

Schlussbericht Projekt „TOXYWA“

Totholz und xylobionte Käfer in Waldreservaten: Grundlagen für ein nachhaltiges Totholzmanagement

Totholz und xylobionte Käfer

Thibault Lachat

Beat Wermelinger

Totholzdynamik

Peter Brang

Steffen Herrmann

Rita Bütler (Sabbatical während der Erarbeitung des Schlussberichts)

Januar 2014



INHALTSVERZEICHNIS

Totholz und xylobionte Käfer	3
Untersuchungsdesign	3
Resultate und diskussion	4
Indikator-Arten	5
Urwaldreliktarten	6
Bedrohte Arten	6
Einflussfaktoren auf die Artenvielfalt	7
Einflussfaktoren auf die Artenzusammensetzung	10
Funktionelle Vielfalt	11
Zusammenfassung	13
Weitere Erkenntnisse	13
Totholzdynamik	15
Untersuchungsziele	15
Totholzvolumen und –qualität in Naturwaldreservaten	15
Mortalität und Umfallraten von Dürrständern	16
Totholzersetzung	17
Simulation der Totholzdynamik	17
Fazit	18
Produkte (im Rahmen oder am Rand des Projekts publiziert)	19
Zitierte Referenzen	20

UNTERSUCHUNGSDESIGN

Um den Einfluss der Bewirtschaftungsintensität auf die xylobionten Käfer zu untersuchen, wurden die Standorte entlang eines Bewirtschaftungsgradienten verteilt: von Wirtschaftswäldern, die regelmässig bewirtschaftet werden, bis zu alten Waldreservaten (ohne Bewirtschaftung mindestens in den letzten 50 Jahren). Dafür wurden 15 Buchenwaldbestände, verteilt vom Jura bis ins Prättigau, ausgewählt (Abbildung 1 und Tabelle 1). Pro Buchenwaldbestand wurden 5 Stichproben mit Insektenfallen (Flugfallen und Bodenfallen) bestückt. Dies ergibt insgesamt 75 Stichproben. Die Fallen wurden 2010 und 2011 von jeweils Mai bis August betreut und regelmässig geleert (alle 2 Wochen). Parallel dazu wurden zahlreiche Umweltfaktoren auf einer horizontalen Fläche von 500 m² rund um die Fallen aufgenommen.

Umweltfaktoren:

- Standortparameter: Neigung, Exposition, Sonneneinstrahlung, Temperatur, Bodenvegetation, pH, Humustyp
- Bäume: Art, BHD, Zustand, Baum-Mikrohabitate (Baumhöhlen, Spechthöhlen, tote und gebrochene Äste, Risse, Rindenverletzungen, ...)
- Totholz: stehend und liegend ab 7 cm

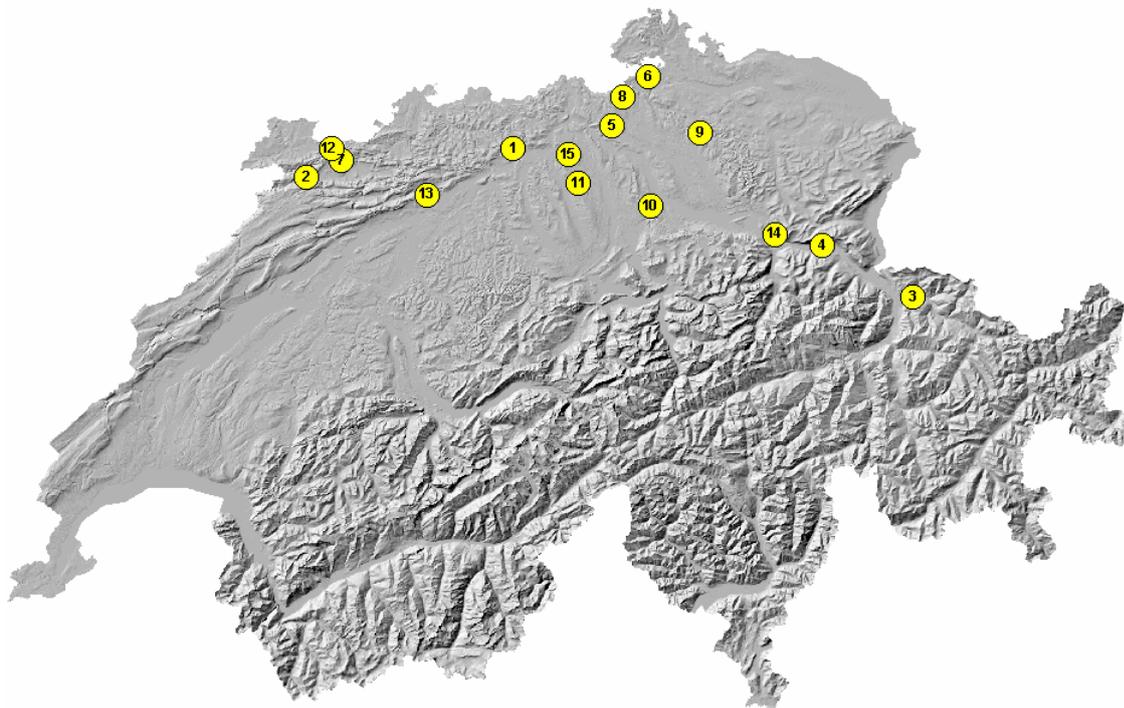


Abbildung 1 Verteilung der untersuchten Buchenwaldbestände in der Schweiz. Siehe Tabelle 1 für die Erklärung der Nummern.

Tabelle 1 : Untersuchte Buchenwaldbestände geordnet nach Jahr der letzten Bewirtschaftung

Nr	Standort	Letzte Bewirtschaftung	Höhe (m ü.M.)	Mittlere Jahrestemperatur (C°)	Status
1	Erlinsbach	1945	609	16.7	Waldreservat
2	Tariche	1945	569	14.9	Waldreservat
3	Seewis	1947	665	16.2	Schutzwald
4	Josenwald	1956	760	15.7	Waldreservat
5	Boppelsen	1960	655	16.1	Waldreservat
6	Rafz	1960	501	16.7	Waldreservat
7	Bourrignon	1964	860	14.6	Wirtschaftswald
8	Weiach	1968	467	17.2	Waldreservat
9	Kyburg	1970	595	16.4	Waldreservat
10	Sihlwald	1989	630	15.2	Waldreservat
11	Sarmenstorf	1995	712	15.6	Wirtschaftswald
12	Lucelle	1997	732	14.9	Wirtschaftswald
13	Matzendorf	1998	820	15.0	Wirtschaftswald
14	Schaenis	1998	706	15.5	Wirtschaftswald
15	Othmarsingen	2002	478	17.6	Wirtschaftswald

RESULTATE UND DISKUSSION

Die Resultate, welche in diesem Schlussbericht dargestellt sind, konzentrieren sich auf die xylobionten Käfer, welche mittels den Flugfallen gefangen wurden. Insgesamt wurden 873 Käferarten mit über 111'000 Individuen gefangen. Mit 496 Arten (57%) und 60'676 Individuen (55%) stellen die xylobionten Arten einen bedeutenden Anteil der flugfähigen Käfer in den untersuchten Buchenwäldern. Die verschiedenen Hochrechnungen des Artenreichtums ergeben Zahlen zwischen 634 Arten (Chao) und 700 Arten (Jackknife 2). 70 bis 80% der zu erwartenden xylobionten Käferarten wurden also im Rahmen dieses Projekts nachgewiesen. Die Kurve der kumulierten Artenzahl (basiert auf der Anzahl Stichproben, n=75) flacht zwar ab, die Kurve steigt aber immer noch an. (Abbildung 2). Eine Zunahme der Artenzahl wäre auch zu erwarten, wenn ein grösserer Fangaufwand betrieben worden wäre (mehr Fallen und/oder längere Zeit). Es war aber nicht das Ziel des Projekts, die gefangene Artenzahl zu maximieren, sondern den Vergleich zwischen verschiedenen Bewirtschaftungen zu ermöglichen.

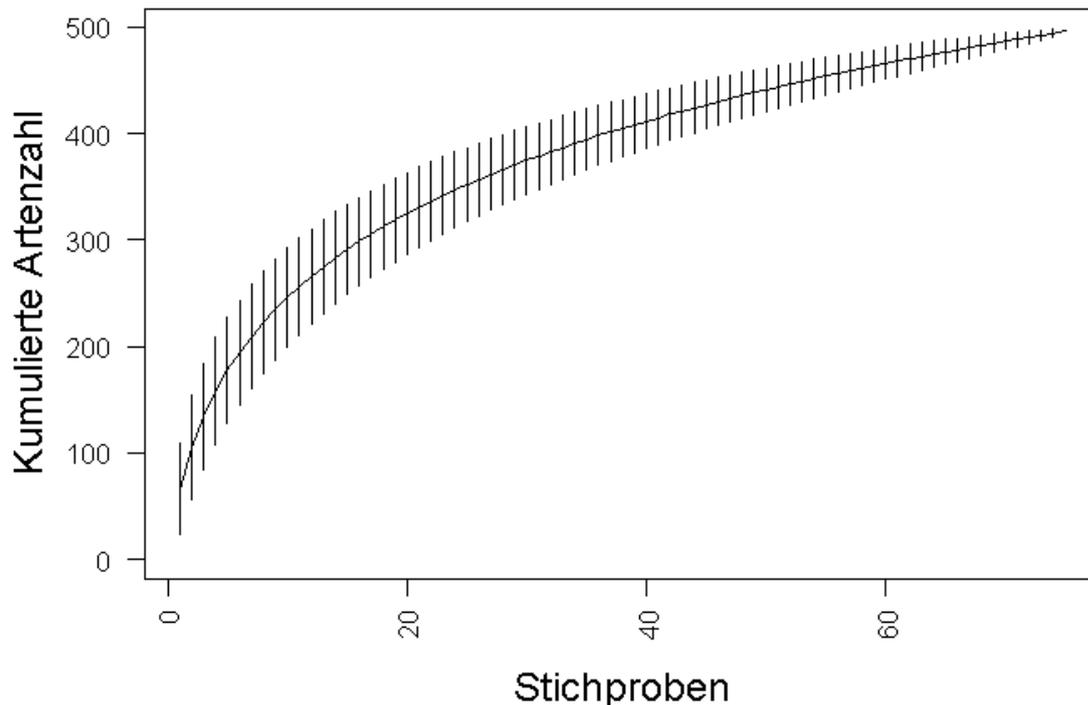


Abbildung 2: Kumulierte Artenzahl für xylobionten Arten. Auf der x-Achse sind die 75 untersuchten Stichproben dargestellt.

INDIKATOR-ARTEN

Die Indikator-Arten-Analyse nach Dufrêne and Legendre (1997) ermöglicht die Selektion von Arten, die auf bestimmten Habitaten eine besonders hohe Abundanz systematisch aufweisen. Solche Arten können auch als charakteristische, typische Arten oder als Spezialisten betrachtet werden (Lachat et al. 2012). Im Gegensatz zu den Generalisten benötigen solche Arten bestimmte Habitatstrukturen, welche nicht überall vorkommen, wie zum Beispiel Totholzstücke grösserer Dimension, welche fast nur in Naturwaldreservaten zu finden sind. Man erwartet auch mehr spezialisierte Arten in naturnahen als in vom Menschen stark beeinflussten Ökosystemen, weil diese Arten empfindlicher auf Umweltveränderungen reagieren. In bewirtschafteten Wäldern werden eher die wenig anspruchsvollen Generalisten erwartet. Die Indikatorenarten-Analyse für Wälder, welche in den letzten 30 Jahren bewirtschaftet wurden und für in den letzten 30 Jahren nicht bewirtschaftete Wälder ergibt 6 resp. 53 signifikante Indikator-Arten. Ein andere Aufteilung der Waldbestände in 3 Gruppen, nämlich letzte Bewirtschaftung vor 1960, zwischen 1960 und 1980 und nach 1980 ergibt ein ähnliches Muster mit am meisten Indikatoren in der ersten Kategorie (36 Arten) und 17 respektive 2 Arten in den beiden jüngeren Bewirtschaftungsklassen.

Daraus kann man schliessen, dass alte Waldreservate deutlich mehr typische Arten als bewirtschaftete oder junge Waldreservate aufweisen. Dies unterstützt die oben erwähnte Hypothese für mehr Spezialisten in Naturwaldreservaten als in bewirtschafteten Wäldern und spricht für einen höheren naturschützerischen Wert von Waldreservaten, da mehr charakteristische, spezialisierte Arten in solchen Wäldern leben können als in anderen Wäldern, wo Generalisten dominieren. Es ist also zu erwarten, dass Waldreservate mit zunehmendem Alter immer mehr typische Arten beherbergen. Diesbezüglich steigt ihr Wert für die Erhaltung vom spezialisierten Arten mit zunehmendem Alter.

URWALDRELIKTARTEN

Urwaldreliktarten wurden von Müller et al. (2005) als Arten definiert, welche auf urwaldtypische Strukturen angewiesen sind. Die 115 Urwaldreliktarten sind stark an Strukturkontinuität bzw. Habitattradition sowie an die Alters- und Zerfallsphase gebunden und stellen hohe Ansprüche an Totholzqualitäten und –quantitäten. In den kultivierten Wäldern Mitteleuropas kommen diese Arten nur noch vereinzelt vor und sind vom Aussterben bedroht (Bussler 2008). In der Schweiz existieren keine Buchenurwälder mehr, aber gewisse Waldbestände wie zum Beispiel alte Waldreservate zeigen Urwald- oder Naturwald-ähnliche Ansammlungen von Habitatbäumen und Totholz, die das Überleben vieler xylobionter Käferarten ermöglichen können. Das Vorkommen von Reliktarten in den Reservaten geben wertvolle Hinweise für die Entwicklung von Naturschutzkonzepten in Wirtschaftswäldern und unterstreichen den hohen Wert der Reservate für besonders anspruchsvolle Totholz-bewohnende Arten (Bussler 2008).

Sieben Urwaldreliktarten aus 7 verschiedenen Familien (Total: 26 Individuen) konnten im Rahmen dieses Projektes nachgewiesen werden (Tabelle 2). Wegen der grossen Seltenheit dieser Arten können keine statistische Analyse durchgeführt werden. Konsequenterweise können nur qualitative Aussagen gemacht werden. Bis auf eine Art (*Benibotarus taygetanus*) wurden alle Urwaldreliktarten in alten Waldreservaten (mindestens 40 Jahren ohne Bewirtschaftung) nachgewiesen. Ob diese Arten sich wieder etabliert haben, oder ob sie dort überlebt haben bleibt offen. Es ist aber offensichtlich, dass alte Waldreservate eine wichtige Rolle für den Erhalt von solchen Arten spielen. In Seewis (Hochgerichtswald) und in Rafz (Waldreservat Adenberg) wurden jeweils 3 Urwaldreliktarten nachgewiesen. In Tariche (Bois banal) und Kyburg (Tutschgenhalden) wurden jeweils 2 Urwaldreliktarten nachgewiesen.

Tabelle 2: Nachgewiesene Urwaldreliktarten in 15 Buchenwäldern und ihre Einteilung in Waldreservaten und bewirtschaftete Wäldern.

Art	Familie	Individuen in Waldreservaten	Individuen in bewirtschafteten Wäldern
<i>Benibotarus taygetanus</i>	Lycidae	3	4
<i>Euryusa coarctata</i>	Staphylinidae	1	
<i>Mycetochara flavipes</i>	Alleculidae	1	
<i>Mycetophagus ater</i>	Mycetophagidae	4	
<i>Pediacus dermestoides</i>	Cucujidae	11	
<i>Synchita separanda</i>	Colydiidae	1	
<i>Xylita livida</i>	Melandryidae	1	
Summe Individuen		22	4

BEDROHTE ARTEN

Da noch keine Rote Liste der xylobionten Käfer der Schweiz vorhanden ist, wurde eine Liste der bedrohte Arten aus verschiedenen Quellen zusammengestellt (Prioritäre Arten der Schweiz, Urwaldreliktarten, Rote Liste der xylobionten Käfer Europas und Rote Liste der xylobionten Käfer Deutschlands). Basierend auf dieser synthetischen Liste wurden 29 bedrohte Arten mit insgesamt 154 Individuen in den untersuchten Buchenwäldern nachgewiesen. Auch mit den bedrohten Arten lassen sich kaum statistische Untersuchungen durchführen. Trotzdem nimmt die Anzahl bedrohter Arten tendenzweise zu, je länger ein Wald ohne Bewirtschaftung bleibt, auch wenn gefährdete Arten durchaus auch in bewirtschafteten Wäldern vorkommen

können (Abbildung 3). Das Jahr der letzten Bewirtschaftung konnte als einzige signifikante erklärende Variable identifiziert werden (Linear Mixed Effect Model: T-Wert: -2.43, P-Wert: 0.03, R^2 : 0.34).

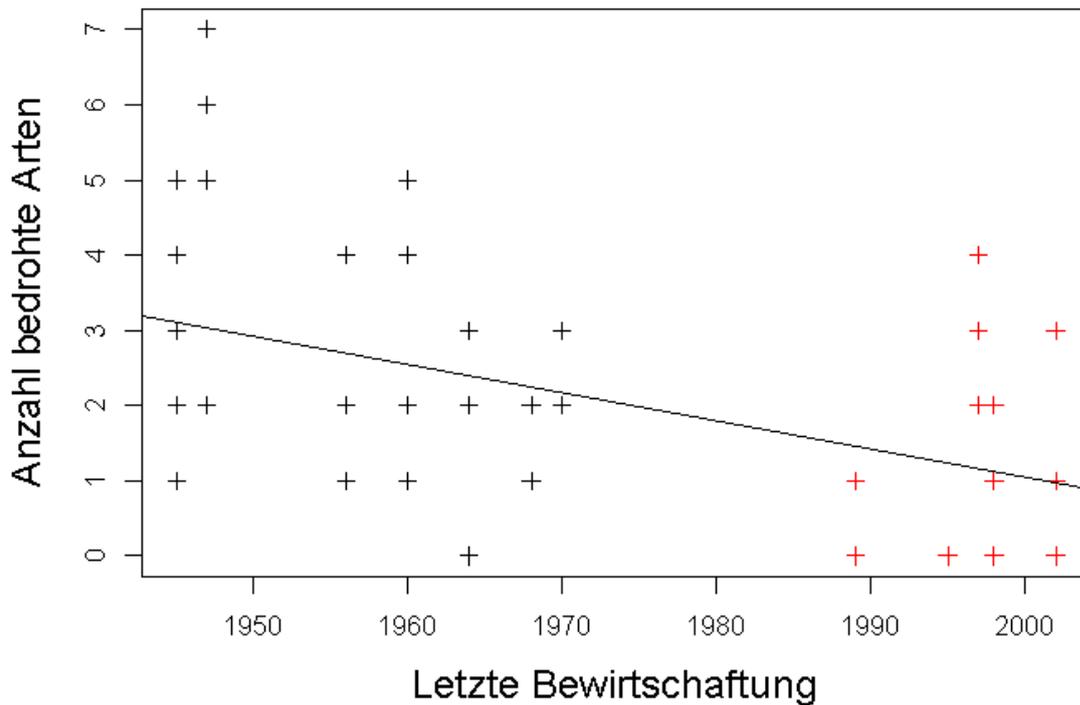


Abbildung 3: Die Anzahl bedrohter Arten von xylobionten Käfern hängt vom Jahr der letzten Bewirtschaftung ab.

EINFLUSSFAKTOREN AUF DIE ARTENVIELFALT

Der Artenreichtum wird oft als einfaches Mass für die Artenvielfalt verwendet. Die Artenzahl für xylobionte Käfer schwankt pro Stichprobe zwischen 13 Arten (Minimum) in einem bewirtschafteten Wald und 125 Arten (Maximum) in einem Bestand, in dem seit mehr als 40 Jahren keine Bewirtschaftung mehr stattgefunden hat. Im Durchschnitt wurden 66 ± 2.5 Arten ($\pm SE$) von xylobionten Käfern nachgewiesen. Die Einflüsse von folgenden erklärenden Variablen auf die Artenvielfalt wurden mit einem Linear Mixed Effect Model untersucht: Basalfläche, Temperatur, Anzahl Bäume mit BHD>70cm, Anzahl Mikro-Habitats, Öffnungsgrad, Totholz-Vielfalt, Volumen von Dürrständern, Totholzmenge und Jahr der letzten Bewirtschaftung.

Folgende Umweltvariablen beeinflussen die Artenvielfalt in den beiden besten Modellen signifikant (R^2 basiert auf Likelihood-ratio=0.58 für beide Modelle (M1 und M2):

ANZAHL BÄUME MIT BHD ÜBER 70 CM

(M1: T-Wert=2.47, P-Wert=0.017 und M2: T-Wert=2.22, P-Wert=0.029)

Die Anzahl grösserer Bäumen (hier definiert als Bäume mit BHD>70cm) nimmt theoretisch mit zunehmendem Alter eines Bestandes zu. Es ist also zu erwarten, dass ein Bestand ohne Bewirtschaftung mehr solche Bäume aufweist als Bestände, welche regelmässig bewirtschaftet werden. Die Anwesenheit von solchen Bäumen könnte also durchaus als Indikator für die Naturnähe eines Bestandes oder für die Intensität der

Bewirtschaftung betrachtet werden. Grössere Bäume, respektive ältere Bäume haben meistens einen höheren ökologischen Wert für die Biodiversität als jüngere Bäume, weil sie mehr Mikro-Habitats aufweisen.

TOTHOLZVIELFALT

(M1: T-Wert=3.61, P-Wert=0.001)

Die Totholzvielfalt nach Siitonen et al. (2000) ist ein Indikator für die Heterogenität des Lebensraums Totholz. Ein Totholztyp wird durch die Baumart, Position (stehend/liegend), den Abbauzustand (1 bis 5) und die Durchmesserklasse (10 cm Klassen) definiert. Je mehr verschiedene Totholztypen vorhanden sind, desto höher ist die Totholzvielfalt. Diese Variable wurde schon in anderen Studien als wichtige erklärende Variable für die Artenvielfalt von Xylobionten bestimmt (siehe zum Beispiel Bouget et al. 2013; (Brin et al. 2009; Stokland et al. 2004) und scheint in Mitteleuropa sogar eine wichtigere Rolle als die Totholzmenge zu spielen. Die Totholzvielfalt widerspiegelt sich im Spezialisierungsgrad und resultiert in spezifischen Besiedlungsabfolgen im Laufe des Holzabbaus. Dies führt zu sehr komplexen Artengemeinschaften in totholzreichen Waldbeständen.

TOTHOLZMENGE

(M2: T-Wert=2.91, P-Wert=0.005)

Die Totholzmenge beinhaltet die stehenden toten Bäumen und liegendem Totholz ab 7 cm. Die Totholzmenge wurde in einem Radius von 12.64m rund um jede Falle aufgenommen.

Weil der Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und Totholz besser mit einer logarithmischen Funktion dargestellt wird, wurde diese Variable log-transformiert (Martikainen et al. 2000). Da die Totholzmenge und die Totholzvielfalt stark miteinander korrelieren, wurden zusätzlich die beiden Variablen in verschiedenen Modellen (Model 1 und 2) getrennt betrachtet. Es ist also nicht möglich diese beiden Variablen voneinander zu trennen und es bleibt offen, ob die Menge oder die Vielfalt einen wichtigen Einfluss spielt. Dies sollte für die Förderung von Totholz keine Rolle spielen, da grössere Totholz mengen mit einer höheren Totholzvielfalt korreliert ist (Abbildung 4).

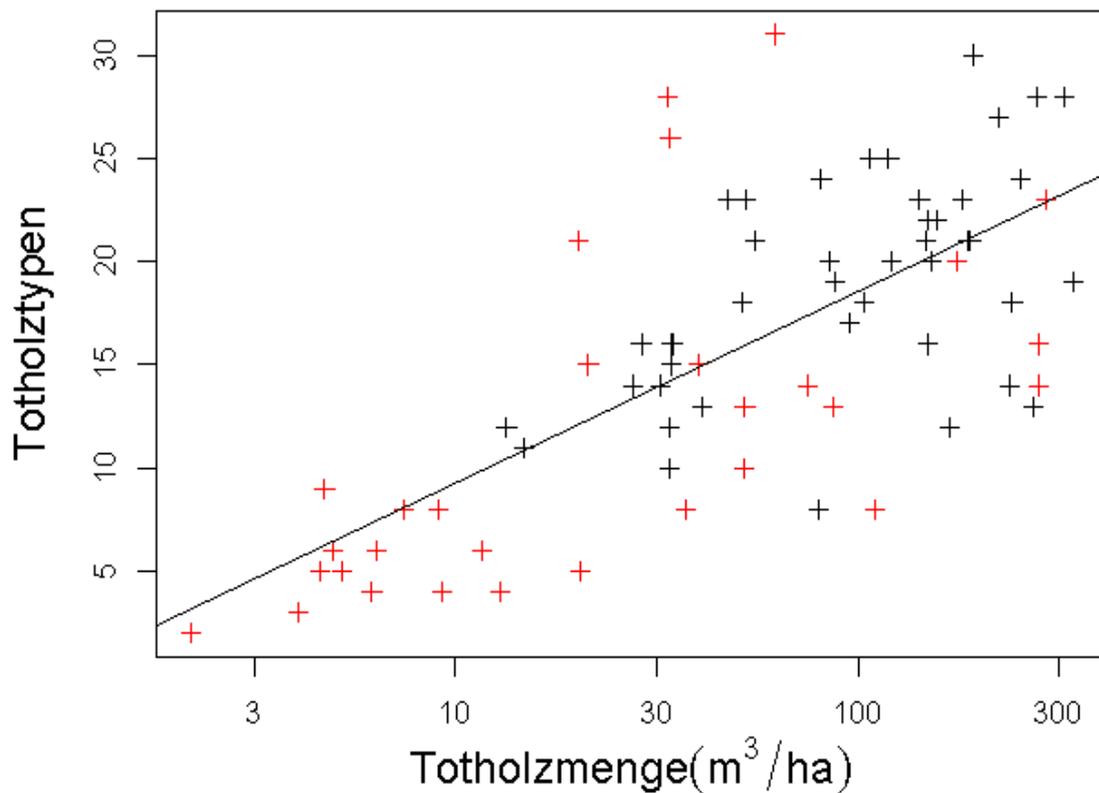


Abbildung 4: Zusammenhang zwischen Totholzmenge und Totholzvielfalt ($R^2=0.5$, P-Wert= $1.28E-10$). Rote Kreuze: Stichprobe in Wäldern mit Bewirtschaftung seit 1980, schwarze Kreuze: Stichproben ohne Bewirtschaftung seit 1980.

LETZTE BEWIRTSCHAFTUNG

(M1: T-Wert=-2.21, P-Wert=0.046, M2: T-Wert= -2.3, P-Wert=0.040)

Das Jahr des letzten Eingriffes in den untersuchten Beständen liegt zwischen 1945 und 2002. Seit diesem Datum wurden kein Holzschlag mehr durchgeführt. Die Bestände, welche nach 1990 bewirtschaftet wurden sind weiterhin Wirtschaftswälder. Die anderen Wälder sind entweder Waldreservate oder Wälder ohne Bewirtschaftung in den letzten Jahrzehnten. In der Abbildung 5 kann man sehen, dass die Artenzahl mit den Jahren seit dem letzten Holzschlag zunimmt. Es scheint sogar, dass das Minimum an Arten in Beständen erreicht wird, welche seit 15 bis 25 Jahren unbewirtschaftet blieben, so zum Beispiel im Sihlwald. Solche Bestände haben sich noch nicht von der ehemaligen Bewirtschaftung erholt und werden immer dunkler und dichter. Regelmässig bewirtschaftete Wälder mit einer naturnahen Waldbewirtschaftung scheinen sogar eine höhere Vielfalt zu beherbergen. Unsere Studie war aber nicht darauf ausgerichtet, diese Hypothese zu testen, und Aussagen über die Häufigkeit der Schläge können nicht gemacht werden. Dazu ist diese Situation vorübergehend, da die Lebensbedingungen für xylobionte Arten in solchen jungen Waldreservaten sich mit den Jahren immer verbessern werden.

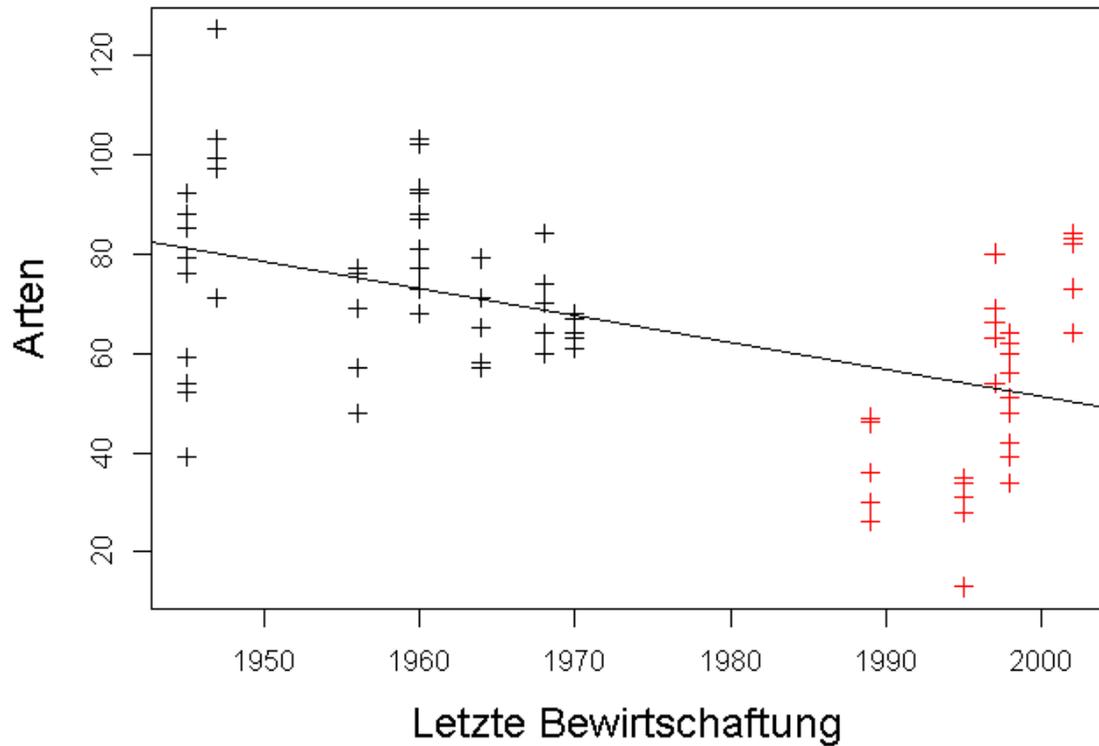


Abbildung 5: Korrelation zwischen Jahr der letzten Bewirtschaftung und der Artenzahl

EINFLUSSFAKTOREN AUF DIE ARTENZUSAMMENSETZUNG

Die Analyse der Artengemeinschaft wurde mit NMDS (non-metric multidimensional scaling) durchgeführt. Diese Methode erstellt eine Ordination der Stichproben basierend auf den beobachteten Arten. Die Umweltfaktoren werden erst in einem zweiten Schritt durch ein statistisches Verfahren berechnet und dargestellt. Die so erhaltene Ordination der Stichproben (n=75) unterstreicht den Einfluss der Bewirtschaftung im Sinne des Jahres des letzten Eingriffes auf die Artengemeinschaften (Abbildung 6). Artengemeinschaften in Wäldern, die seit längerer Zeit nicht mehr bewirtschaftet wurden, unterscheiden sich deutlich von den Artengemeinschaften auf noch regelmässigen bewirtschafteten Waldflächen. Der Übergang von einer Artengemeinschaft zur anderen scheint progressiv zu verlaufen, da in der Mitte des Graphs sich die Symbole der verschiedenen Bewirtschaftungen überlappen. Dieser Trend verläuft entlang der ersten Ordinations-Achse und kann also durch Faktoren, welche parallel zu dieser Achse verlaufen, erklärt werden: die Bewirtschaftung. Es ist zu bemerken, dass der Einfluss der Mikro-Habitate (MH) in der Gegenrichtung der Bewirtschaftung verläuft. Im Gegensatz konnte entlang der zweiten Ordinations-Achse, kein eindeutiger Trend nachgewiesen werden. Die dargestellten Faktoren sind zwar alle signifikant, aber können nicht direkt einer der beiden Achsen zugeordnet werden.

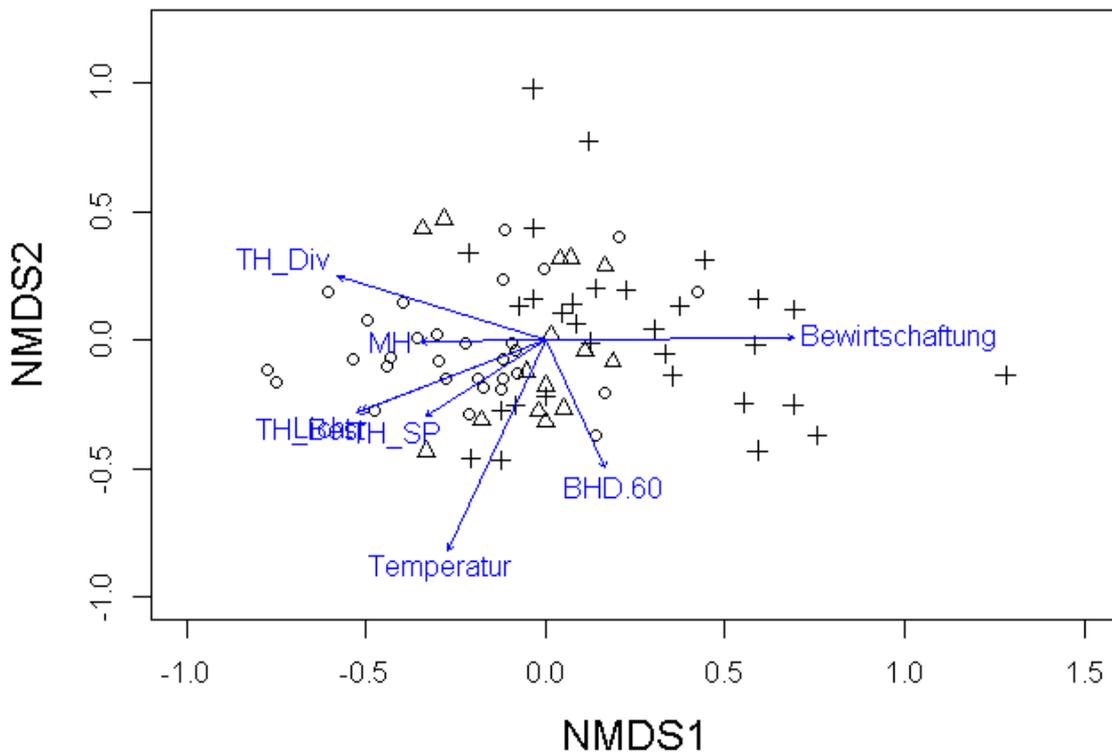


Abbildung 6: Ordination basierend auf NMDS-Methode (non-metric multidimensional scaling). Kreise: letzte Bewirtschaftung vor 1960, Dreiecke: letzte Bewirtschaftung zwischen 1960 und 1980, Kreuze: Letzte Bewirtschaftung nach 1980. In Blau die signifikanten Einflussfaktoren, welche auf die Artengemeinschaften wirken.

FUNKTIONELLE VIELFALT

Artengemeinschaften können auch durch ihre funktionelle Vielfalt und ihre ökologische Eigenschaften (ecological traits) beurteilt werden. Für 355 von 496 xylobionte Käferarten konnten ökologische Eigenschaften zugewiesen werden. 20 ökologische Eigenschaften wurden für die Analysen benutzt (z.B. Gilde, Nahrung, Habitatpräferenz, Körpergröße, Durchmesser-Nische, Abbau-Nische, ...). In einem zweiten Schritt wurden diese Eigenschaften für die einzelnen Stichproben in der Form von zusammenfassenden Indexen oder gewichtete Mittelwerten gerechnet (Siehe Package FD (R) und Laliberte & Legendre 2010 für mehr Information).

Eine multivariate Analyse wurde für einzelne Indices und ökologische Eigenschaften berechnet. Es ist zu bemerken, dass die Bewirtschaftung fast immer einen negativen Einfluss auf die hier dargestellten Indices und ökologischen Eigenschaften hat bis auf einen Index (positiver Einfluss auf die funktionelle Divergenz (Fdiv)) und BHD-Nische (kein Einfluss). Eine gegenläufige Richtung von der funktionellen Divergenz zu anderen Indices wurde schon in anderen Studien beobachtet (siehe z.B. Luck et al. 2013). Mit zunehmender Artenzahl vermehren sich automatisch die Redundanzen zwischen den ökologischen Funktionen der Arten, was zu einer Verdichtung der Verteilung dieser Funktionen und zu einer Abnahme der funktionellen Divergenz führt.

Die Durchmesser-Nische (Schwerpunkt der Präferenz für bestimmte Totholz-Durchmesser für die Entwicklung der Larven) scheint nicht von der Bewirtschaftung beeinflusst zu sein. Aus der Abbildung 7 ist sogar zu sehen, dass die Durchmesser-Nischen der xylobionten Käfer relativ homogen im mittleren Bereich liegen für bewirtschaftete Wälder, auch wenn mehr Totholz von grösseren Dimension in Waldreservaten vorhanden ist. Diese Beobachtung kann durch den schnellen Abbau des Totholzes kleinerer Dimension erklärt werden.

Kleineres Totholzmaterial ist nur für einige Jahre für die xylobionten Käfer brauchbar (pers. Mitt. Jörg Müller, Bayerischer Nationalpark). Nach einem Schlag in einem Wirtschaftswald entsteht viel solches Material, was sich auf die Besiedler dieser Nische positiv auswirkt. In den bewirtschafteten Beständen, welche in dieser Studie untersucht wurden, sind die letzten Eingriffe mindestens 10 Jahre alt. Xylobionte Käferarten mit einer kleinen Durchmesser-Nische dürften in solchen Beständen kaum ein geeignetes Habitat finden. Andererseits dürften Arten mit einer höheren Durchmesser-Nische ein geeignetes Habitat in den Baumstümpfen grösserer Dimension finden. In nicht mehr bewirtschafteten Beständen sind alle Abbauklassen und Durchmesser vorhanden, was zu der sehr heterogenen Verteilung der Durchmesser-Nischen in solchen Beständen führt.

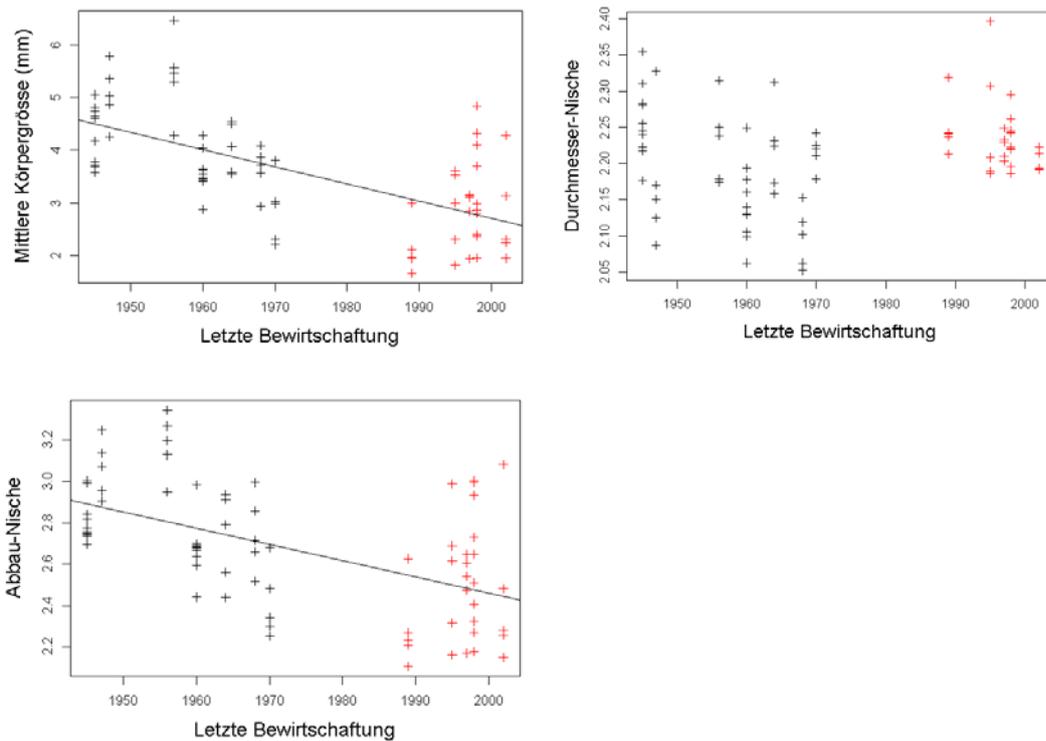


Abbildung 7: Korrelation zwischen der Zeit der letzten Bewirtschaftung und mittlerer Körpergrösse der xylobionten Käfer, ihrer Durchmesser- und Abbau-Nische.

Im Allgemeinen zeigen die Wälder, welche seit längerer Zeit nicht mehr bewirtschaftet wurden, eine höhere und reichere funktionelle Vielfalt für die xylobionte Käfer als Wälder, welche noch bewirtschaftet sind. Die gewichtete mittlere Körpergrösse und die Abbau-Nische¹ sind auch mit der Bewirtschaftung negativ korreliert (Abbildung 7). Die durchschnittliche Körpergrösse der Artengemeinschaften ist grösser in Wäldern ohne Bewirtschaftung verglichen mit regelmässig bewirtschafteten Wäldern. Die Abbau-Nische für eine Artengemeinschaft gibt die durchschnittliche Präferenz für bestimmte Totholz-Abbauklassen. In alten Waldreservaten zeigen die Käfergemeinschaften eine höhere mittlere Abbau-Nische. Dies deutet auf eine Präferenz für späte Abbaustadien hin. Es wurde schon mehrmals hingewiesen, sowohl im Landesforstinventar oder in weiteren Studien (siehe z.B. Gossner et al. 2013; Herrmann et al. 2012), dass die späten Abbauphasen, welche oft mit grösseren Holzdimensionen gekoppelt sind, in bewirtschafteten Beständen fehlen. Die

¹ Schwerpunkt der Präferenz für bestimmte Totholz-Abbauklassen für die Entwicklung der Larven (1: Frischholz bis 5 Mulmholz).

abnehmende Abbau-Nische und mittlere Körpergrösse für die xylobionten Käfergemeinschaften beweisen die Auswirkungen der Bewirtschaftung auf die funktionellen Eigenschaften dieser Gruppe.

ZUSAMMENFASSUNG

Die hier präsentierten Ergebnisse stammen aus den ersten Analysen der Daten, welche im Rahmen des Projektes „Toxywa“ gesammelt wurden. Wissenschaftliche Publikationen werden folgen und die Aussagen in diesem Bericht unterstützen. Weitere Analysen werden zu diesem Zweck durchgeführt und die neu entstandene Ergebnisse werden dem BAFU nachgeliefert.

Diese ersten Ergebnisse geben sehr klare Hinweise auf die Bedeutung von Wäldern mit einer natürlichen Entwicklung für den Erhalt der xylobionten Käfer. Der positive Einfluss von solchen Beständen konnte für mehreren Indikatoren für die xylobionte Käfer-Vielfalt nachgewiesen werden: auf der Ebene der Arten, Gemeinschaften und der funktionellen Diversität.

Die Aufgabe der Bewirtschaftung und die damit verbundene Verbesserung der Habitat-Qualität für die xylobionten Käfer hat nicht nur eine positive Auswirkung auf die Gesamtartenzahl, sondern auch auf bedrohte Arten und Urwaldreliktarten, welche mehrheitlich in nicht mehr bewirtschafteten Beständen nachgewiesen wurden. Da Waldreservate nicht wegen ihres Käfer-Reichtum ausgewählt wurden, kann diese Beobachtung als Bestätigung der sehr positiven Wirkung von Waldreservaten für den Erhalt solcher Arten betrachtet werden. Neben der Dauer seit dem letzten Eingriff spielen die Totholzmenge und Totholzvielfalt eine wichtige Rolle. Im Rahmen dieses Projektes konnte eine Reihe von Einflussfaktoren auf die Vielfalt der xylobionten Käfer identifiziert werden.

Nun sind nicht alle Waldreservate per Definition vielfältiger als bewirtschaftete Bestände und letztere sind keine biologische Wüsten. Es scheint sogar, dass die regelmässige naturnahe Waldbewirtschaftung bessere Bedingungen schafft als Wälder, welche seit 15-25 Jahren nicht mehr bewirtschaftet wurden. Die Lebensbedingungen in solchen Beständen werden sich mit den Jahren höchstwahrscheinlich verbessern. Im Rahmen dieser Studie können wir aber keine Schlussfolgerungen aus diesen einzelnen Beobachtungen machen. Methoden zur Verbesserung der Lebensbedingungen in jungen Waldreservaten (falls nötig) dürften aber eine wichtige Rolle für die Beschleunigung der Altersprozesse in jungen Waldreservaten.

WEITERE ERKENNTNISSE

Während der Laufzeit dieses Projekts wurden verschiedene wissenschaftliche Artikel zum Thema xylobionte Arten und Totholz publiziert, in denen Daten aus der Schweiz integriert wurden. Der Review von Müller and Bütler (2010) lieferte neue Erkenntnisse zu Schwellenwerten für die Erhaltung der xylobionten Arten in verschiedenen Waldtypen. Diese Schwellenwerte für die Erhaltung der Mehrheit der Arten schwanken zwischen 20 und 70 m³/ha. Müller et al. (2013) konnten die Bedeutung der Buchenwälder für die Erhaltung der xylobionten Käfer in Mitteleuropa unterstreichen. In der gleichen Studie wurde auch gezeigt, dass die Bemühungen für den Erhalt der xylobionten Vielfalt sich auf viele verschiedene Waldbeständen auf europäischer Ebene konzentrieren sollen, damit die Beta-Diversität zwischen den verschiedenen Beständen hoch ist. Gossner et al. (2013) kamen zu Schluss, dass die naturnahe Waldbewirtschaftung in Europa die funktionelle Diversität der xylobionten Käfergemeinschaften stark beeinträchtigt. Als Hauptempfehlung wurden Totholzvolumen von mehr als 20 m³/ha in Wirtschaftswäldern und das Liegen-/Stehenlassen von Totholzstücken grösserer Dimensionen (>50cm) postuliert. Lachat et al. (2012) untersuchten die Indikatoren

Funktionen der xylobionten Käferarten in Europa und konnten zeigen, dass die Förderung von grösseren Totholz mengen vor allem in kälteren, hochgelegenen Buchenwäldern für die typische Käferfauna von Bedeutung ist. Eine positive Botschaft konnten Lachat et al. (2013b) zum Alpenbock überbringen. In einer Studie über seine Populationen in der Schweiz konnte eine Zunahme dieser Art seit dem letzten Krieg nachgewiesen werden. Zusätzlich wurden verschiedene Umsetzungsartikel im Rahmen einer EFI-Publikation (European Forest Institut) geschrieben (Bütler et al. (2013), Lachat et al. (2013a), Wermelinger et al. (2013). In Zusammenarbeit mit Schweizer und Europäischen Kollegen liefern sie den Stand der Kenntnisse über Habitatbäume und Totholz für die Erhaltung der xylobionten Arten in Europa.

TOTHOLZDYNAMIK

UNTERSUCHUNGSZIELE

Um Totholz in bewirtschafteten Wäldern gezielt zu managen, muss seine zeitliche Dynamik verstanden werden. Wie sich Totholz bildet und abbaut und wie rasch diese Prozesse in unterschiedlichen Wäldern ablaufen, ist nur fragmentarisch bekannt (Meyer et al. 2003; Zell 2007). In der Schweiz wird Totholz systematisch im Landesforstinventar LFI (Brändli 2010) und sonst nur im Rahmen von Fallstudien erfasst (Bretz Guby & Dobbartin 1996; Bütler et al. 2004; Bütler & Lachat 2009). Eine bisher wenig genutzte Informationsquelle ist das Naturwaldreservats-Netzwerk, in dem Waldflächen von 0,1 bis 3,0 ha Grösse seit Jahrzehnten beobachtet werden (Brang et al. 2011; Herrmann et al. 2012). Diese so genannten Kernflächen sind eine Gelegenheit, unsere Kenntnis der Totholzdynamik zu verbessern.

Das Teilprojekt "Totholzdynamik" hatte daher als erstes das Ziel, aufgrund des Waldreservats-Netzwerks die Totholzdynamik in ihren Teilprozessen Entstehung und Abbau (Abbildung 8) vertieft zu untersuchen. Die Totholzmengen sollten hinsichtlich Quantität und Qualität erfasst und entlang von klimatischen Gradienten und in ihrer Abhängigkeit der Waldstruktur studiert werden. Die Untersuchung fokussierte auf Buche und Fichte sowie am Rande Tanne, die drei häufigsten Baumarten in Schweizer Wäldern, die auch im Reservats-Netzwerk gut vertreten sind. Das zweite Ziel bestand darin, diese empirischen Ergebnisse als Eingangsgrößen in ein Totholzmodell zu nutzen, mit dem sich die Entwicklung der Totholzmengen in einem Wald vorhersagen lässt. Hierzu sollte das Modell für Schweizer Verhältnisse kalibriert und untersucht werden, wie die Totholzdynamik von der Baumart, vom Klima und vom Waldzustand abhängt.

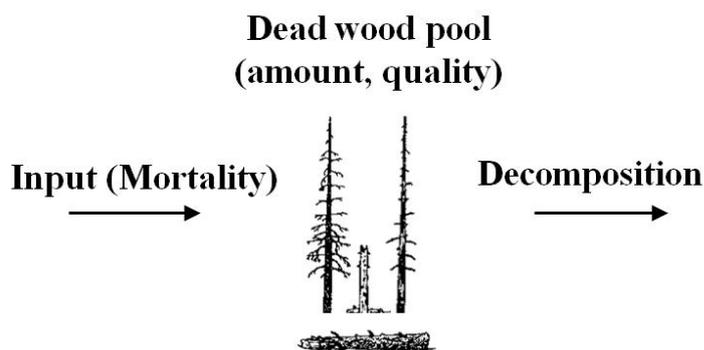


Abbildung 8. Flow chart der Totholzdynamik.

TOTHOLZVOLUMEN UND –QUALITÄT IN NATURWALDRESERVATEN

Hier sei auf die Darstellung in Herrmann et al. (2012) verwiesen. In dieser empirischen Studie in sechs Naturwaldreservaten ergab sich im Durchschnitt ein Totholzvolumen von $69 \text{ m}^3/\text{ha}$, davon 66% Laubholz. Der Anteil des Totholzvolumens am Gesamtvorrat betrug durchschnittlich 12%. Insgesamt war doppelt so viel liegendes wie stehendes Totholz vorhanden. Der mittlere Anteil an Starktotholz (Durchmesser $> 30 \text{ cm}$) lag bei 48% und war beim stehenden Totholz (52%) höher als beim liegenden (46%). Fortgeschrittene Zersetzungsstadien (Moder- und Mulmholz) waren beim liegenden Totholz mit 53% vertreten. Die Volumina, Dimensionen und Zersetzungsstadien variierten innerhalb der Reservate stark. Im Vergleich dazu ist im gesamten Schweizer Wald weniger (Totholzvolumen $21.5 \text{ m}^3/\text{ha}$, 5% des Gesamtvorrates), dünneres (Anteil

Starktotholz 35%) und weniger stark zersetztes Totholz (Anteil fortgeschrittener Zersetzungsstadien 10%) vorhanden. Das Totholzvolumen in den Naturwaldreservaten ist aber noch deutlich geringer als in europäischen Buchenur- oder -naturwäldern. Die untersuchten Naturwaldreservate befinden sich, 40 bis 92 Jahre nach dem letzten Eingriff, immer noch am Beginn der Entwicklung Richtung Urwald.

MORTALITÄT UND UMFALLRATEN VON DÜRRSTÄNDERN

Die Resultate werden im Folgenden oft für Straten dargestellt, für deren Bildung Höhenlagen (<1000 m ü.M., >1000 m ü.M.) und Baumdurchmesser (BHD; <20 cm, 20-40 cm, >40 cm) klassiert wurden. In diesen Straten genügt die Anzahl der Wiederholungen in den zugrunde liegenden Daten für verlässliche Aussagen. Bei Buche und Tanne gibt es wegen zu geringer Anzahl Beobachtungen keine Höhenlagenstraten.

Die mittleren Mortalitätsraten nahmen mit zunehmendem BHD ab, mit Ausnahme der Fichte in Höhenlagen >1000 m bei Sturmeinfluss (Tabelle 3). Die Mortalitätsraten waren bei Buche bei BHD < 20 cm grösser als bei Fichte, bei BHD >20 cm hingegen kleiner (Tabelle 3). Die Tanne war in den Beobachtungsflächen für zuverlässige Aussagen nicht genügend vertreten.

Tabelle 3. Mortalitätsraten von Buche und Fichte nach Höhenlage und BHD-Klasse in Naturwaldreservaten. Dargestellt sind Mittelwerte und der einfache Standardfehler.

Baumart	Höhenlage [m ü.M.]	Sturm- beeinflusst	BHD-Klasse [cm]			Total
			< 20	20-40	> 40	
Buche	<1000	Nein	0.038 (0.021)	0.004 (0.005)	0.002 (0.003)	0.014 (0.008)
Fichte	<1000	Nein	0.026 (0.009)	0.007 (0.007)	0.004	0.011 (0.005)
	>1000	Nein	0.016 (0.008)	0.008 (0.004)	0.006 (0.004)	0.009 (0.004)
	>1000	Ja	0.024 (0.011)	0.032 (0.011)	0.039 (0.022)	0.031 (0.012)

Die mittleren Umfallraten hingen bei der Fichte von der Höhenlage ab und waren unterhalb 1000 m ü.M. bei Buche etwas kleiner als bei Fichte (Tabelle 4). Die Umfallraten nahmen mit zunehmendem BHD zu, ausser bei Fichte oberhalb 1000 m ü.M.

Tabelle 4. Umfallraten von Dürrständern von Buche und Fichte in Abhängigkeit von Höhenlage und BHD.

Baumart	Höhenlage [m ü.M.]	BHD-Klasse [cm]			Total
		< 20	20-40	> 40	
Buche	<1000	0.0702	0.0868	0.0966	0.0845
Fichte	<1000	0.0812	0.1271	-	0.1042
	>1000	0.0476	0.0345	0.0365	0.0395

TOTHOLZZERSETZUNG

Eine Analyse der verbleibenden Masse von Buchen- und Fichtenstämmen in 15 Naturwaldreservaten, 10 bis 50 Jahre nach dem Baumtod, ergab wie erwartet eine deutliche Massenabnahme (Abbildung 9). Allerdings ist die Streuung des Massenverlusts gross, was zurückzuführen sein dürfte auf Unterschiede im Umfallzeitpunkt, bzgl. der Kontaktfläche mit dem Boden und bzgl. der klimatischen Besonderheiten der untersuchten Standorte. Eine Varianzanalyse mit der verbleibenden Masse als Zielvariable (adjusted $R^2=0,6$) ergab denn auch grosse Unterschiede zwischen den Baumarten ($p<0,001$), des BHDs ($p<0,001$), der Zersetzungsdauer ($p<0,001$), der mittleren Jahrestemperatur ($p<0,001$), des Niederschlags ($p<0,05$), des Bodenkontakts ($p<0,001$) sowie einer Interaktion zwischen mittlerer Jahrestemperatur und Niederschlag ($p<0,001$).

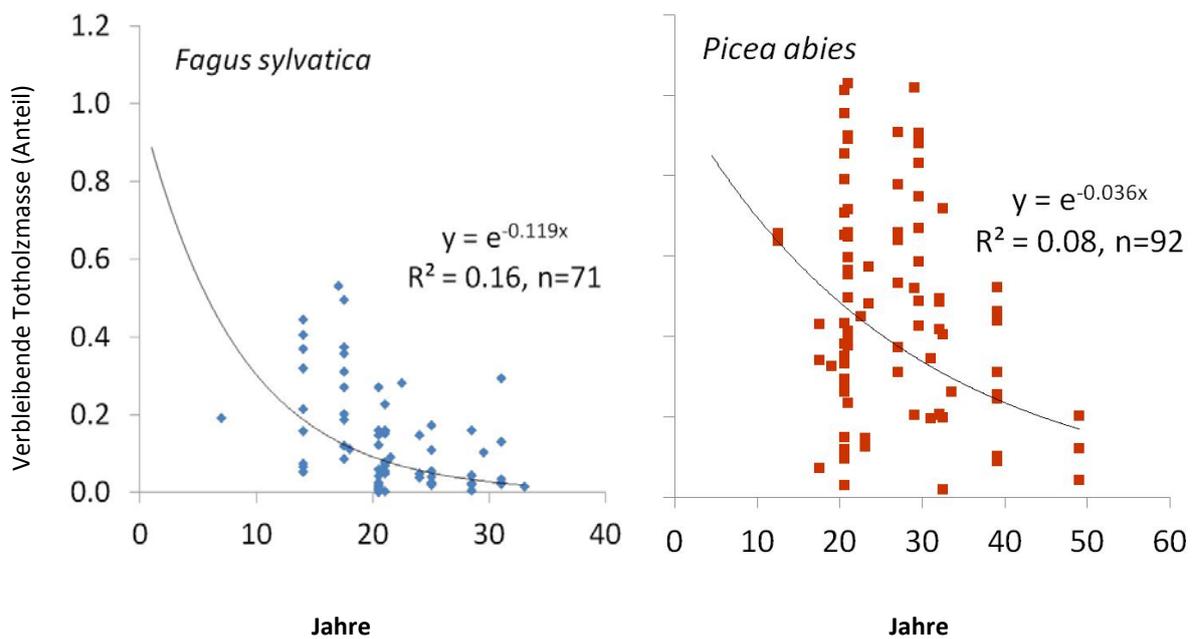
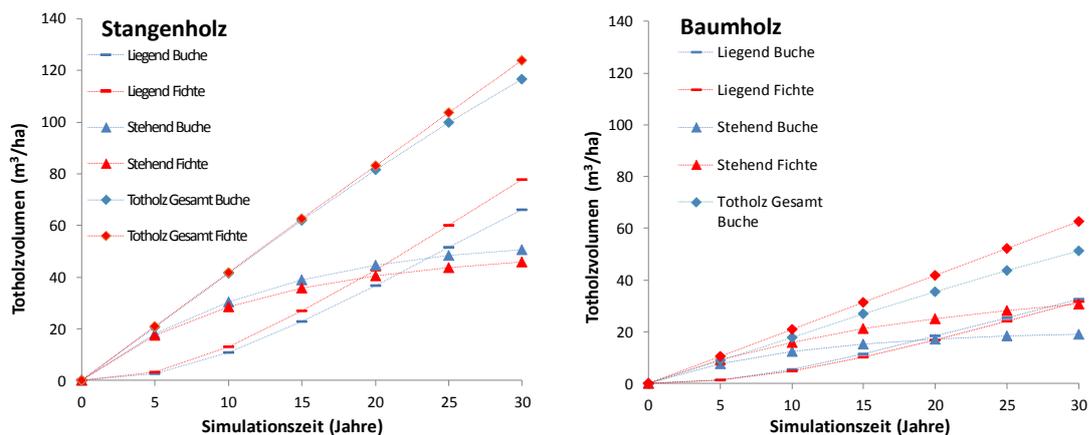


Abbildung 9. Massenverlust von Totholz von Buche und Fichte im Lauf der Zeit.

SIMULATION DER TOTHOLZDYNAMIK

Wir verwendeten ein Simulationsmodell, das von CORTEX Consultants Inc. in Victoria, Kanada, entwickelt und mehrfach angewendet wurde (DeLong et al. 2004; DeLong et al. 2008). Das Modell schätzt die Dichte von Dürrständern und des liegenden Totholzvolumens in den Zersetzungsstufen auf der Landschaftsebene. Es besteht aus vier miteinander verknüpften Teilmodellen für die Dichte der Dürrständer, die Dichte von Baumstümpfen, das Volumen der Dürrständer und das Volumen des liegenden Totholzes. Das Modell bildet die Entwicklung der lebenden Bäume nicht ab und kann daher, ausgehend von einer aktuellen Waldstruktur, die Totholzdynamik nur über wenige Jahrzehnte aufzeigen. Wir modifizierten das Modell, indem die Altersklassenstruktur durch eine Durchmesserklassen-Struktur ersetzt wurde, da für Schweizer Wälder das Alter oft nicht bekannt ist. Das Modell wurde grob validiert und auf Plausibilität geprüft. So nahm die Totholzmenge mit zunehmender Mortalitätsrate und mit zunehmender Bestandesdichte wie erwartet linear zu. Die Menge des liegenden Totholzes nahm bei zunehmender Abbaurrate exponentiell ab; auf die Menge des stehenden Totholzes hatte die Abbaurrate kaum einen Einfluss. Bei zunehmender Umfallrate von Dürrständern nahm das Volumen der Dürrständer ab, das des liegenden Totholzes zu.

Hier stellen wir Totholzbilanzen für ausgewählte Szenarien der Totholzakkumulation für Fichte und Buche über 30 Jahre dar (Abbildung 10). Die Eingangsdaten der lebenden Bäume wurden der Ertragstafel bei Bonität 20 entnommen; bzgl. Totholz wurde dessen vollständiges Fehlen angenommen. Die Szenarien zeigen beispielhaft, wie lange die Totholzakkumulation in einem Bestand dauert, wenn gar kein Holz genutzt wird. Im Stangenholz sammeln sich dann rasch Totholzvolumina von rund 120 m³/ha an, im Baumholz – bei geringerer Mortalität – von 50-60 m³/ha. Werden drei Viertel des Holzes genutzt, dann beträgt im obigen Fall die Totholzakkumulation über 30 Jahre immer noch rund 30 m³/ha (schwaches Stangenholz) bzw. 15 m³/ha (schwaches Baumholz). Diese Werte sind im Vergleich zu den im LFI beobachteten Totholzzunahmen plausibel. Während zu Beginn das stehende Totholz überwiegt, ist nach 20-30 Jahren die Menge des liegenden Totholzes grösser. Die Simulationen gehen davon aus, dass kein Sturm oder eine andere Störung die Mortalität erhöhen.



- | | | |
|---|---|---|
| A | 180 m ³ /ha (Fichte)
220 m ³ /ha (Buche) | 500 m ³ /ha (Fichte)
400 m ³ /ha (Buche) |
| B | 15 cm | 35 cm (Fichte) bzw. 30 cm (Buche) |

Abbildung 10. Modellierter Totholzakkumulation über 30 Jahre für Fichten- und Buchenbestände, getrennt nach stehendem und liegendem Totholz, für schwache Stangenhölzer (links) und schwache Baumhölzer (rechts) mit einer Ertragstafel-Bonität 20. A = Ausgangs-Holzvorrat, B = BHD des Grundflächen-Mittelstammes.

FAZIT

Die hier präsentierten Ergebnisse zeigen, dass rasche Totholzakkumulationen im Schweizer Wald möglich sind. Wird die Holznutzung extensiviert oder aufgegeben – wie das v.a. in schlecht erschlossenen Wäldern die Regel ist, dann sammeln sich rasch grosse Mengen an Totholz an. Bis sich in weiter fortgeschrittene Zersetzungsstufen ausbilden, dauert es allerdings Jahrzehnte. Auch Totholz starker Dimension braucht Zeit, falls nicht schon dicke Bäume vorhanden sind. Das Potenzial für eine Totholzanreicherung ist aber vorhanden. Die Herausforderung ist, dieses differenziert in Rücksicht auf andere Waldleistungen und –produkte zu realisieren.

PRODUKTE (IM RAHMEN ODER AM RAND DES PROJEKTS PUBLIZIERT)

- Bütler R, Lachat T, Larrieu L, Paillet L. 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. in F. Krumm, and D. Krauss, editors. In: Kraus D, Krumm F (eds): in Focus – Managing Forests in Europe: Integration of nature protection in forest management and its relation to other forest services (Integrate). European Forest Institute, Freiburg.
- Müller, J., and R. Bütler. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129:981-992.
- Caminada M, Lachat T, Wermelinger B, Rigling A. 2011. Holzbewohnende Käfer im Buchenwald: Nicht nur Totholz zählt. *Wald und Holz* 5/11.31-33.
- Caminada M, Lachat T, Wermelinger B, Rigling A. 2011. Coléoptères saproxyliques dans les hêtraies: Le bois mort n'est pas l'unique facteur à prendre en compte. *La Forêt* 6/11.13-15.
- Gossner M, Lachat T, Brunet J, Isacsson G, Bouget C, Brustel H, Brandl R, Weisser WW, Müller J. 2013. Current Near-to-Nature Forest Management Effects on Functional Trait Composition of Saproxylic Beetles in Beech Forests. *Conservation Biology* 27:605-614.
- Hermann S., Conder A., Brang P. 2012. Totholzvolumen und -qualität in ausgewählten Schweizer Naturwaldreservaten, *Schweiz Z Forstwes* 163 (2012) 6: 222–231.
- Lachat T, Ecker K, Duelli P, Wermelinger B. 2013. Population trends of *Rosalia alpina* (L.) in Switzerland: a lasting turnaround? *Journal of Insect Conservation* 17:653-662.
- Lachat T, Bouget C, Bütler R, Müller J. 2013. Dead wood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity. In: Kraus D, Krumm F (eds): in Focus – Managing Forests in Europe: Integration of nature protection in forest management and its relation to other forest services (Integrate). European Forest Institute, Freiburg.
- Lachat T, Wermelinger, Gossner MM, Bussler H, Isacsson G, Müller J. 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecological Indicators* 23: 323-331.
- Müller J, Brunet J, Brin A, Bouget C, Brustel H, Bussler H, Hothorn T, Isacsson, Köhler F, Lachat T, Gossner M. 2013. Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylic beetles for the conservation of European Beech forests. *Insect Conservation and Diversity* 6:162-169
- Müller M, Lachat T, Bütler R. 2012. Wie gross sollen Altholzinseln sein? *Schweiz. Z. Forstwes.* 157, 6: 208-216. 163
- Nagel TA, Zenner EK, Brang P. 2013. Research in old-growth forests and forest reserves: implications for integrated forest management. In: Kraus D, Krumm F (eds): in Focus – Managing Forests in Europe: Integration of nature protection in forest management and its relation to other forest services (Integrate). European Forest Institute, Freiburg.
- Wermelinger B, Lachat T, Müller J. 2013. Main indicator species groups and their thresholds of habitat requirements: Insects. In: Kraus D, Krumm F (eds): in Focus – Managing Forests in Europe: Integration of nature protection in forest management and its relation to other forest services (Integrate). European Forest Institute, Freiburg.

ZITIERTE REFERENZEN

- Brändli, U. B., editor. 2010. Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der dritten Erhebung 2004-2006. Eid. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft.
- Brang, P., C. Heiri, and H. R. Bugmann. 2011. Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz. Eid. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; ETH Zürich, Zürich. Haupt Verlag, Bern, Stuttgart, Wien.
- Bretz Guby, N. A., and M. Dobbertin. 1996. Quantitative estimates of coarse woody debris and standing dead trees in selected Swiss forests. *Global Ecology and Biogeography Letters* **5**:327-341.
- Brin, A., H. Brustel, and H. Jactel. 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Annals of Forest Science* **66**.
- Bussler, H. 2008. Reliktarten: Fenster in die Vergangenheit. *LWF aktuell* **63**:8-9.
- Bütler, R., P. Angelstam, P. Ekelund, and R. Schlaepfer. 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol Conserv* **119**:305-318.
- Bütler, R., and T. Lachat. 2009. Wälder ohne Bewirtschaftung: eine Chance für die saproxyliche Biodiversität. Schweiz. Z. Forstwes. **160**:324-333.
- Bütler, R., T. Lachat, L. Larrieu, and Y. Paillet. 2013. Habitat trees: key elements for forest biodiversity. European Forest Institute (EFI), Freiburg.
- DeLong, S. C., S. A. Fall, and G. D. Sutherland. 2004. Estimating the impacts of harvest distribution on road building and snag abundance. *Can. J. For. Res* **34**:323-331.
- DeLong, S. C., G. D. Sutherland, L. D. Daniels, B. Heemskerk, and K. O. Storaunet. 2008. Temporal dynamics of snags and development of snag habitats in wet spruce-fir stands in east central British Columbia. *For. Ecol. and Man* **255**:3613-3620.
- Dufrêne, M., and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**:345-366.
- Gossner, M. M., T. Lachat, J. Brunet, G. Isacson, C. Bouget, H. Brustel, R. Brandl, W. W. Weisser, and J. Müller. 2013. Current Near-to-Nature Forest Management Effects on Functional Trait Composition of Saproxylic Beetles in Beech Forests. *Conservation Biology* **27**:605-614.
- Herrmann, S., M. Conder, and P. Brang. 2012. Totholzvolumen und -qualität in ausgewählten schweizer naturwaldreservaten. *SZF* **163**:222-231.
- Lachat, T., C. Bouget, R. Bütler, and J. Müller. 2013a. Dead wood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity in F. Krumm, and D. Krauss, editors. What science can tell us: Integration of nature protection in forest management and its relation to other forest services (Integrate). European Forest Institute, Freiburg.
- Lachat, T., K. Ecker, P. Duelli, and B. Wermelinger. 2013b. Population trends of *Rosalia alpina* (L.) in Switzerland: a lasting turnaround? *Journal of Insect Conservation* **17**:653-662.
- Lachat, T., B. Wermelinger, M. M. Gossner, H. Bussler, G. Isacson, and J. Müller. 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecological Indicators* **23**:323-331.
- Laliberte, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**:299-305.

- Luck, G. W., A. Carter, and L. Smallbone. 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *Plos One* **8**.
- Martikainen, P., J. Siitonen, P. Punttila, L. Kaila, and J. Rauh. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* **94**:199-209.
- Meyer, P., N. Bartsch, and B. Wolff. 2003. Methoden der Totholzerfassung im Wald. *Forstarchiv* **74**:263-274.
- Müller, J., J. Brunet, A. Brin, C. Bouget, H. Brustel, H. Bussler, B. Förster, G. Isacson, F. Köhler, T. Lachat, and M. M. Gossner. 2013. Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylic beetles for the conservation of European Beech forests. *Insect Conservation and Diversity* **6**.
- Müller, J., H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl, and P. Zabransky. 2005. Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie online* **2**:106-113.
- Müller, J., and R. Bütler. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* **129**:981-992.
- Siitonen, J., P. Martikainen, P. Punttila, and J. Rauh. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* **128**:211-225.
- Stokland, J., S. Tomter, and U. Söderberg. 2004. Development of Dead Wood Indicators for Biodiversity Monitoring: Experiences from Scandinavia in M. Marchetti, editor. *Monitoring and Indicators of forest biodiversity in Europe-from ideas to operationality*, Florence, Italy.
- Wermelinger, B., T. Lachat, and J. Müller. 2013. Main indicator species groups and their thresholds of habitat requirements: Insects in D. Kraus, and F. Krumm, editors. *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. European Forest Institute (EFI), Freiburg.
- Zell, J. 2007. Methoden für die Ermittlung, Modellierung und Prognose der Kohlenstoffspeicherung in Wäldern auf Grundlage permanenter Grossrauminventuren. Page 152. Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften. Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i. Brsg.