

# Totholz bringt Leben in den Wirtschaftswald

[Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 149: 784-794. 1998]

Karin Schiegg

Professur für Natur- und Landschaftsschutz, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, CH-8903 Birmensdorf

Keywords: Dead wood, forestry, biodiversity

## 1. Einleitung

Seit einigen Jahren gewinnt die ökologische Bedeutung von Totholz an Aufmerksamkeit (Heliövaara & Väisänen 1984, Fry & Lonsdale 1991, Zaric & Zahn 1995, Scherzinger 1996), und es mehren sich Studien, die sich mit den Beziehungen zwischen Totholz und verschiedenen Tierarten befassen (Insekten: z. B. Hartmann & Sprecher 1990, Rauh & Schmitt 1991, Okland et al. 1996; Vögel: z. B. Jackson 1979, Sedgewick & Knopf 1990, Albrecht 1991; Kleinsäuger: vgl. Suter & Schielly im selben Heft). In der forstlichen Praxis ist die Bereitschaft gewachsen, vermehrt Totholz in den Wäldern zu belassen. Der Begriff "Totholz" steht jedoch für viele Waldnutzer noch immer in Verbindung mit ungenügender Waldhygiene. In diesem Artikel werden die Vor- und Nachteile eines Totholzmanagements in Wirtschaftswäldern diskutiert und die Bedeutung von Totholz in Waldökosystemen für die Naturverjüngung sowie als Lebensraum für Insekten gezeigt.

## 2. Totholz in Waldökosystemen: Einige wichtige Aspekte für den Naturschutz

### 2.1 Förderung der Naturverjüngung

In verschiedenen Arbeiten wird gezeigt, dass Totholz die natürliche Verjüngung in Waldbeständen positiv beeinflusst (Zierl 1972, Neumann 1978, Zukrigl, 1984, Swanson & Franklin 1992) und im Bergwaldbau wird Totholz als jungwuchsfördernde Komponente

gezielt eingesetzt (Stöckli 1995). Nachfolgend werden die Eigenschaften des Totholzes, die der Naturverjüngung förderlich sind, kurz dargestellt:

Verrottet ein am Boden liegender Baumstamm, werden die im Holz gespeicherten Nährstoffe mit fortschreitender Zersetzung langsam freigegeben, was zu einer Düngung bzw. Mineralisation des Bodens führt (Humifizierung). Den grössten Beitrag zu diesem Prozess liefern die holzabbauenden Pilze (Vité 1952). Ein mit Pilzmyzelien durchsetzter Baumstamm hat einen um das 1.5-fache erhöhten Wasser- und Stickstoffgehalt (Maser et al. 1979), wobei die meisten Stickstoffverbindungen aus Tierexkrementen und -kadavern stammen. Die Ausscheidungen der Pilze enthalten Zucker, Stärke und Proteine, die wiederum von weiteren Mikroorganismen genutzt werden (Scherzinger 1996). Durch den Abbau der Cellulose-Ligninkomplexe steigt der relative Anteil von Spurenelementen, während gleichzeitig das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff und Phosphor abnimmt (Maser & Trappe 1984, Carrer & Zangrado 1994). Keimen die Jungpflanzen direkt auf dem Totholz (Rannenverjüngung), entziehen sie dem Stamm diese Nährstoffe, welche sonst durch Auswaschung oder spätestens beim Zerfall des Stammes in den Boden gelangen. Dadurch erhöht sich der Anteil der pflanzenverfügbaren Nährstoffe in der Umgebung des Totholzes. Wie Rapp (1983) zeigt, können die Nährstoffverluste, die in einem Wald durch die Entfernung des Totholzes entstehen, nicht durch den Einsatz künstlicher Dünger kompensiert werden, da deren Zusammensetzung nicht den Bedingungen des jeweiligen Bestandes angepasst ist. Ranger (1981) verglich die Stoffkreisläufe in einem gedüngten und einem ungedüngten Föhrenbestand (*Pinus laricio*, L.) in Korsika. Er beobachtete, dass die Bäume auf dem gedüngtem Boden zwar höhere Erträge lieferten, dabei aber auch pro produzierte Einheit an Biomasse deutlich mehr Nährstoffe benötigten als solche in ungedüngten Beständen. Dies deutet darauf hin, dass im Dünger einzelne, noch nicht identifizierte Elemente nicht oder in ungenügender Menge vorhanden waren. Die Bäume wurden zwar zu einem vermehrten Wachstum angeregt, reagierten aber mit einer überhöhten Nährstoffaufnahme, um die Mängel zu kompensieren. Am Boden liegendes Totholz wirkt auch ausgleichend auf das Mikroklima: Einerseits führt die dunkle Oberfläche sowie die geringe Leitfähigkeit von Holz dazu, dass Totholz gegenüber der Umgebung zu bestimmten Zeiten eine erhöhte Temperatur aufweist (Dobbs 1972, Bischoff 1988). Andererseits kann Totholz seine unmittelbare Umgebung auch vor Überhitzung schützen, da es infolge des erhöhten Wassergehaltes Temperaturschwankungen auszugleichen vermag (Eichrodt 1969, Dobbs 1972, Bischoff 1988). Letzteres ist auch der Grund dafür, dass in der Nähe von liegendem Totholz der Boden weniger rasch austrocknet als an anderen Orten (Eichrodt 1969, Dobbs 1972). Schliesslich schützt ein liegender Baumstamm den Boden vor Erosion (Swanson

& Franklin 1992). Einige Autoren vermuten auch, dass herumliegende Stämme oder dicke fste das Wild fernhalten (Maser et al. 1979, Steinbach 1989, Broggi & Willi 1993) und dadurch Jungpflanzen vor Verbiss schützen.

## **2.2 Bedeutung für die Insektenfauna**

In vom Menschen wenig beeinflussten Wäldern findet sich Totholz in den unterschiedlichsten Ausprägungen. Von anbrüchigen Stellen an Bäumen über faulende Astlöcher bis zu einer am Boden liegenden Baumleiche mit aufragendem Wurzelteller erscheint das Totholz in immer wieder neuen Formen. Jeder dieser Totholztypen ist noch zusätzlich charakterisiert durch Faktoren wie Zersetzungsgrad, Feuchtigkeitsgehalt oder Art des Bewuchses. Es ist die Formenvielfalt, die diesen Lebensraum so bedeutend macht, und so bildet Totholz die Lebensgrundlage für eine zum Teil noch unbekannte Vielzahl von Tier- und Pflanzenarten sowie für zahlreiche Mikroorganismen. Viele im Totholz lebenden Organismen sind in ihren ökologischen Ansprüchen hochspezialisiert (Hamilton 1978). Dies führt dazu, dass jeder Totholztyp mit seiner eigenen Flora und Fauna assoziiert ist. So unterscheidet Rauh (1993) die Lebensgemeinschaften in der Rinde, im Holz, im Baummulm, in Baumhöhlen und in Sonderstrukturen wie Saftflüsse, Ameisennester oder Brandstellen (nach Palm 1950, 1959, Dajoz 1966, Speight 1989, Köhler 1991). Der Grosse Eichenbock (*Cerambyx cerdo*, L.) beispielsweise bevorzugt alte Eichen in wärmeren Regionen, während die Bienenwollschwebfliege (*Mallota cimbiciformis*, L.) auf wassergefüllte Höhlungen alter Laubbäume angewiesen ist (Zaric & Zahn 1995). Diese Fülle von Lebensgemeinschaften leistet einen erheblichen Beitrag zur Biodiversität eines Waldes. Harding & Rose (1986) sowie Elton (1966) schätzen, dass rund ein Fünftel der gesamten Waldfauna in irgendeiner Weise von Totholz abhängt. Jede vierte Käferart Deutschlands ist auf Totholzbiotope spezialisiert (Möller 1991, Winter 1991) und 60% dieser Arten stehen auf der Roten Liste (Geiser 1986).

## **3. Warum fehlt Totholz in Wirtschaftswäldern?**

Während in europäischen Urwäldern die Totholzmasse in der Optimalphase zwischen 30-50 fm/ha und in der Zerfallsphase zwischen 200- 300 fm/ha beträgt (Korpel 1995), finden sich in Wirtschaftswäldern Mengen von durchschnittlich 1-5 fm/ha (Albrecht 1991). Der Totholzanteil hat sich jedoch seit dem 2. Weltkrieg stetig vergrößert (Speight 1989). Das Aufkommen anderer Energieträger wie Erdöl machte vor allem die Verwendung von Holz

als Brennstoff unrentabel. Es war die intensive Nutzung der Wälder in den letzten Jahrhunderten, die zum Aussterben vieler Totholzarten führte (Tubbs 1976). Heute gelten rund 90% aller auf Totholz angewiesenen Wirbellosenarten als schutzbedürftig (Speight 1989). Ein gut dokumentiertes Beispiel stellt *Rysodes sulcatus* (Fabricius) dar, ein Totholzkäfer, der seinen ganzen Lebenszyklus unter der Rinde von stark zerfallenen Laubbäumen verbringt. Einst über ganz Europa verbreitet, verschwand er von den Britischen Inseln, bevor Linneaus im 18. Jahrhundert die zoologische Systematik einführte und zu Beginn des 19. Jahrhunderts auch aus Skandinavien. Heute finden sich nur noch isolierte Vorkommen in den Pyrenäen und in Bergwäldern Italiens und Griechenlands (Speight 1989). Obwohl sich heute wieder vermehrt Totholz in den Wäldern findet, fehlt es nach wie vor an totem Starkholz (Röhrig 1991). Das Entfernen umgestürzter und anbrüchiger Bäume sowie die kurzen Umtriebszeiten sind die wichtigsten Ursachen für den Totholz-mangel in Wirtschaftswäldern. Die Forderung nach totholzreichen Wäldern weckt sowohl beim Forstdienst als auch bei der Bevölkerung Befürchtungen bezüglich der Waldhygiene oder der Sicherheit von Waldgängern. Im folgenden sind die drei wichtigsten Argumente, die gegen das Belassen von Totholz angeführt werden, kurz diskutiert. Da in Bergwäldern Bedingungen herrschen, die eine gesonderte Betrachtung erfordern, gelten die hier angestellten Überlegungen nur für Wälder in tieferen Lagen.

### *Angst vor Schädlingen<sup>1</sup>*

Das häufig gehörte Argument, dass ein ungepflegter Wald unter dem Druck von Schädlingen unweigerlich zusammenbreche, kann durch einen Blick in die Vergangenheit leicht entkräftet werden: Wälder bestanden schon, bevor der Mensch mit ihrer Nutzung begann und Schädlinge vermochten dieses Ökosystem nicht zu zerstören. Allerdings stellt die Förderung der Rottanne (*Picea abies*, L.) im Mittelland ein Problem dar, da die wichtigsten Forstschädlinge Nadelholzspezialisten sind (Klimetzek 1992). Eine Fichtenmonokultur mit ausgewachsenen Bäumen ist anfällig für Schädlinge (Katzmann et al. 1990, Gerken 1991, Möller 1991), vor allem wenn die Bäume durch andere Faktoren bereits geschwächt sind (z. B. Trockenstress: Dyla & Krätzner 1986, Martinat 1987). Da ein grossflächiges Vorkommen von Rottannen im Mittelland nicht der potentiell natürlichen Vegetation entspricht (Steiger 1994) und die Bäume daher nicht optimal an ihren Standort angepasst sind, vergrössert sich diese Anfälligkeit zusätzlich. Nur ein Teil aller Forstschädlinge entwickelt sich im Totholz, von diesen kann der auf frisch abgestorbenes Holz von Rottannen spezialisierte Buchdrucker (*Ips*

---

<sup>1</sup> Der Begriff 'Schädling' ist nicht wertend zu verstehen, er wird hier nur der Verständlichkeit wegen verwendet.

typographus, L.) die grössten Schäden anrichten. Bei der Förderung von Totholz in einem Wirtschaftswald muss daher der Nadelholzanteil eines Waldes berücksichtigt werden:

- In Wäldern mit einem hohem Laubholzanteil ist das Belassen von Totholz kein Problem.
- In ungleichaltrigen Nadel-/ Laubmischbeständen ist Totholz ebenfalls unproblematisch. In Ausnahmefällen könnten einzelne, kränkelnde Rottannen befallen werden.
- In Wälder mit gleichaltrigen Nadelholzkulturen sollte nur wenig frisch totes Starkholz von Nadelbäumen belassen werden. In *f*sten hingegen können sich Schadinsekten nicht in Massen vermehren, daher kann Schwachholz problemlos im Wald verbleiben.

Eine Mischung von Baumarten, die der potentiell natürlichen Vegetation entsprechen, sowie eine gut entwickelte Bodenvegetation gelten als beste Prävention gegen Massenvermehrungen von Schadinsekten (Schimitschek 1969, Arbeitsgruppe Waldschutz 1993). Durch eine Senkung des Fichtenanteils von 100% auf 50% kann das Befallsrisiko von 100% auf 30% vermindert werden (Scherzinger 1996). Eine intakte Krautschicht hingegen bildet die Lebensgrundlage zahlreicher Räuber von Schädlingen. So empfiehlt Schimitschek (1969) die Förderung blütenreicher Waldwiesen und -ränder als Habitat für Antagonisten von Forstschädlingen. Durch das Stehenlassen von Dürrständern wird über längere Zeit eine Lücke im Bestand geschaffen, die genügend Licht auf den Boden dringen lässt, damit sich eine artenreiche Krautschicht entwickeln kann. Einzelne Autoren fordern zur Schädlingsbekämpfung gar die Düngung des Waldbodens. Merker (1958) und Schwenke (1961, 1996) erhoffen sich dadurch eine Aktivierung des Bodenlebens, was wiederum den Stoff- und Wasserflüssen und damit auch der Krautschicht zugute kommen soll. Wie aus Kap. 2.1 hervorgeht, macht das Belassen von Totholz solche kostspieligen Massnahmen nicht nur überflüssig, sondern kann sie auch in ihrer Wirkung übertreffen. Schliesslich kann das Liegenlassen von Totholz eine Impffunktion ausüben, denn es erhält das Wechselspiel zwischen den Schädlingen und ihren Feinden aufrecht: Räuberpopulationen können sich nur erhalten, wenn immer eine Mindestanzahl von Beuteorganismen zur Verfügung steht (Begon et al. 1990). Bei einer plötzlichen, z. B. witterungsbedingten Vermehrung von Schadinsekten können Antagonisten daher schneller reagieren, als wenn ihre Populationsgrössen wegen fehlender Beutetiere reduziert sind (Sperber 1982). Obwohl Insektenkalamitäten auch in Naturwäldern beobachtet werden (Remmert 1992, Tomialojc & Weselowski 1994), fallen sie in Wirtschaftswäldern oft heftiger aus (Schimitschek 1953, 1954, Okolow 1991).

### *Behinderung von Forstarbeiten, Gefährdung von Waldgängern*

Herumliegende Bäume erschweren das Fortkommen im Wald sowie den Einsatz von Maschinen und stehende Dürrlinge könnten Menschen gefährden, die sich im Wald aufhalten. Dies sind jedoch keine ausreichenden Gründe, von einer Förderung von Totholz abzusehen. Altholzinseln sollten sich an Orten befinden, wo keine Maschinen zum Einsatz kommen z. B. in Hanglagen oder an eigens ausgeschiedenen Orten wie es in "Altholzinsel-Programmen" empfohlen wird (z. B. Ammer 1991, Möller 1991, Zimmerli 1994). Tote Einzelbäume hingegen behindern die Forstarbeiten kaum, und da bei naturnaher Waldwirtschaft generell weniger intensive Eingriffe ausgeführt werden müssen, stellen solche Überlegungen erfahrungsgemäss keine Probleme dar. An Wegrändern können gefährdende Objekte entfernt werden.

### *Ordnungsdenken*

Fortschrittlichen Förstern wird von der Seite der Bevölkerung oft Unverständnis entgegengebracht. Es werden Vorwürfe laut, der Wald sei vernachlässigt und unordentlich. Das Bild des gepflegten, aufgeräumten Waldes stammt noch aus der Zeit, als das Holz als Brenn- und Baumaterial dringend benötigt wurde. Das Liegenlassen von Fstern oder von umgestürzten Bäumen wird daher auch heute noch als Verschwendung von Rohstoffen aufgefasst. Dass die Räumung eines Windwurfes aber mehr Kosten verursacht als der Erlös des Holzes einbringt, wird oft nicht bedacht. Solchen Ansichten kann im Rahmen von Öffentlichkeitsarbeit begegnet werden, aber auch mit direkten Gesprächen. Erfahrungsgemäss wird sehr schnell verstanden, dass in einer lebendigen Umwelt nicht die Ordnung eines Museums herrschen kann.

## **4. Totholzmanagement in Wirtschaftswäldern**

### **4.1 Vorschläge**

Die Bewirtschaftung eines Waldes schliesst eine Förderung von Totholz nicht aus. Es sind daher Entwicklungen, wie sie z. B. im Kanton Aargau (Zimmerli 1994) vor allem aber in Deutschland stattfinden, zu begrüssen und weiter zu fördern, wie z. B.:

- Schaffung von Waldreservaten als faunistische Artenreservoirs

- Nutzungsverzicht in unzugänglichen Lagen
- Stehenlassen von Einzelbäumen, Baumgruppen (Altholzinseln)
- zurückhaltende Räumung von Windwürfen

Diese Massnahmen - oder besser: Unterlassungen - steigern den ökologischen und auch ästhetischen Wert eines Waldes und liefern einen unschätzbaren Beitrag zur Erhaltung verschiedenster Lebensgemeinschaften. Erste Erfahrungen zeigen, dass sich das Belassen von Totholz positiv in der Jahresrechnung eines Forstbetriebes niederschlägt (z. B. Reichswald in Nürnberg, Oberforstmeister Sinner, pers. Mitt.).

#### *4.2 Forschungsbedarf*

Ist der Entscheid, Totholz zu fördern, einmal gefallen, tauchen sofort Fragen über die Umsetzung dieses Ansinnens auf. Bezüglich der benötigten Menge und der räumlichen Verteilung von Totholz herrscht noch immer Unklarheit, ebenso bezüglich der Eignung verschiedener Baumarten (Köhler 1991, Okland et al. 1996, Erdmann & Wilke 1997). Tatsächlich fehlen verlässliche, quantitative Angaben über die Bedeutung naturnaher Waldstrukturen für einzelne Faunenelemente, insbesondere für die Gruppe der Wirbellosen (Fuller & Warren 1989, Thomas 1994). Die Vernetzung von Alt- und Totholzinseln in Wäldern wurde zwar häufig gefordert, ihre Bedeutung ist aber bisher fast ausschliesslich in bezug auf die Avifauna untersucht worden (Stein 1981, Weiss 1984, Utschick 1991, Okland et al. 1996). Allerdings ist anzunehmen, dass ein nach ornithologischen Kriterien festgelegtes Verbundsystem von Totholzinseln nicht ausreicht, um stabile Invertebratenpopulationen zu erhalten (Speight 1989, Fry & Lonsdale 1991, Warren & Key 1991).

#### *4.3 Totholzinsekten im Sihlwald*

Im Rahmen einer Dissertation wird im Sihlwald (Kt. Zürich) der Einfluss der Totholzmenge und -anordnung auf die Artenzahl und Häufigkeit von Zweiflüglern (Diptera) und Käfern (Coleoptera) untersucht<sup>2</sup>. Die 1994 errichtete îNaturlandschaft Sihlwaldî eignet sich für dieses Projekt besonders gut, da sich in diesem Wald mehrere totholzreiche Bestände befinden. Erste

---

<sup>2</sup>K.Schiegg: Limitierende Faktoren totholzlebender Dipteren und Käfer: Habitatbeziehungen einer gefährdeten ökologischen Gruppe. Professur für Natur- und Landschaftsschutz, ETH Zürich (Prof. K. C. Ewald).

Resultate belegen den faunistischen Reichtum dieses Waldes: Im Jahr 1996 wurden über 1100 Dipteren- und über 600 Käferarten gefangen. Zahlreiche Arten konnten zum ersten Mal in der Schweiz nachgewiesen werden (Dempewolf & Schiegg 1998, DelÈcolle & Schiegg in Vorbereitung), einige sind noch nicht wissenschaftlich beschrieben worden. Eine gezielte Förderung von Totholz trägt zum Erhalt dieser und anderer Arten bei und somit zum Funktionieren des Ökosystems Wald.

## Zusammenfassung

Totholz spielt im Ökosystem Wald eine zentrale Rolle, denn es bildet nicht nur die Lebensgrundlage für eine Fülle von Tier- und Pflanzenarten, sondern trägt auch wesentlich zur Naturverjüngung bei. Die konsequente Entfernung von Totholz sowie kurze Umtriebszeiten führten dazu, dass in europäischen Wirtschaftswäldern nur noch Bruchteile der ursprünglichen Totholzvorräte zu finden sind. In der Folge ist die gesamte Lebensgemeinschaft bedroht, die auf dieses Habitat angewiesen ist. Die Förderung von Totholz lässt sich jedoch leicht und ohne ökonomische Verluste in die Waldbewirtschaftung integrieren, z. B. durch den Nutzungsverzicht in unzugänglichen Lagen oder durch das Belassen von Windwürfen. Das Liegenlassen von Laubbaumtotholz birgt keine Gefahr von Massenvermehrungen von Schadinsekten, da die wichtigsten Forstschädlinge auf Nadelholz spezialisiert sind. Der Einfluss der Totholzmenge und -anordnung auf Totholz bewohnende Zweiflügler (Diptera) und Käfer (Coleoptera) ist Gegenstand einer Dissertation, die zur Zeit an der Professur für Natur- und Landschaftsschutz an der ETH Zürich (Prof. K. C. Ewald) durchgeführt wird.

## Summary

Dead wood puts life into managed forests

Dead wood is a key element in the forest ecosystem. It plays an important role not only as habitat for a variety of animal and plant species, but also as promotor of forest regeneration. The intensive forest management in the last centuries led to a nearly total depletion of saproxylic species. However, dead wood management can easily be included into forest practises even without any economical disadvantages. Dead wood from deciduous trees does not bear the danger of outbreaks of the bark beetle *Ips typographus* (L.), since this species is specialized on spruce (*Picea abies*, L.). The influence of the amount and spatial arrangement



of dead wood on saproxylic Diptera and Coleoptera is the subject of a dissertation project, carried out at the Chair of Nature and Landscape Protection (Swiss Federal Institute of Technology, Prof. K. C. Ewald).

## Résumé

Le bois mort joue un rôle primordial dans les écosystèmes forestiers. Non seulement, il constitue un habitat pour de nombreuses populations animales et végétales mais il favorise aussi la régénération de la forêt. Or toute cette biocénose a été menacée d'extinction à la suite de exploitation intensive de la forêt qui fut pratiquée au siècle dernier. Il est facile pourtant d'augmenter les quantités de bois mort en forêt et cette intervention n'entraîne aucune perte financière. Il suffit par exemple de renoncer à exploiter le bois dans les zones inaccessibles ou de laisser sur place les arbres abattus par le vent. La présence au sol de feuillus desséchés n'entraîne aucun danger de pullulations de typographes (*Ips typographus* L.) car cet insecte ne colonise que l'épicéa (*Picea abies* L.). L'influence des quantités de bois mort et de leur répartition spatiale sur les Diptères (Diptera) et Coléoptères (Coleoptera) saprophytes est l'objet d'une dissertation réalisée à la Chaire de protection de la nature et du paysage à l'EPF de Zurich, sous la direction du Prof. K. C. Ewald.

## Dank

Vielen Dank an Nino Kuhn und Josef Senn (beide WSL) für das kritische Durchlesen des Manuskripts.

Ich danke dem Schweizerischen Nationalfonds für die Unterstützung meines Projektes (SNF Nr. 31-45911.95).

## Literatur

Albrecht, L. (1991): Die Bedeutung des toten Holzes im Wald. Forstw. Cbl. 110: 106-113.

Ammer, U. (1991): Konsequenzen aus den Ergebnissen der Totholzforchung für die forstliche Praxis. Forstw. Cbl. 110: 149-157.

Arbeitsgruppe Waldschutz der deutschen Forstl. Forschungsanstalten (1993): Borkenkäfer überwachen und bekämpfen. AID Nr. 1015.

Begon, M. , Harper, J. I. , Townsend, C. R. (1990): Oekologie. Birkäuser Verlag. Basel, Boston, Berlin. 663S.

Bischoff, N. (1988): Pflege des Gebirgswaldes. Leitfaden für die Begründung und forstliche Nutzung von Gebirgswäldern. Bern, Eidgenössische Drucksachen- und Materialzentrale.

Broggi, M., Willi, G. (1993): Waldreservate und Naturschutz. 76 S. Beitr. Naturschutz in der Schweiz 13.

Carrer, M. , Zangrando, E. (1994): Influenza di alcuni fattori pedologici e climatici sulla distribuzione e sviluppo della rinnovazione di *Picea abies* (L.) Karst. in pascoli montani abbandonati (Trentino-Alto Adige). Monti e Boschi 45: 48-54.

Dajoz, R. (1966): Ecologie et biologie des coleoptères xylophages de la hêtre. Vie et Milieu 17: 525-636.

Delécolle, J.-C., Schiegg, K. : Contribution a l'étude des Cératopogonidés de Suisse. I. Révision et redescription des espèces paléarctiques du genre *Ceratoculicoides* Wirth & Ratanaworabhan , 1971 (Diptera, Ceratopogonidae). (Im Druck).

Dempewolf, M., Schiegg, K. (1998): Pipunculid flies collected in the Forest Reserve Sihlwald (Kt. Zürich) (Diptera: Pipunculidae): Three species new to Switzerland. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. (im Druck).

Dobbs, R. C. (1972): Regeneration of white and engelmann spruce: A literature review with special reference to the British Columbia Interior-Pacific Forest Research Center, Canadian Forestry Service, Victoria BC, Information Report BC-X-69.

Dyla, K., Krätzner, G. (1986): Das ökologische Gleichgewicht in der Lebensgemeinschaft Wald. Biol. Arbeitsbücher; Quelle und Meyer, Heidelberg, Wiesbaden. 170 S.

Eichrodt, R. (1969): Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Diss ETHZ Nr. 4261.

Elton, C. S. (1966): Dying and dead wood. 27S. In: The pattern of animal communities. John Wiley & Sons Inc. New York. 279-305.

Erdmann, M., Wilke, H. (1997): Quantitative und qualitative Totholzerfassung in Buchenwirtschaftswäldern. Forstw. Cbl. 116: 16-28.

Fry, R., Lonsdale, D. (1991): Habitat conservation for insects - a neglected green issue. The Amateur Entomologist 21. 262S.

Fuller, R. J., Warren, M. S. (1989): Conservation management in ancient and modern woodlands: Responses of fauna to edges and rotations. 27S. In: The scientific management of temperate communities for conservation. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 445-471.

Geiser, R. (1986): Käfer. 4 S. In: Arten- und Biotopschutz. Stuttgart, 240-243.

Gerken, B. (1991): Über Borkenkäfer an Wacholder und Waldrebe als Wegbereiter schutzbedürftiger Tiergemeinschaften. Naturschutzzentrum Nordrhein-Westfalen, Seminarbericht 10: 22-25.

Hamilton, W. D. (1978): Evolution and diversity und bark. In: Mond, L.A. & Waloff, N.: Diversity of insect faunas. 22S. Symposium of the Royal Entomological Society of London 9. Blackwell Sci. Publ.: 154-175.

Harding, P., Rose, F. (1986): Pasture woodlands in lowland Britain. A review of their importance for wildlife conservation. Inst. Terr. Ecology/Huntingdon.

Hartmann, K., Sprecher, E. (1990): Ein Beitrag zur Insektenfauna des Arlesheimer Waldes, unter besonderer Berücksichtigung der holzbewohnenden Käfer. Tätigkeitsberichte Naturforschende Gesellschaft Baselland 36: 76-124.

Heliövaara, K., Väisänen, R. (1984): Effects of modern forestry on northwestern european forest invertebrates: A synthesis. Acta For. Fenn. 189: 1-32.

- Jackson, J. (1979): Tree surfaces as foraging substrate for insectivorous birds. In: The role of insectivorous birds in forest ecosystems. Academic Press. 381S.
- Katzmann, W. S., Kux, S., Treytl, J. (1990): Wald. +sterr. Bundesmin. Umwelt, Jugend u. Familie; Fric Verlag. Wien, 200 S.
- Klimetzek, D. (1992): Schädlingsbelastung der Waldbäume in Mitteleuropa und Nordamerika. Forstw. Cbl. 111: 61-69.
- Köhler, F. (1991): Anmerkungen zur ökologischen Bedeutung des Alt- und Totholzes in Naturwaldzellen. NZ NRW Seminarberichte 10: 14-18.
- Korpel, S. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 310 S.
- Martinat, P. (1987): The role of climatic variation and weather in forest insect outbreaks. 28 S. In: Insect outbreaks. Academic Press San Diego, New York, Berkeley, Boston. 241-268.
- Maser, C., Anderson, R., Cromack, K., Williams, J., Martin, R. (1979): Dead and down woody material. 18 S. In: Wildlife habitats in managed forests. USDA Forest Serv. Agric. Handbook 553: 78-95.
- Maser, C., Trappe, J. (1984): The seen and unseen world of the fallen tree. USDA, General Technical Report GTR-PNW-164.
- Merker, E. (1958): Die Schutzwirkung der Düngung im Walde gegen schädliche Insekten. Forst- und Holzw. 13: 1-4.
- Möller, G. (1991): Schutz- und Entwicklungskonzepte für holzbewohnende Insekten in den Berliner Forsten am Beispiel des Spandauer Stadtparkes. Berliner Naturschutzbl. 35: 143-158.
- Neumann, M. (1978): Waldbauliche Untersuchungen im Urwald Rothwald/Niederösterreich und im Urwald Corcova Uvala/Kroatien. Diss. Univ. Bodenk./Wien. 135 S.

- Okland, B., Bakke, A., Hagvar, S., 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.
- Okolow, C. (1991): Der Einfluss der Forstwirtschaft auf die natürlichen Begrenzungsfaktoren des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). *Seevögel* 12/Sonderh.: 79-80.
- Palm, T. (1950): Die Holz- und Rindenkäfer der Nordschwedischen Laubbäume. - *Meddenlanden fran Statens Skogforskningsinstitut* 40: 1-242.
- Palm, T. (1959): Die Holz- und Rindenkäfer der Süd- und Mittelschwedischen Laubbäume. *Opuscula Entomologica Supplement XVI*: 1-374.
- Ranger, J. (1981): Etude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux plantations de Pin Laricio de Corse dont l'une a été fertilisée à la plantation. *Ann. Sci. For.* 38: 127-158.
- Rapp, M. (1983): Some problems of disturbance in the nutrient cycling in ecosystems. 11 S. In: *Disturbance and ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 117-127.
- Rauh, J. (1993): Naturwaldreservate in Bayern. Schriftenreihe des Bayerischen Staatsministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. Band 2.
- Rauh, J., Schmitt, M. (1991): Methodik und Ergebnisse der Totholzforschung in Naturwaldreservaten. *Forstw. Cbl.* 110: 114-127.
- Remmert, H. (1992): *Ökologie*, ein Lehrbuch. 5. Aufl. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris.
- Röhrig, E. (1991): Totholz im Wald. *Forstl. Umschau* 4: 259-270.
- Scherzinger, W. (1996): *Naturschutz im Wald*. Ulmer Verlag, Stuttgart. 447 S.
- Schimitscheck, E. (1953): Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. *Zeitschr. f. angew. Entomologie* 34: 178-215 (Teil II).

- Schimitscheck, E. (1954): Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. Zeitschr. f. angew. Entomologie 35: 1-54 (Teil III).
- Schimitscheck, E. (1969): Grundzüge der Waldhygiene. Parey Verlag, Hamburg, Berlin.
- Schwenke, W. (1961): Walddüngung und Schadinsekten. Anz. f. Schädlingsk. 34: 129-134.
- Schwenke, W. (1996): Grundzüge des Massenwechsels und der Bekämpfung des Grossen Fichtenborkenkäfers, *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). Anz. Schädlingskd., Pflanzenschutz, Umweltschutz, 69: 11-15.
- Sedgewick, J. A., Knopf, F. L. (1990): Habitat relationships and nest site characteristics of cavity nesting birds in cottonwood floodplains. J. Wildl. manage. 54: 112-124.
- Speight, M.C.D. (1989): Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Strasbourg. Nature and Environment Series 42. 81S.
- Sperber, G. (1982): Bedeutung alter Wälder für den Biotop- und Artenschutz. Nationalpark Bayr. Wald, Seminarber.: 28-42.
- Stein, J. (1981): Biotopschutzprogramm Altholzinseln im hessischen Wald. Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Bad.-Württ. Karlsruhe, Beiheft 20: 91-110.
- Steiger, P. (1994): Wälder der Schweiz. Ott Verlag Thun. 359S.
- Steinbach, J. (1989): Der Wald in ökosozialen Zeiten. Natursch. Steiermark 29: 3-8.
- Stöckli, B. (1995): Moderholz für die Naturverjüngung im Bergwald. Wald und Holz 16: 8-15.
- Suter, W., Schielly, B. (1998): Liegendes Totholz: Ein wichtiges Strukturmerkmal für die Habitatqualität von Kleinsäugetern und kleine Carnivoren im Wald. Schweiz. Z. Forstwes. XX: XX-XX.
- Swanson, F., Franklin, J. (1992): New forestry principles from ecosystem analysis of pacific northwest forests. *Ecolog. Applic.* 2: 262-274.

Thomas, J. A. (1994): Why small cold-blooded insects pose different conservation problems to birds in modern landscapes. *Ibis* 137: 112-119.

Tomialojc, L., Weselowski, T. (1994): Die Stabilität der Vogelgemeinschaft in einem Urwald der gemässigten Zone: Ergebnisse einer 15jährigen Studie aus dem Nationalpark Bialowieza (Polen). *Orn. Beob.* 91: 73-110.

Tubbs, C. R. (1976): Woodlands: Their history and conservation. 13S. In: *Conservation in practise*. Wiley, London, 131-143.

Utschick, H. (1991): Die Beziehung zwischen Totholzreichtum und Vogelwelt in Wirtschaftswäldern. *Forstw. Cbl.* 110: 135-148.

Vité, J. P. (1952): Die holzerstörenden Insekten Mitteleuropas. Textband, Göttingen. Wissenschaftlicher Verlag Musterschmitt.

Warren, M. S., Key, R. S. (1991): Woodlands: Past, Present and Potential. In: *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press Inc. London. 450S.

Weiss, J. (1984): Ein Netz von Buchen-Altholzinseln als Beispiel eines Biotop-Verbundsystems. *Mitteilungen der LOELF* 9: 38-43.

Winter, K. (1991): Untersuchungen über die xylobionte Käferfauna in Niedersachsen. *Berichte der NNA/Schneverdingen* 4: 157-162.

Zaric, N., Zahn, C. (1995): Naturschutzwert der Wälder erhöhen. *Wald und Holz* 13: 16-18.

Zierl, H. (1972): Der Hochwald. Untersuchungen über die Fichtenbestände in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. *Forstwiss. Forschungen München* 33. 80 S.

Zimmerli, S. (1994): Das Wald-Naturschutzinventar im Kanton Aargau (WNI). Schlussbericht. Abteilung Landschaft und Gewässer des Baudepartementes des Kantons Aargau, Abteilung Wald des Finanzdepartementes des Kantons Aargau. 86 S.

Zukrigl, K. (1984): Die Urwaldreste Rothwald und Neuwald in Österreich. 13 S. In: Urwälder der Alpen. List/München, 82-94.