trockeneren Bedingungen im Frühjahr führen. Eine höhere unterirdische Komplementarität zwischen Buche und Kiefer mag ausserdem die Wurzelkonkurrenz für die Bodenvegetation erhöhen und damit die Wasser- sowie die Nährstoffverfügbarkeit weiter verringern (BRASSARD *et al.* 2013).

Dass in Buchen-Kiefern-Mischbeständen sowohl Arten der Kiefernwälder als auch der Buchenwälder teilweise fehlen, deutet für die Biodiversität auf negative Effekte zwischen den beteiligten Baumarten hin, die zu einem Artenverlust der Gefäßpflanzen in Höhe von 30 % führen können. Hier wirkt sich vermutlich auch die starke Zweischichtigkeit der untersuchten Bestände negativ aus, die sich aufgrund

der Entstehungsgeschichte und der hohen Konkurrenzkraft der Buche gegenüber der Kiefer ergibt. In den untersuchten Buchen-Fichten-Mischbeständen ist die Dominanz der Buche geringer und sie nehmen eine intermediäre Stellung zwischen beiden Reinbeständen ein. Sie erreichen jedoch nicht deren Maximalwerte. Interaktionen zwischen Baumarten im Bestand können also negativ sein oder sind zu klein, um die Biodiversität auf der Landschaftsebene positiv zu beeinflussen, insbesondere, wenn die Buche als konkurrenzkräftigste Baumart in Mitteleuropa beteiligt ist. Sicher ergäbe sich bei weniger konkurrenzstarken und weniger beschattenden Baumarten als der Buche ein anderes Bild. Insbesondere die Eiche kann aufgrund ihres relativ lichten Kronendachs und der hohen Bedeutung für die faunistische Diversität eine wichtige Alternative zur Buche z.B. in Form von Ei-

chen-Kiefern-Mischbeständen darstellen. Entsprechend dürften sich bei der Untersuchung von Mischbeständen aus Eiche und Nadelbaumarten andere Muster zeigen, als sie hier für buchen-dominierte Mischbestände beschrieben wurden. Weitere Untersuchungen mit verschiedenen Laub- und Nadelholzkombinationen sind daher nötig, um generalisierte Aussagen treffen zu können. Dabei sollten auch verstärkt Bestände mit einer höheren Baumartenvielfalt als im vorliegenden Fall einbezogen werden, die zumindest auf Bestandesebene einen positiven Einfluss auf die Artenvielfalt verschiedener Organismengruppen zeigten (AMPOORTER *et al.* 2020). Auch beschränken sich unsere Auswertungen bislang nur auf die floristische Diversität und lassen sich nur bedingt auf andere Artengruppen übertragen. Die ähnlich gerichtete Reaktion unterschiedlicher trophischer Gruppen (Gefäßpflanzen, Käfer,

Spinnen) auf das Vorhandensein unterschiedlicher Altersphasen im Hainich (vgl. Abb. 4) deutet jedoch darauf hin, dass sich die Diversität (und Abundanz) von Primärproduzenten in einer Waldlandschaft auch positiv auf höhere trophische Ebenen auswirken kann (siehe auch LEIDINGER *et al.* 2019; SCHALL *et al.* 2020). Auch erste Auswertungen verschiedener Artengruppen in der Schorfheide-Chorin sprechen für eine Kaskadenwirkung.

Waldumbau mit der Buche sollte daher zumindest mit Blick auf die floristische Diversität aber auch darüber hinaus nicht flächendeckend erfolgen, sondern Partien anderer Baumarten erhalten, um die unterschiedlichen Ressourcen, die durch die Baumarten bereitgestellt werden, zu sichern und die positiven Effekte auf die Biodiversität zu nutzen. Die optimale Mischungsform der Baumarten (z.B. Einzelmischung vs. trupp-, gruppen-, horstweise Mischung oder darüber hinaus) unter Berücksichtigung von Ausbreitungslimitierungen verschiedener Arten sowie Aspekten der Stabilität von Beständen sollte wichtiger Bestandteil zukünftiger Forschungsarbeiten sein.

3 Schlussfolgerungen und Ausblick

Anhand der Daten der Biodiversitäts-Exploratorien lässt sich bislang weder ein positiver Effekt kleinflächig selektiver Holznutzungen in Kombination mit Prozessschutzflächen, noch ein positiver Effekt einer Erhöhung des Anteils an Mischbeständen mit Buche in einer Waldlandschaft auf die Biodiversität nachweisen, wobei sich unsere Aussagen auf die untersuchten Bewirtschaftungs- und Bestandestypen in der buchendominierten Laubwaldzone Mitteleuropas beschränken. Dennoch widersprechen unsere Ergebnisse gängigen Annahmen von Politik und Naturschutz (siehe Kap. 1) und sprechen für eine differenziertere Sichtweise. Die Ergebnisse betonen vielmehr die Bedeutung der räumlichen Skala und der Ressourcenheterogenität und -verfügbarkeit in Waldlandschaften für die Biodiversität, die sich in einem Nebeneinander offener und geschlossener Bestände sowie im Vorhandensein

unterschiedlicher Reinbestände bzw. Reinbestandpartien, die sich u. a. ebenfalls in ihrer Lichtverfügbarkeit unterscheiden, widerspiegelt. Natürlich bedeutet dies nicht, auf Mischbestände, deren Begründung und Weiterentwicklung aus anderen Gründen notwendig sind, grundsätzlich zu verzichten.

Der positive Einfluss unterschiedlicher Altersphasen (realisiert in Altersklassenwäldern) und unterschiedlicher Reinbestände auf die Diversität in unseren hypothetischen Waldlandschaften zeigt, dass die Schaffung reich strukturierter, ungleichaltriger Bestände oder naturnäherer Mischbestände alleine nicht ausreicht, um das Gros der Artenvielfalt zu erhalten. Dies erfordert vielmehr Strukturen, die die verschiedenen Ansprüche der Arten an Umweltbedingungen oder Habitatverfügbarkeit berücksichtigen. Das gilt sowohl für Waldspezialisten als auch für Generalisten, die den Wald in einer intensiv genutzten Kulturlandschaft als Refugium nutzen können (KRIEBITZSCH *et al.* 2013). Eine ausschliessliche Fokussierung auf kleinflächige Hiebsführungen zur Schaffung strukturreicher Bestände wird sich dagegen auf die Artenvielfalt auf der Landschaftsebene eher negativ auswirken, da sie über die Bestandesebene hinaus zu einer strukturellen Homogenisierung führen. Zunehmende natürliche Störungen (SENF *et al.* 2018), die in der ursprünglichen Flächenauswahl der Biodiversitäts-Exploratorien nicht einbezogen wurden, werden aber auch hier natürlicherweise in Zukunft mit hoher Wahrscheinlichkeit zu einer höheren strukturellen Vielfalt auf der Landschaftsebene beitragen.

Bereits wenige Jahrzehnte nach der Nutzungsaufgabe wird die Bedeutung von Prozessschutzflächen in einer Landschaft für die Biodiversität bestimmter Gruppen sichtbar, während sie für andere noch keinen Effekt zeigt. Mit fortschreitender Seneszenz der Wälder und unter Berücksichtigung aktueller Störungsereignisse wird vor allem die Entwicklung in den Prozessschutzflächen einen spannenden Aspekt der Biodiversitäts-Exploratorien in den nächsten Jahren bilden. So ist anzunehmen, dass sich dort die Artenvielfalt mit der zunehmenden Heterogenität der Bestandesstrukturen erhöhen wird und insbesondere Arten mit

hohem Spezialisierungsgrad und Habitatanspruch (z.B. Urwald-Reliktarten) profitieren werden, die im Wirtschaftswald kaum oder nicht vorkommen (ECKELT *et al.* 2018). Dennoch zeigen die Ergebnisse, dass viele Artengruppen in Prozessschutzflächen zunächst einen Diversitätsverlust gegenüber den umgebenden Wirtschaftswäldern zeigen. Daher ist die mit der Erweiterung von Prozessschutzflächen häufig verbundene Erwartung einer raschen Erhöhung der Biodiversität wenig realitätsnah, da damit zwar einige Artengruppen gefördert werden, dies jedoch auf Kosten vieler anderer Gruppen geht (NEESON *et al.* 2018; SABATINI *et al.* 2019).

Unsere Auswertungen beziehen sich auf Buchenwälder in einer Buchenwaldlandschaft bzw. auf bestimmte Baumartenzusammensetzungen unter Beteiligung der Buche. Zwar deuten auch Untersuchungen in Eichenwäldern auf die Bedeutung eines Nebeneinanders offener und geschlossener Bestandesbereiche für unterschiedliche Artengruppen hin (SEBEK *et al.* 2015), weitere landschaftsökologische Untersuchungen sind jedoch nötig, um baumartenspezifische Reaktionen und allgemein gültige Muster zu identifizieren. Ein Weg, unsere Ergebnisse in Waldlandschaften anderer Zusammensetzung und Konfiguration zu prüfen, könnte die Nutzung des hier vorgestellten Resampling-Ansatzes sein. Insbesondere die Frage nach der optimalen Flächengröße und Vernetzung unterschiedlicher Altersphasen oder Baumartenpartien, unter Berücksichtigung der Ausbreitungslimitierung und der Ansprüche an Habitatmengen bestimmter Arten, um lebensfähige Populationen zu erhalten, ist noch weitgehend ungeklärt. Die Einbeziehung weiterer Baumarten und Baumartenzusammensetzungen kann ausserdem wichtige Hinweise auf den Einfluss von Baumartenvielfalt und Baumartenidentität auf die Biodiversität unter sich ändernden Umwelteinflüssen liefern.

4 Literatur

- ALLAN, E.; BOSSDORF, O.; DORMANN, C.F.; PRATI, D.; GOSSNER, M.M.; TSCHARNTKE, T.; BLÜTHGEN, N.; BELLACH, M.; BIRKHOFER, K.; BOCH, S.; BÖHM, S.; BÖRSCHIG, C.; CHATZINOTAS, A.; CHRIST, S.; DANIEL, R.; DIEKÖTTER, T.; FISCHER, C.; FRIEDL, T.; GLASER, K.; HALLMANN, C.; HODAC, L.; HÖLZEL, N.; JUNG, K.; KLEIN, A.M.; KLAUS, V.H.; KLEINEBECKER, T.; KRAUSS, J.; LANGE, M.; MORRIS, E.K.; MÜLLER, J.; NACKE, H.; PAŠALIĆ, E.; RILLIG, M.C.; ROTHENWÖHRER, C.; SCHALL, P.; SCHERBER, C.; SCHULZE, W.; SOCHER, S.A.; STECKEL, J.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TÜRKE, M.; WEINER, C.N.; WERNER, M.; WESTPHAL, C.; WOLTERS, V.; WUBET, T.; GOCKEL, S.; GORKE, M.; HEMP, A.; RENNER, S.C.; SCHÖNING, I.; PFEIFFER, S.; KÖNIG-RIES, B.; BUSCOT, F.; LINSENMAIR, E.; SCHULZE, E.-D.; WEISSER, W.W.; FISCHER, M., 2014: Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111, 1: 308–313.
- AMMER, C., 2019: Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytol.* 221: 50–66.
- AMMER, C.; BICKEL, E.; KÖLLING, C., 2008: Converting Norway spruce stands with beech – a review on arguments and techniques. *Austrian J. For. Sci.* 125: 3–26
- AMMER, C.; SCHALL, P.; GOSSNER, M.M.; HEINRICHS, S.; BOCH, S.; PRATI, D.; JUNG, K.; BAUMGARTNER, V.; BLASER, S.; BÖHM, S.; BUSCOT, F.; DANIEL, R.; GOLDMANN, K.; KAISER, K.; KAHL, T.; LANGE, M.; MÜLLER, J.; OVERMANN, J.; RENNER, S.C.; SCHULZE, E.-D.; SIKORSKI, J.; TSCHAPKA, M.; TÜRKE, M.; WEISSER, W.W.; WEMHEUER, B.; WUBET, T.; FISCHER, M., 2017: Waldbewirtschaftung und Biodiversität: Vielfalt ist gefragt. *AFZ/Der Wald* 72, 17: 20–25.
- AMMPORTER, E.; BARBARO, L.; JACTEL, H.; BATES, L.; BOBERG, J.; CARNOL, M.; CASTAGNEYROL, B.; CHARBONNIER, Y.; DAWUD, S.M.; DECONCHAT, M.; DE SMEDT, P.; DE WANDELER, H.; GUYOT, V.; HÄT-TENSCHWILER, S.; JOLY, F.-X.; KORICHEVA, J.; MILLIGAN, H.; MUYS, B.; NGUYEN, D.; RATCLIFFE, S.; RAULUND-RASMUSSEN, K.; SCHERER-LORENZEN, M.; VAN DER PLAS, F.; VAN KEER, J.; VERHEYEN, K.; VESTERDAL, L.; ALLAN, E., 2020: Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos* 129: 133–146.
- ANGELSTAM, P.; PERSSON, R.; SCHLAEPFER, R., 2004: The sustainable forest management vision and biodiversity: barriers and bridges for implementation in actual landscapes. *Ecol. Bull.* 51: 29–49.
- BARBIER, S.; GOSSELIN, F.; BALANDIER, P., 2008: Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecol. Manag.* 254: 1–15.
- BARTSCH, N.; VON LÜPKE, B.; RÖHRIG, E., 2020: Waldbau auf ökologischer Grundlage. 8. Auflage, Stuttgart, Ulmer.
- BOLLMANN, K.; MÜLLER, J., 2012: Naturwaldreservate: welche, wo und wofür? *Schweiz. Z. Forstwes.* 163: 187–198.
- BOLLMANN, K.; BRAUNISCH, V., 2013: Integration oder Segregation: der Spagat zwischen der Produktion von Rohstoffen und dem Schutz der Biodiversität in europäischen Wäldern. In: KRAUS, D.; KRUMM, F. (Hrsg.) *Integrative Ansätze als Chance für die Erhaltung der Artenvielfalt in Wäldern*. European Forest Institute. 18–32.
- BMUB (Hrsg.), 2007: Nationale Strategie zur Biologischen Vielfalt. Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Berlin. 178 S.
- BRASSARD, B.W.; CHEN, H.Y.H.; CAVARD, X.; LANGANIÈRE, J.; REICH, P.B.; BERGERON, Y.; PARÉ, D.; YUAN, Z., 2013: Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *J. Ecol.* 101: 210–219.
- BRUNET, J.; FRITZ, Ö.; RICHNAU, G., 2010: Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. *Ecol. Bull.* 53: 77–94.
- BURRASCANO, S.; KEETON, W. S.; SABATINI, F. M.; BLASI, C., 2013: Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: a global review. *Forest Ecol. Manag.* 291: 458–479.
- CAVARD, X.; MACDONALD, S.E.; BERGERON, Y.; CHEN, H.Y.H., 2011: Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environ. Rev.* 19: 142–161.
- DROßSLER, L.; MEYER, P., 2006: Waldentwicklungsphasen in zwei Buchen-Urwaldreservaten in der Slowakei. *Forstarchiv* 77: 155–161.
- ECKELT, A.; MÜLLER, J.; BENSE, U.; BRUSTEL, H.; BUSSLER, H.; CHITTARO, Y.; CIZEK, L.; FREI, A.; HOLZER, E.; KADEJ, M.; KAHLEN, M.; KÖHLER, F.; MÖLLER, G.; MÜHLE, H.; SANCHEZ, A.; SCHAFFRATH, U.; SCHMIDEL, J.; SMOLIS, A.; SZALLIES, A.; NÉMETH, T.; WURST, C.; THORN, S.; CHRISTENSEN, R.H.B.; SEIBOLD, S., 2018: “Primeval forest relict beetles” of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *J. Insect Conserv.* 22: 15–28.
- EHBRECHT, M.; SCHALL, P.; AMMER, C.; FISCHER, M.; SEIDEL, D., 2019: Effects of structural heterogeneity on the diurnal temperature range in temperate forest ecosystems. *Forest Ecol. Manag.* 432: 860–867.
- FELTON, A.; LINDBLADH, M.; BRUNET, J.; FRITZ, Ö., 2010: Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecol. Manag.* 260: 939–947.
- FISCHER, M.; BOSSDORF, O.; GOCKEL, S.; HÄNSEL, F.; HEMP, A.; HESSENMÖLLER, D.; KORTE, G.; NIESCHULZE, J.; PFEIFFER, S.; PRATI, D.; RENNER, S.; SCHÖNING, I.; SCHUMACKER, U.; WELLS, K.; BUSCOT, F.; KALKO, E.K.V.; LINSENMAIR, K.E.; E.-D. SCHULZE; WEISSER, W.W., 2010: Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: The biodiversity exploratories. *Basic Appl. Ecol.* 11, 6: 473–485.
- GOSSELIN, M.; FOURCIN, D.; DUMAS, Y.; GOSSELIN, F.; KORBOULEWSKY, N.; TOÏGO, M.; VALLET, P., 2017: Influence of forest tree species composition on bryophytic diversity in mixed and pure pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) stands. *Forest Ecol. Manag.* 406: 318–329.
- HEINRICHS, S.; AMMER, C.; MUND, M.; BOCH, S.; BUDDE, S.; FISCHER, M.; MÜLLER, J.; SCHÖNING, E.-D.; SCHMIDT, W.; WECKESSER, M.; SCHALL, P., 2019: Landscape-scale mixtures of tree species are more effective than stand-scale mixtures for biodiversity of vascular plants, bryophytes and lichens. *Forests* 10, 1: 73.
- HILMERS, T.; FRIESS, N.; BÄSSLER, C.; HEURICH, M.; BRANDL, R.; PRETZSCH, H.; SEIDL, R.; MÜLLER, J., 2018: Biodiversity along temperate forest succession. *J. Appl. Ecol.* 55, 6: 2756–2766.
- HOBİ, M.L.; COMMARMOT, B.; BUGMANN, H., 2015: Pattern and process in the largest primeval beech forest of Europe (Ukrainian Carpathians). *J. Veg. Sci.* 26, 2: 323–336.
- JACTEL, H.; BAUHUS, J.; BOBERG, J.; BONAL, D.; CASTAGNEYROL, B.; GARDINER, B.; GONZALEZ-OLABARRIA, J.R.; KORICHEVA, J.; MEURISSE, N.; BROCKERHOFF, E.G., 2017: Tree

- diversity drives forest stand resistance to natural disturbances. *Curr. For. Rep.* 3: 223–243.
- JUCKER, T.; BOURIAUD, O.; COOMES, D.A., 2015: Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Funct. Ecol.* 29, 1078–1086.
- KORPEL, S., 1995: Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart/Jena/New York, G. Fischer.
- KNOKE, T.; AMMER, C.; STIMM, B.; MOSANDL, R., 2008: Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *Eur. J. Forest Res.* 127: 89–101.
- KRIEBITZSCH, W.-U.; BÜLTMANN, H.; VON OHEIMB, G.; SCHMIDT, M.; THIEL, H.; EWALD, J., 2013: Waldspezifische Vielfalt der Gefäßpflanzen, Moose und Flechten. In: KRAUS, D.; KRUMM, F. (Hrsg.) *Integrative Ansätze als Chance für die Erhaltung der Artenvielfalt in Wäldern*. European Forest Institute: 164–175.
- LEIDINGER, J.; SEIBOLD, S.; WEISSER, W.W.; LANGE, M.; SCHALL, P.; TÜRKE, M.; GOSSNER, M.M., 2019: Effects of forest management on herbivorous insects in temperate Europe. *Forest Ecol. Manag.* 437: 232–245.
- LINDENMAYER, D.B., 1999: Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecol. Manag.* 115, 2–3: 277–287.
- MACDONALD, S.E.; FENNIAC, T.E., 2007: Understorey plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecol. Manag.* 207, 242, 34–48.
- MACE, G.M.; NORRIS, K.; FITTER, A.H., 2012: Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.* 27, 1: 19–26.
- MESSIER, C.; PUETTMANN, K.; CHAZDON, R.; ANDERSSON, K.P.; ANGERS, V.A.; BROTONS, L.; FILOTAS, E.; TITTLER, R.; PARROTT, L.; LEVIN, S.A., 2015: From management to stewardship: viewing forests as complex adaptive systems in an uncertain world. *Conserv. Lett.* 8, 5: 368–377.
- NEESON, T.M.; DORAN, P.J.; FERRIS, M.C.; FITZPATRICK, K.B.; HERBERT, M.; KHOURY, M.; MOODY, A.T.; ROSS, J.; YACOBSON, E.; MCINTYRE, P.B., 2018: Conserving rare species can have high opportunity costs for common species. *Glob. Chang. Biol.* 24, 8: 3862–3872.
- Niedersächsische Landesforsten (Hrsg.), 2016: 25 Jahre ökologische Waldentwicklung in den Niedersächsischen Landesforsten – Eine Bilanz. Aus dem Walde 60: 1–88.
- PAILLET, Y.; BERGÈS, L.; HJÄLTÉN, J.; ÓDOR, P.; AVON, C.; BERNHARDT-RÖRMERMANN, M.; BIJLSMA, R.-J.; DE BRYUN, L.; FUHR, M.; GRANDIN, U.; KANKA, R.; LUNDIN, L.; LUQUE, S.; MAGURA, T.; MATESANZ, S.; MÉSZÁROS, I.; SEBASTIÀ, T.; SCHMIDT, W.; STANDOVÁR, T.; TÓTHEMÉRÉSZ, B.; UOTILA, A.; VALLADARES, F.; VELLAK, K.; VIRTANEN, R., 2010: Does biodiversity differ between managed and unmanaged forests? A meta-analysis on species richness in Europe. *Conserv. Biol.* 24: 101–112.
- PARVIAINEN, J.; BÜCKING, W.; VANDEKERKHOVE, K.; SCHUCK, A.; PÄIVINEN, R., 2000: Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). *Forestry* 73, 2: 107–118.
- PENONE, C.; ALLAN, E.; SOLIVERES, S.; FELIPE-LUCIA, M. R.; GOSSNER, M.M.; SEIBOLD, S.; SIMONS, N.K.; SCHALL, P.; VAN DER PLAS, F.; MANNING, P.; MANZANEDO, R.D.; BOCH, S.; PRATI, D.; AMMER, C.; BAUHUS, J.; BUSCOT, F.; EHBRECHT, M.; GOLDMANN, K.; JUNG, K.; MÜLLER, J.; MÜLLER, J.C.; PENA, R.; POLLE, A.; RENNER, S.C.; RUESS, L.; SCHÖNING, I.; SCHRUMPF, M.; SOLLY, E.F.; TSCHAPKA, M.; WEISSER, W.W.; WUBET, T.; FISCHER, M., 2019: Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecol. Lett.* 22, 1: 170–180.
- PLUESS, A.R.; AUGUSTIN, S.; BRANG, P., 2016: Wald im Klimawandel – Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern; Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Haupt, Bern, Stuttgart, Wien. 447 S.
- PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G., 2016: Effect of tree species mixing on the size structure, density and yield of forest stands. *Eur. J. For. Res.* 135: 1–22.
- PRETZSCH, H.; BIELAK, K.; BRUCHWALD, A.; DIELER, J.; DUDZIŃSKA, M.; ERHART, H.-P.; JENSEN, A.M.; JOHANNSEN, V.K.; KOHNLE, U.; NAGEL, J.; SPELLMANN, H.; ZASADA, M.; ZINGG, A., 2013: Mischung und Produktivität von Waldbeständen. *Ergebnisse langfristiger ertragskundlicher Versuche*. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 184: 177–196.
- PRETZSCH, H.; DEL RÍO, M.; SCHÜTZE, G.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.; AVDAGIC, A.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; FORRESTER, D.I.; KURYLYAK, V.; LÖF, M.; LOMBARDI, F.; MATOVIĆ, B.; MOHREN, F.; MOTTA, R.M. DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PONETTE, Q.; SKRZYSEWSKI, J.; SRAMEK, V.; STERBA, H.; SVOBODA, M.; VERHEYEN, K.; ZLATANOV, T.; BRAVO-OVIEDO, A., 2016: Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with humidity. *Forest Ecol. Manag.* 373: 149–166.
- PREUTENBORBECK, J., 2009: Landnutzungswandel und Biodiversität – eine historisch ökologische Analyse am Beispiel des Naturraumes Göttinger Wald. Dissertation Universität Göttingen.
- RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; NANOS, N.; DEL REY, M.C.; LÓPEZ DE HEREDIA, U.; ESCRIBANO, R.; GIL, L., 2011: Small-scale variation of vegetation in a mixed forest understorey is partly controlled by the effect of overstorey composition on litter accumulation. *J. For. Res.* 16: 473–483.
- SABATINI, F.M., DE ANDRADE, R. B., PAILLET, Y., ÓDOR, P., BOUGET, C., CAMPAGNARO, T., GOSSSELIN, F.; JANSSSEN, P.; MATTIOLI, W.; NASCIMBENE, J.; SITZIA, T.; KUEMMERLE, T.; BURRASCANO, S., 2019: Trade-offs between carbon stocks and biodiversity in European temperate forests. *Glob. Chang. Biol.* 25, 2: 536–548.
- SCHALL, P.; GOSSNER, M.M.; HEINRICHS, S.; FISCHER, M.; BOCH, S.; PRATI, D.; JUNG, K.; BAUMGARTNER, V.; BLASER, S.; BÖHM, S.; BUSCOT, F.; DANIEL, R.; GOLDMANN, K.; KAISER, K.; KAHL, T.; LANGE, M.; MÜLLER, J.; OVERMANN, J.; RENNER, S.C.; SCHULZE, E.-D.; SIKORSKI, J.; TSCHAPKA, M.; TÜRKE, M.; WEISSER, W.W.; WEMHEUER, B.; WUBET, T.; AMMER, C., 2018a: The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *J. Appl. Ecol.* 55: 267–278.
- SCHALL, P.; SCHULZE, E.-D.; FISCHER, M.; AYASSE, M.; AMMER, C., 2018b: Relations between forest management, stand structure and productivity across different types of Central European forests. *Basic Appl. Ecol.* 32: 39–52.
- SCHALL, P.; HEINRICHS, S.; AMMER, C.; AYASSE, M.; BOCH, S.; BUSCOT, F.; FISCHER, M.; GOLDMANN, K.; OVERMANN, J.; SCHULZE, E.-D.; SIKORSKI, J.; WEISSER, W.W.; WUBET, T.; GOSSNER, M.M., 2020: Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? *J. Appl. Ecol.* 57, 7: 1363–1375.
- SCHMIDT, M.; MÖLDER, A.; SCHÖNFELDER, E.; ENGEL, F.; SCHMIEDEL, I.; CULMSEE, H., 2014: Determining ancient woodland in-

- indicator plants for practical use: A new approach developed in northwest Germany. *Forest Ecol. Manag.* 330: 228–239.
- SCHRAUTH, F.E.; WINK, M., 2018: Changes in species composition of birds and declining number of breeding territories over 40 years in a Nature Conservation Area in Southwest Germany. *Diversity* 10, 97: 1–16.
- SCHÜTZ, J.-P., 2001: Plenterwald und weitere Formen strukturierter und gemischter Wälder. Berlin, Parey.
- SEBEK, P.; BACE, R.; BARTOS, M.; BENES, J.; CHLUMSKA, Z.; DOLEZAL, J.; DVORSKY, M.; KOVAR, J.; MACHAC, O.; MIKATOVA, B.; PERLIK, M.; PLATEK, M.; POLAKOVA, S.; SKORPIK, M.; STEJSKAL, R.; SVOBODA, M.; TRNKA, F.; VLASIN, M.; ZAPLETAL, M.; CIZEK, L., 2015: Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests. *Forest Ecol. Manag.* 358: 80–89.
- SENE, C.; PFLUGMACHER, D.; ZHIQIANG, Y.; SEBALD, J.; KNORN, J.; NEUMANN, M.; HOSTERT, P.; SEIDL, R., 2018: Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades. *Nat. Commun.* 9: 4978.
- SEIBOLD, S.; GOSSNER, M.M.; SIMONS, N.K.; BLÜTHGEN, N.; MÜLLER, J.; AMBARLI, D.; AMMER, C.; BAUHAUS, J.; FISCHER, M.; HABEL, J.C.; LINSENMAIR, E.E.; NAUSS, T.; PENONE, C.; PRATI, D.; SCHALL, P.; SCHULZE, E.-D.; VOGT, J.; WÖLLAUER, S.; WEISSER, W.W., 2019: Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574: 671–674.
- SPIECKER, H., 2003: Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe – temperate zone. *J. Environ. Manag.* 67: 55–65.
- SPATHELF, P.; AMMER, C., 2015: Forest management of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in northern Germany – A brief review of the history and current trends. *Forstarchiv* 86: 59–66.
- Thünen-Institut 2020: Dritte Bundeswaldinventur – Ergebnisdatenbank, <https://bwi.info>, Aufruf am: 27.09.2020.
- VERSTRAETEN, G.; BAETEN, L.; DE FRENNE, P.; VANHELLEMONT, M.; THOMAS, A.; BOONEN, W.; MUYS, B.; VERHEYEN, K., 2013: Understorey vegetation shifts following the conversion of temperate deciduous forest to spruce plantation. *Forest Ecol. Manag.* 289: 363–370.
- VOLLMUTH, D., 2020: Die Nachhaltigkeit und der Mittelwald. Eine interdisziplinäre vegetationskundlich-forsthistorische Analyse – oder: Die pflanzensoziologisch-naturschutzfachlichen Folgen von Mythen, Macht und Diffamierungen. Dissertation Universität Göttingen. 701 S.
- WÄLDCHEN, J.; SCHULZE, E.D.; MUND, M.; WINKLER, B., 2011: Überblick über die Forstwirtschaft im Hainich-Dün Gebiet (Nordthüringen) im 19. Jahrhundert im Zusammenhang mit der politischen und wirtschaftlichen Entwicklung. *Forstarchiv* 82, 2: 35–47.
- WINTER, S.; BEGEHOLD, H.; HERRMANN, M.; LÜDERITZ, M.; MÖLLER, G.; RZANNY, M.; FLADE, M., 2015: Praxishandbuch – Naturschutz im Buchenwald. Naturschutzziele und Bewirtschaftungsempfehlungen für reife Buchenwälder Nordostdeutschlands. Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Landwirtschaft Brandenburg, Potsdam.
- WOLF, G.; BOHN, U., 1991: Naturwaldreservate in der Bundesrepublik Deutschland und Vorschläge zu einer bundesweiten Grunddatenerfassung. *Schr.reihe f. Vegetationskunde* 21: 9–19.
- WULF, M., 2003: Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. *Flora* 198: 444–460.
- Dank**
- Unser Dank gilt R. Achtziger, M. Ayaesse, V. Baumgartner, L. Beenken, S. Blaser, T. Blick, S. Boch, S. Böhm, B. Büche, F. Buscot, M.-A. Fritze, I. Galtenberger, K. Goldmann, A. Hemp, K. Jung, F. Köhler, K. Kremer, M. Lange, J. Müller, J. Overmann, E. Pasálic, D. Prati, U. Pommer, S. Renner, L. Sikora, J. Sikorski, S. Socher, M. Tschapka, M. Türke, T. Wagner, W.W. Weisser, B. Witt und T. Wubet für die Erhebung und Aufbereitung der Daten zu den unterschiedlichen Organismengruppen und für ihren Beitrag zur Artbestimmung und Klassifikation; S. Gockel, M. Gorke, A. Hemp, K. Wiesner, K. Wells, S. Pfeiffer und M. Gleisberg für die Aufrechterhaltung der gesamten Infrastruktur des Projektes während der Datenerhebung in den drei Regionen; J. Nieschulze, M. Owonibi und A. Ostrowski für die Pflege der zentralen Datenbank und E. Linsenmair, D. Hessenmöller, D. Prati, I. Schöning, F. Buscot, E.-D. Schulze, W.W. Weisser und E. Kalko für die Initiierung dieses Projektes, K. Bollmann und zwei anonymen Gutachtern für wichtige Hinweise zur Verbesserung des Manuskriptes. Die Untersuchungen wurden durch das DFG Schwerpunktprogramm 1374 «Infrastruktur-Biodiversitäts-Exploratorien» gefördert. Alle notwendigen Genehmigungen der zuständigen Umweltämter von Baden-Württemberg, Thüringen und Brandenburg lagen vor.
- Abstract**
- Assumptions and results on biodiversity in managed forest landscapes – New insights from biodiversity research**
- The transition from monolayered to multilayered forest stands and from monocultures to mixed stands is assumed to promote not only forest stability but also its biodiversity. The establishment of strict forest reserves complements these forest management concepts for biodiversity conservation. Evidence is, however, scarce that landscapes composed of structurally diverse forest stands, unmanaged or mixed forests support a higher biodiversity than landscapes of monolayered or pure forest stands. Here we used the framework of the Biodiversity Exploratories to investigate the effect of different forest landscape compositions on multi-taxon biodiversity. We show that differences in resource availability across forest stands is more important than high structural diversity within stands. This is currently better provided in different age classes of age class forests than in uneven-aged forests or in pure stands of different tree species than in mixed forest stands. Future research should focus on optimized landscape configurations of different stands to integrate forest biodiversity and stability.
- Keywords**
- Even-aged forests, uneven-aged forests, management abandonment, gamma-diversity, mixed forests, forest landscape composition, complementarity