



**Integrative Ansätze
als Chance für
die Erhaltung der
Artenvielfalt in Wäldern**

Daniel Kraus und Frank Krumm (Hrsg.)



Inhalt

Mitwirkende Autoren und Redaktion	8
Vorwort	11
Einleitung	12
<i>Daniel Kraus und Frank Krumm</i>	
1 Konzepte	17
1.1 Integration oder Segregation: der Spagat zwischen der Produktion von Rohstoffen und dem Schutz der Biodiversität in europäischen Wäldern <i>Kurt Bollmann und Veronika Braunisch</i>	18
1.2 Die Verwendung gesamteuropäischer Kriterien und Indikatorsysteme zur Messung von Veränderungen der Artenvielfalt in Waldökosystemen <i>Markus Lier, Jari Parviainen, Cecile Nivet, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin und Yoan Paillet</i>	34
1.3 Forschung in Primärwäldern und Waldreservaten: Bedeutung für eine ganzheitliche Waldbewirtschaftung <i>Thomas A. Nagel, Eric K. Zenner und Peter Brang</i>	46
1.4 Naturnähe von Wäldern als Schlüssel zum Erhalt biologischer Vielfalt <i>Susanne Winter, Tomáš Vrška und Heike Begehold</i>	54
1.5 Waldbausysteme und Mehrfachleistungs-Forstwirtschaft <i>Sven Wagner, Franka Huth, Frits Mohren und Isabelle Herrmann</i>	66
1.6 „Retention Forestry“ – die praktische Umsetzung eines ganzheitlichen Ansatzes <i>Lena Gustafsson, Jürgen Bausch, Jari Kouki, Asko Löhmus und Anne Sverdrup-Thygeson</i>	76
2 Schlüsselkomponenten für die Erhaltung der biologischen Vielfalt in Wäldern	85
2.1 Habitatbäume: Schlüsselkomponenten der Waldbiodiversität <i>Rita Bütler, Thibault Lachat, Laurent Larrieu und Yoan Paillet</i>	86
2.2 Totholz: Quantitative und qualitative Voraussetzungen für die Erhaltung der biologischen Vielfalt von Xylobionten <i>Thibault Lachat, Christophe Bouget, Rita Bütler und Jörg Müller</i>	96
2.3 Konnektivität und Fragmentierung: Inselbiogeographie und Metapopulationen in Elementen später Waldentwicklungsphasen <i>Kris Vandekerkhove, Arno Thomaes und Bengt-Gunnar Jonsson</i>	108
2.4 Natürliche Störereignisse und Walddynamik in europäischen Wäldern der gemäßigten Zone <i>Thomas A. Nagel, Miroslav Svoboda und Momchil Panayotov</i>	120

2.5	Erhalt und Management von spezialisierten Arten: Das Vermächtnis von Naturwäldern und traditionellen Kulturlandschaften <i>Per Angelstam, Marine Elbakidze und Asko Löhmus</i>	128
2.6	Management für Zielarten <i>Bengt-Gunnar Jonsson und Juha Siitonen</i>	140
3	Indikatorartengruppen und die Schwellenwerte ihrer Habitatansprüche	151
3.1	Waldvögel und ihre Habitatansprüche <i>Pierre Mollet, Simon Birrer und Gilberto Pasinelli</i>	152
3.2	Waldinsekten und ihre Habitatansprüche <i>Beat Wermelinger, Thibault Lachat und Jörg Müller</i>	158
3.3	Waldspezifische Vielfalt der Gefäßpflanzen, Moose und Flechten <i>Wolf-Ulrich Kriebitzsch, Helga Bültmann, Goddert von Oheimb, Marcus Schmidt, Hjalmar Thiel und Jörg Ewald</i>	164
3.4	Die Bedeutung der biologischen Vielfalt von Mykorrhizapilzen für die Funktionalität von Waldökosystemen <i>Martina Peter, Marc Buée und Simon Egli</i>	176
3.5	Flechten: sensible Indikatoren für Veränderungen in Wäldern <i>Juri Nascimbene, Anna-Liisa Ylisirniö, Juha Pykälä und Paolo Giordani</i>	188
3.6	Spinnen im Ökosystem Wald <i>Anne Oxbrough und Tim Ziesche</i>	196
3.7	Gehäuse- und Nacktschnecken als Indikatoren für nachhaltige Waldbewirtschaftung <i>Heike Kappes</i>	206
4	Zentrale Herausforderungen	217
4.1	Biodiversitätsschutz und Waldmanagement in europäischen Waldökosystemen im Zuge des Klimawandels <i>Marcus Lindner, Frank Krumm und Gert-Jan Nabuurs</i>	218
4.2	Die funktionelle Rolle der biologischen Vielfalt im Wald <i>Michael Scherer-Lorenzen</i>	228
4.3	Invasive Neobiota im Ökosystem Wald: Chance oder Bedrohung? <i>Nicola Schoenenberger und Marco Conedera</i>	238
4.4	Die genetische Vielfalt der Waldbäume <i>Jarkko Koskela und François Lefèvre</i>	246
4.5	Monitoring der biologischen Artenvielfalt europäischer Waldökosysteme – neue Erkenntnisse, Herausforderungen und Chancen <i>Yoan Paillet, Jari Parvainen, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin und Markus Lier</i>	256
5	Integrative Managementansätze: eine Synthese	269
	<i>Frank Krumm, Andreas Schuck und Daniel Kraus</i>	
	Zusammenstellung der Kernaussagen	277
	Glossar	293

2.3 Konnektivität und Fragmentierung: Inselbiogeographie und Metapopulationen in Elementen später Waldentwicklungsphasen

Kris Vandekerkhove, Arno Thomaes und Bengt-Gunnar Jonsson

Große Totholz mengen und ein dichtes Netz an alten und hohlen Bäumen (im Folgenden „Habitatbäume“ genannt, vgl. Kapitel 2.1) sind charakteristische Elemente eines naturbelassenen Waldes, besonders in den späten Entwicklungsphasen (Harmon et al. 1986). Diese Phasen können in naturbelassenen Wäldern bis zu 50 % der Waldfläche umfassen (z. B. Meyer und Schmidt 2008), fehlen allerdings in bewirtschafteten, auch naturnah bewirtschafteten Wäldern gänzlich oder weitgehend. Wirtschaftswälder werden ausschließlich von Aufbau- und Optimalphase dominiert; alle anderen Entwicklungsphasen werden durch die Holzernte unterbunden (Christensen und Emborg 1996, Bobiec 2002). Auch im Rahmen einer selektiven Entnahme und Durchforstung werden „fehlerhafte“ Bäume der späten Entwicklungsphasen (hohle, tote und absterbende Bäume) meist entfernt. Ein erheblicher Teil der Waldbiodiversität ist jedoch ausschließlich oder vorwiegend auf diese Elemente angewiesen, um das Überleben zu sichern, insbesondere saproxyliche, also Totholz bewohnende Arten (Stokland et al. 2012). Siitonen (2001) berechnete, dass ein Rückgang von starkem Totholz um mehr als 90 % wohl zu einem Verlust von wenigstens einem Viertel, wahrscheinlich sogar mehr als der Hälfte aller saproxylichen Arten führen kann. Habitatverlust in Verbindung mit einer Fragmentierung natürlicher Lebensräume lässt diese Quote vermutlich noch stärker ansteigen. Das führt dazu, dass inzwischen die meisten auf Altbestandselemente und späte Entwicklungsphasen angewiesenen Arten bedroht sind.

► *Schutz der Biodiversität in bewirtschafteten Wäldern ist im Wesentlichen eine Frage des gezielten Belassens entscheidender Elemente, um die ‚Verkürzung‘ des Entwicklungsphasenzyklus durch den Ernteeinschlag zu kompensieren.*

Altbestandselemente wie Höhlenbäume und Totholz entstehen von selbst, wenn die Forstwirtschaft es zulässt. In kürzlich aus der Nutzung genommenen mitteleuropäischen Wäldern (mit grundsätzlich niedrigem Totholzanteil) kann das Totholzvolumen durchschnittlich im Jahr um bis zu 1–1,5 m³/ha netto auch ohne schwerwiegende Störereignisse anwachsen (u. a. Vandekerkhove et al. 2009). Bei dieser Geschwindigkeit wird nach 50 bis 100 Jahren ein „natürliches“ Totholzniveau erreicht. Einige Elemente der fortgeschrittenen Altersphasen benötigen sogar noch länger, bis sie sich wieder eingestellt haben, wie beispielsweise alte, rindenlose Bäume und große, stark zersetzte Stammelemente. Solche Elemente zu belassen und zu erhalten ist von größter Wichtigkeit, da ihre „Wiederherstellung“ buchstäblich Generationen dauern kann (siehe Exkurs 17). Auch an Standorten, wo als einzige Option aktive Wiederherstellung verbleibt, ist es anzustreben, langsam, aber stetig Elemente der späten Waldentwicklungsphasen anzureichern.

Exkurs 17. Managementstrategien für die Erhaltung von Altbestandselementen: „die drei R“

- **Reserve (Schützen)**: Schutz vorhandener Altbestandsrelikte (oder anderer Kleinbestände von hohem Wert oder mit entsprechendem Potential) durch die Einrichtung klar umrissener, abgesteckter Gebiete zu diesem Zweck, wie beispielsweise Naturwaldreservate oder Nationalparks, aber auch kleinerer, oft „Waldrefugien“ oder „Altholzinsel“ genannter Schutzgebieten.
- **Retain (Erhalten)**: der bewusste Erhalt von toten, alten oder anderen Habitatbäumen in einem Bestand im Rahmen von Durchforstungs- oder Erntemaßnahmen. Derartige Retentionsbäume sind Schlüsselemente für die „Matrix“ bewirtschafteter Wälder.
- **Restore (Wiederherstellen)**: Auch wenn keine solchen Altbestandsstrukturen aktuell vorhanden sind, kann mithilfe geeigneter Maßnahmen deren Wiederherstellung in geplanten, vernetzten Mustern erfolgen.

Dieses Konzept wurde ursprünglich für die Primärwälder des Pazifischen Nordwestens entwickelt und unter der Bezeichnung „Variable Retention Harvest System“ eingeführt (Franklin et al. 1997, Lindenmayer und Franklin 2002). Es lässt sich aber auch auf gemäßigte Wälder ohne Altbestandselemente anwenden, wo ein „management for old-growthness“ in die waldbauliche Praxis eingebunden wird (Bauhus et al. 2009). Meist geht es gewissermaßen darum, „den Dingen ihren Lauf zu lassen“ und abzuwarten, was passiert. Altbestandselemente wie Höhlenbäume und Totholz entstehen tatsächlich von selbst, wenn die Bewirtschaftung zulässt, dass sie sich entwickeln.

▶ *Altbestandselemente sollten in ein funktionelles Netz eingegliedert werden, um für die Erhaltung der biologischen Vielfalt saproxyli-scher Arten wirkungsvoll zu sein.*

Der erfolgreiche Bestandserhalt einer Population ist nur möglich, solange Fortpflanzung und Besiedlung die durch Abwanderung, Tod oder Räuber entstehenden Verluste kompensieren können. Saproxyliche Arten unterscheiden sich insofern von anderen, als ihr Lebensraum vergänglich ist: hohle und tote Bäume sind nur vorübergehend verfügbar und eignen sich sogar zeitlich noch viel eingeschränkter als Lebensraum für bestimmte Arten (Jonsson 2012). Folglich hängt das Überleben einer Population von deren Fähigkeit und Möglichkeit ab, ein neues Habitat zu besiedeln, bevor das alte untergeht.

▶ *Man kann gewissermaßen sagen, dass eine Population saproxyli-scher Organismen auf einem schmelzenden Eisberg lebt und den nächsten erreichen muss, bevor sich das verbleibende Eis endgültig aufgelöst hat.*

Exkurs 18. Die Theorie der Inselbiogeographie und Metapopulationen

Die Prinzipien der Inselbiogeographie wurden von MacArthur und Wilson (1967) entwickelt. Sie basieren auf deren Untersuchung der Artenvielfalt auf relativ großen und kleinen Inseln in Festlandsnähe sowie in größerer Entfernung.

Sie formulierten die Kernaussage, dass der Artenreichtum auf größeren Inseln höher ist als auf kleineren und auf nahe am Festland liegenden Inseln wiederum höher als auf weiter entfernten. Dies lässt sich vereinfacht dadurch erklären, dass die Zuwanderung von Arten vom Festland (der Populationsquelle) mit der zu überwindenden Distanz sinkt. Größere Inseln enthalten potentiell vielfältigere Lebensräume und eignen sich daher für mehr Arten; größere, weniger leicht vom Aussterben bedrohte Populationen können sich entwickeln.

Stillgelegte Flächen und Habitatbäume stellen für altbestandsabhängige Arten ein Geflecht aus „Altholzinseln“ und Trittsteinen in einem „Meer“ aus Jung- und Optimalphasenbeständen dar. Wie in der klassischen Inselbiogeographie können größere Habitatinseln größere (Sub-) Populationen längerfristig tragen (geringeres Aussterberisiko), und Flächen, die sich näher an der Quellpopulation befinden, werden mit größerer Wahrscheinlichkeit besiedelt.

Die **Metapopulationstheorie** wurde im Wesentlichen von Hanski (1999) entwickelt und beschrieben. Sie besagt, dass die Population einer Art aus einer Vielzahl von eigenständigen Teilpopulationen bestehen kann, die in räumlich getrennten, geeigneten Habitaten („patches“) leben, jedoch in kürzester Zeit von einem Standort zu einem anderen wandern können. Diese Subpopulationen bilden gemeinsam eine sogenannte „Metapopulation“.

Auch wenn einzelne Standorte und Subpopulationen verlorengehen, überlebt die Population als Ganzes, solange der Austausch der Subpopulationen untereinander erhalten bleibt und diese insgesamt überlebensfähig bleiben. In einigen Fällen kann auch eine eigenständige Kolonie über längere Zeit stabil sein (bspw. Kormorane auf einer Brutinsel). In anderen Fällen, wie bei Totholz, gehen Siedlungsflächen im Lauf der Zeit verloren und entstehen an anderer Stelle neu. Einzelne Individuen (oder Samen) können von ihrem Ursprung ausgehend einen neuen Lebensraum zufällig besiedeln (z. B. Pilze, s. u.), wohingegen andere aktiv nach neuen Lebensräumen suchen (z. B. Käfer). In solchen Fällen spricht man von „Habitat Tracking“.

So lange genügend Habitatflächen für eine Besiedlung zur Verfügung stehen und erreichbar sind, kann sich eine lebensfähige Metapopulation einer Art entwickeln oder erhalten bleiben und so das Überleben einer ganzen Art sichern. Bei einer niedrigen Etablierungsrate hingegen wird die Metapopulation schrumpfen und schließlich aussterben. Dieser Vorgang kann sich über einen längeren Zeitraum hinziehen und erst lange nach dem Verlust des Lebensraums abgeschlossen sein. Arten können noch immer vorhanden sein, auch wenn die Anforderungen an das Habitat nicht mehr erfüllt sind. Dies wird „Aussterbeschuld“ (engl. extinction debt) genannt (u. a. Hanski 1999). Die Wiederbesiedlung eines neu entstandenen, geeigneten Habitats kann sich verzögern, weil Arten nicht bis dahin vordringen können oder noch keine neuen Populationen entwickelt haben. Bei diesem Phänomen handelt es sich um den sogenannten „Besiedlungskredit“ (engl. immigration credit) (u. a. Jackson und Sax 2009).

Die Besiedlung eines geeigneten Lebensraums durch eine Art ist das Ergebnis einer Kombination aus erfolgreicher Ausbreitung und gesicherter Nachkommenschaft (u. a. Jonsson et al. 2005). Ausbreitung ist die Fähigkeit, sich aktiv zu verbreiten. Dies kann über Samen, Sporen oder flugfähige erwachsene Individuen geschehen und sowohl zufällig wie zielgerichtet erfolgen. Etablierung durch Nachkommenschaft beschreibt die Fähigkeit, sich in einem erst kürzlich erreichten Habitat niederzulassen und zu vermehren. Dies hängt stark von der Eignung des betreffenden Lebensraums ab. Einige Arten sind sehr wählerisch, andere weniger. Erfolg hängt in hohem Maß von der artspezifischen Verbreitungsfähigkeit und dem individuellen Reproduktionsvermögen ab.

► *Ein funktionelles Netz aus Altbestandselementen erlaubt es Zielarten, tragfähige Metapopulationen zu entwickeln und zu erhalten. Räumliche und zeitliche Kontinuität und Konnektivität sind dabei wesentliche Elemente.*

Für ein derartiges Netz sind mehrere kleine und große aus der Nutzung genommene Flächen erforderlich, die durch „Korridore“ und „Trittsteine“ in Form von Habitatbäumen innerhalb der Matrix bewirtschafteter Wälder vernetzt werden. Inwieweit sich ein solches Netz als funktionsfähig erweist, hängt von den Habitatansprüchen und der Verbreitungsfähigkeit der Arten ab.

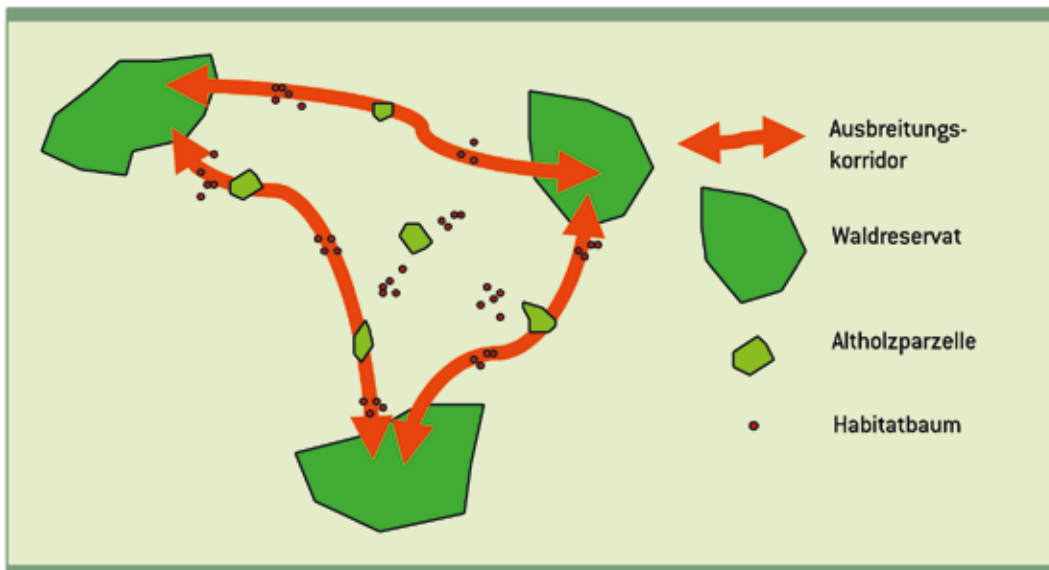


Abb. 30. Schematische Darstellung eines funktionellen Netzes von Altbestandselementen: größere stillgelegte Flächen [Naturwaldreservate >10 ha] stehen durch Altholzinseln [1–5 ha] und vereinzelt Habitatbäume miteinander in Verbindung. Flächen mit einer größeren Dichte an Habitatbäumen bilden ganze „Korridore“, doch eine hochqualitative „Matrix“ kann von den meisten Zielarten durchwandert werden. Quelle: Lachat und Bütler 2007.

► *Wie andere Organismen (z. B. Gefäßpflanzen) auch, lassen sich saproxylische Arten anhand ihrer Lebensstrategien klassifizieren, von schnell besiedelnden Ruderalarten bis hin zu stresstoleranten, ortsgebundenen Überlebenskünstlern.*

Einige Arten legen typisches Ruderalverhalten an den Tag: sie weisen eine hohe Reproduktionsrate und ausgeprägte Ausbreitungsfähigkeiten auf. Sie sind in der Lage, in kürzester Zeit neu verfügbare Lebensräume über große Entfernungen hinweg zu besiedeln und eine Vielzahl an Nachkommen zu produzieren. Als typischer Vertreter zu nennen wären hier die Borkenkäfer. Sie müssen derartige Strategien ergreifen, denn ihre Zeit ist knapp; ihr Lebensraum ist sehr kurzlebig (frisch abgestorbenes Kambium) bzw. sie müssen als Erstbesiedler auftreten, um sich gegen andere Arten durchsetzen zu können.

Am anderen Ende des Spektrums stehen Arten, deren Besiedlungsverhalten sehr bedächtig ist, die wenig Nachkommen produzieren, und das häufig erst nach einigen Jahren. Sie zeichnen sich durch Beständigkeit und Langlebigkeit aus, auch was die Lebensspanne des einzelnen Individuums angeht. Hierzu zählen typischerweise Käfer, die im Mulm von Grobhöhlen an sehr alten lebenden und toten Bäumen leben. Mulm ist schwer verdaulich und von geringem Nährwert, die Entwicklung geht nur langsam voran – doch die Baumhöhlen überdauern viele Jahrzehnte, wenn nicht sogar Jahrhunderte. Viele andere Arten greifen auf eine dazwischen angesiedelte Strategie in Verbindung mit hoher oder niedriger Ausbreitungsfähigkeit zurück. Oft stellen sie besondere Ansprüche an ihren Lebensraum oder sind in der Lage, unter besonders unwirtlichen Bedingungen zu überleben, was den Konkurrenzdruck niedrig hält.

► *Die Anforderung an die Beschaffenheit einer funktionellen Habitatvernetzung verknüpft die Ansprüche von beiden Lebensstrategien: schnelle Besiedler benötigen ein kontinuierliches Angebot immer neuer (oft nur kurzlebiger) Lebensräume auf großen Flächen; langsame Besiedler sind auf den Erhalt und die Vergrößerung relikitärer Habitatsinseln angewiesen.*

Angesichts der großen Unterschiede in den Lebensstrategien der saproxylischen Organismengemeinschaft sollten bei der Planung der Vernetzung von Altbestandselementen sämtliche Bedürfnisse berücksichtigt werden, um dieses Netz funktionell zu gestalten. Langfristig und großräumig sollte der kontinuierliche Erhalt von geeigneten Lebensräumen und deren Erneuerung garantiert werden.

Wir möchten diese Theorie mithilfe einiger Artengruppen illustrieren:

Waldvögel sind eine eingehend erforschte Gruppe mit gutem Ausbreitungsvermögen. Spechte werden oft als Indikatoren für die Artenvielfalt im Wald gewählt. Die Anforderungen der verschiedenen Spechtarten an ihren Lebensraum sind in der Tat sehr vielfältig. Buntspecht (*Dendrocopos major*) und Schwarzspecht (*Dryocopos martius*) sind dabei weniger ein-

geschränkt als andere Spechte. Sie finden auch in mittelgroßen lebenden Bäumen Nahrung und benötigen nur einige wenige geeignete Nistbäume in ihrem Revier, um ihr Überleben zu sichern. Andere Vertreter wie der Mittelspecht (*Dendrocopos medius*) sind insofern anspruchsvoller, als sich ihre Nahrung nur auf großen Laubbäumen mit reichlichem Moosbewuchs an den Ästen finden lässt (u. a. Pasinelli 2007). Der Dreizehenspecht (*Picoides tridactylus*) und der Weißrückenspecht (*Dendrocopos leucotos*) sind extrem wählerisch, was ihren Lebensraum angeht. Nahrung und geeigneten Nistraum finden sie nur in Wäldern mit einer hohen Dichte an stehendem Totholz (mindestens 30 m³/ha bzw. mehr als 50 m³/ha) (Angelstam et al. 2003, Bütler et al. 2004, Müller und Bütler 2010). Die erstgenannten Arten kommen ganz klar auch mit einigen wenigen Habitatbäumen pro Hektar gut zurecht, wohingegen der Mittelspecht auch auf Altbestände in ausreichenden Mengen und eine hohe Dichte an Habitatbäumen innerhalb der Matrix angewiesen ist (Pasinelli 2007, Müller et al. 2009). Dies wird in Gebieten wie Belgien und Holland besonders deutlich, wo sich Buntspecht und Schwarzspecht rasch auf verbesserte Lebensraumbedingungen eingestellt haben. Der Mittelspecht braucht sehr viel länger, allerdings ist er inzwischen auch erfolgreich in neuen geeigneten Lebensräumen ansässig geworden (Vandekerkhove et al. 2011). Sowohl Weißrückenspecht als auch Dreizehenspecht sind auf mehrere größere Altbestände von mindestens 20–100 ha als Brutgebiet für die erfolgreiche Fortpflanzung angewiesen, was bedeutet, dass sie sich meist auf Schutzgebiete beschränken müssen. Habitatbäume und Altholzinseln in bewirtschafteten Wäldern können dahingehend als Trittsteine zwischen den Reservaten dienen und somit ein großräumiges funktionelles Verbundnetz für lebensfähige Metapopulationen ebensolcher Arten bilden.

Saprobionte Pilze verbreiten sich grundsätzlich sehr einfach; sie produzieren Millionen Sporen, die sich mehrere hundert Kilometer weit ausbreiten können (u. a. Stenlid und Gustafsson 2001). Allerdings wandert nur eine sehr geringe Zahl dieser Sporen tatsächlich so weit. Der größte Teil fällt im Umkreis von wenigen Metern um den Fruchtkörper zu Boden. Angesichts der großen Menge der produzierten Sporen gibt es dennoch eine hohe Wahrscheinlichkeit, dass einige tatsächlich große Entfernungen überwinden. Diese sind unerlässlich für die Etablierung neuer Populationen an entfernten Orten (Stenlid und Gustafsson 2001). Im Gegensatz zu Vögeln und Insekten können Sporen nicht aktiv nach zum Keimen geeignetem Substrat suchen und sind somit vollkommen auf den Zufall angewiesen, wenn auch einige von ihnen von Insekten transportiert werden (Jonsson 2012). Selbst wenn eine lebensfähige Spore in weiter Entfernung auf ein geeignetes Substrat fällt und keimen kann, muss eine weitere, passende Spore das gleiche Substrat erreichen, damit aus beiden ein dikaryotisches Myzel entsteht, welches wiederum Fruchtkörper und neue Sporen hervorbringen kann (Stenlid und Gustafsson 2001). Aus diesem Grund sinkt mit der Entfernung die Wahrscheinlichkeit sehr schnell, dass sich ein fruchtbares, neues Myzel bildet, auch wenn die Reproduktions- und Ausbreitungsfähigkeit dies erwarten lassen würde. Eine Untersuchung der Kolonisierungsfähigkeit von *Fomitopsis rosea* in Schweden (Edman et al. 2004) zeigte, dass auch bei einer Ablagerungsrate von 10 Sporen pro m² und Stunde sowie verfügbarem, geeignetem Substrat nach 5 Jahren noch keine Besiedlung erfolgt war. Das bloße Vorhandensein von geeignetem Substrat und das Auftreten von Sporen gewährleistet noch keine Besiedlung (Jonsson et al. 2005). Beispiele haben gezeigt, dass zahlreiche Pilzarten keine sonderlich hohen Anforderungen an ihr Substrat stellen; geeignete Habitate in ausreichender Dichte genügen, um eine kontinuierliche Entwicklung neuer, lebensfähiger Populationen zuzulassen (Vandekerkhove et al. 2011). Dem gegenüber steht eine gewisse Zahl hochanspruchsvoller Arten wie der Igel-Stachelbart (*Hericium erinaceus*), welche auch weiterhin selten sind oder aber vollständig fehlen. Sie stehen oft in Zusammenhang mit spezifischen, seltenen und kurzlebigen Substraten (wie Verletzungen oder Fäulnislöcher an überalterten Bäumen). Fällt ihr Lebensraum kurzfristig weg oder geht die Dichte an geeigneten Habitaten zurück, erreichen diese Arten neue Lebens-

räume unter Umständen nicht mehr rechtzeitig, insbesondere dann, wenn die Entfernung zur Ursprungspopulation groß ist (Christensen et al. 2005). Flächen mit hohem Aufkommen an geeignetem Substrat wie Naturwaldreservate, Altholzinseln und alte Baumreihen/Alleen erhöhen nicht nur lokal die Wahrscheinlichkeit für Sporen, geeignete Lebensräume zu erreichen und sich so erfolgreich anzusiedeln, sondern erlauben die Entwicklung größerer Populationen, die lokal weniger vom Aussterben bedroht sind. Diese Satellitenpopulationen können künftig als Ausgangspunkte einer weiteren Ausbreitung dienen (Siitonen 2001, Jonsson et al. 2005). Einige Arten treten allem Anschein nach jedoch nur auf großen Flächen mit einem Totholzanteil von mehr als 100 m³/ha auf, wie beispielsweise *Antrodiella citrinella* (Bässler und Müller 2010). Diese Arten befinden sich „jenseits der Möglichkeiten“ eines integrativen Managementansatzes und erfordern besonders große aus der Nutzung genommene Flächen.

Exkurs 19. Einrichtung eines funktionellen Netzes: einige „Faustregeln“

Die Mindestgröße für lebensfähige Metapopulationen (Sicherstellung des Überlebens der Population und Erhaltung der genetischen Variation) beträgt für viele Tierarten eine geschätzte minimale Populationsgröße von 4.000 bis 5.000 Individuen (Frankham 1995). Die Zahl für lebensfähige Metapopulationen kann bei Arten mit mehrjährigen Lebenszyklen unter Umständen kleiner ausfallen (bei Arten mit einer Generationszeit von 5 Jahren beträgt die „effektive Fortpflanzungspopulation“ etwa 200 Individuen, was einer Gesamtpopulation von 2.000 Individuen entspricht, um Inzucht zu vermeiden – Hamilton, 2009).

Von einigen Käferarten können diese Mengen an einem einzelnen Baum zu finden sein, andere benötigen zwischen zehn und mehreren Dutzend geeigneter Bäume innerhalb der Grenzen ihres Verbreitungsgebiets (z. B. *Osmoderma*). Diese Grenzen betragen für die meisten Arten 1–2 km, andere hingegen (auch wieder *Osmoderma*, sowie *Lucanus*) überwinden kaum Distanzen von mehr als einigen hundert Metern.

Abhängig von den Zielarten sollte das Netz also lockerer (geeignet für die meisten Arten) oder engmaschig um die Reliktpopulationen gebildet werden (zweckmäßig für langsame Besiedler, meist seltene Zielarten).

Für die meisten Arten eignet sich ein Netz aus Altbestandselementen (wie oben beschrieben) in nicht zu großen Abständen. Ein Verbundnetz sollte also folgende Elemente vereinen:

- eine oder mehrere große, aus der Nutzung genommene Flächen (>10 ha bis zu mehreren hundert Hektar)
- vernetzte „Waldrefugien“ (Mindestgröße für stillgelegte Altholzinseln >1 ha – Müller et al. 2012).
- Abstände von 1–2 km zwischen diesen Flächen stellen für die meisten Arten kein Problem dar, können für andere allerdings eine nahezu unüberwindbare Hürde sein (Brunet und Isacson 2009).
- eine geeignete, qualitativ hochwertige Matrix, die optimale Ausbreitungsmöglichkeiten zu den stillgelegten Flächen bietet, aber auch per se Lebensräume für viele verschiedene Arten stellt. Erhaltung von mindestens 5–10 Habitatbäumen pro Hektar (tote Baumriesen, Alt- und Höhlenbäume) sowohl in Gruppen als auch vereinzelt und in sonnenbeschienenen wie in schattigen Lagen (weitere Einzelheiten hierzu siehe Kapitel 2.1 zu Habitatbäumen).

- man sollte für ausbreitungslimitierte Arten mit hohen Ansprüchen an Habitatkontinuität die Augen nach „Hotspots“ und Reliktpopulationen offen halten, wo sich lokal ein dichtes und funktionstüchtiges Netz aus stillgelegten Flächen schaffen lässt, in denen sich langfristig lebensfähige (Meta-) Populationen entwickeln können. Gleichzeitig müssen für diese Arten Relikthotspots auch außerhalb der strengen Waldgrenzen berücksichtigt werden.
- und schlussendlich muss man auch realistisch bleiben. Typische „Urwald“zeigerarten sind anspruchsvoll; um sie zu erhalten, müssen große Schutzgebiete eingerichtet werden. Integrative naturgemäße Waldwirtschaft kann für solche Arten eine bessere Transitmatrix herstellen, kann aber auf Dauer keine lebensfähigen Populationen dieser Arten beherbergen.

Jenseits des Waldes: die Notwendigkeit funktioneller Verbundnetze auf der größeren Landschaftsebene

Für größere räumliche Landschaftseinheiten brachte der führende Experte der Metapopulationsforschung Ilkka Hanski vor Kurzem die von ihm postulierte „Drittel eines Drittels“-Faustregel ins Gespräch (Hanski 2011). Er stellt fest, dass in Landschaften, deren Fläche zu mindestens einem Drittel geeignete Lebensräume für „Habitatspezialisten“ enthält, kein Verlust von Metapopulationen durch Fragmentierung zu erwarten ist. Innerhalb dieses Drittels wiederum sollte ein Drittel des Lebensraums entsprechend bewirtschaftet (oder stillgelegt) werden, um Idealbedingungen für die (Art-) Erhaltung zu schaffen. Mit diesem Ansatz unterstreicht er die Notwendigkeit konzertierter Naturschutzbemühungen und der Zusammenführung von stillgelegten Flächen, um geeignete Habitate in ausreichender Zahl zu erhalten, deren funktionstüchtige Netze ineinandergreifen und eine größere räumliche Ebene verbinden. Gleichzeitig wird auch betont, dass diese Netze nicht nur abgelegene oder weniger ergiebige Gebiete, sondern alle möglichen Habitattypen erfassen sollten.

Saproxyliche (xylobionte) Käfer stellen in Hinblick auf eine mögliche Besiedlung vergleichbare Anforderungen an ihr Habitat und dessen Verfügbarkeit wie saprobionte Pilze, der Prozess wird jedoch durch das stark unterschiedliche Ausbreitungsvermögen der einzelnen Arten noch weiter kompliziert (Jonsell et al. 1999). Einige Arten, die oft mit ausgesprochen vergänglichen Habitaten in Verbindung gebracht werden (wie Borkenkäfer), verfügen über sehr hohe Ausbreitungsfähigkeiten und sind selbst nur sehr kurzlebig. Langlebige Totholzmikrohabitate bewohnende Arten (wie Mulmhöhlenbewohner) weisen ein niedriges Ausbreitungspotential und eine höhere Lebensspanne auf (erstmalig beschrieben von Southwood 1977). Brunet und Isacsson (2009) fanden heraus, dass weniger anspruchsvolle Arten durch eine Isolation von Altbeständen nicht so stark beeinträchtigt wurden wie anspruchsvollere Arten oder solche mit geringerer Ausbreitungsfähigkeit (die somit stärker gefährdet sind und häufig auf der Roten Liste stehen), auf die sich bereits wenige hundert Meter signifikant auswirkten. Einige Arten schienen nicht in der Lage, ungeeigneten Lebensraum von 2 km Größe zu überwinden. Jonsell et al. (1999) kamen zu dem Schluss, dass die von ihnen untersuchten Pilzbewohner geeignete Substrate innerhalb eines Radius von 1 km um ihren Ausgangspunkt besiedeln können, wobei allerdings bereits nach 150 m die Besiedlung abnahm. Für manche Arten wie ***Osmoderma eremita*** stellen bereits Entfernungen von mehr als 200 m eine Besiedlungshürde dar (Hedin et al. 2008). Thomaes (2009) errechnete, dass der Hirschkäfer (***Lucanus cervus***) im Laufe von 30 Jahren einen maximalen Besiedlungsradius von 1 km erreicht. Hinzu kommt, dass einige dieser wenig mobilen Arten auch in der Wahl ihrer Habitate sehr anspruchsvoll sind. Sie sind auf Orte mit hoher räumlicher und zeitlicher Habitatkontinuität und naturbelassene Wälder angewiesen

(„Urwaldreliktarten“) und werden deshalb häufig als Zeigerarten für Habitatkontinuität genutzt (Müller et al. 2005). Die meisten Totholzkäfer sind in der Lage, in einer unter integrativen Aspekten geschaffenen, funktionellen Vernetzung aus Habitatbaumgruppen und Altholzinseln in erreichbarer Nähe (einige hundert Meter Distanz) lebensfähige Populationen aufzubauen. Für die weniger mobilen Mulmbewohner sollte eine Erhaltungsstrategie darauf abzielen, ihre Reliktpopulationen zu lokalisieren und ihren Lebensraum zu erhalten sowie in der unmittelbaren Nachbarschaft zu vergrößern (Hedin et al. 2008, Thomaes 2009). Gegenwärtig finden sich viele derartige Arten meist in Kopfbäumen und Obstgärten/Streuobstwiesen in offenen Landschaften (Alexander 2008), vereinzelt auch in Waldrandnähe. Verbundnetze, die über die strengen Waldgrenzen hinausreichen, sollten für diese Arten dringend in Betracht gezogen werden.

► *Ein funktionelles Netz von Altbestandselementen sollte auf verschiedene individuelle Lebensstrategien zugeschnitten sein und folglich größere und kleinere Flächen umfassen, die aus der Nutzung genommen und durch ein dichtes Netz aus toten und lebenden Habitatbäumen verknüpft wurden.*

Wir können schlussfolgern, dass ein funktionelles Netz aus Habitatbäumen und Altholzinseln in bewirtschafteten Wäldern für die Erhaltung der Vielfalt von auf Altbestände angewiesenen Arten unerlässlich ist. Integrative und segregative Naturschutzkonzepte ergänzen sich optimal und sind unentbehrlich, wenn die Schutzziele zur Sicherung der Artenvielfalt im Wald erreicht werden sollen (Frank et al. 2007). Eine kürzlich veröffentlichte Abhandlung von Gossner et al. (2013) kam zu dem Schluss, dass der Reichtum saproxylicher Arten in seiner gesamten Bandbreite nur dann erhalten werden kann, wenn die Bewirtschaftung von Wäldern mit ehrgeizigen Retentionszielen verzahnt wird (wodurch ein durchschnittliches Totholzvolumen von mindestens 20 m³/ha erreicht werden sollte). Zusätzlich sollte ein Verbundnetz streng geschützter Flächen ausgewiesen werden, deren Populationsbestände als Quellen für den Wirtschaftswald dienen und zugleich als Rückzugsflächen für die am stärksten gefährdeten Arten fungieren können, die auf „Urwald“bedingungen angewiesen sind.

Exkurs 20. Von der Theorie zur Praxis: vernetzte Habitatbäume und stillgelegte Flächen im Zonienwald (Flandern, Belgien).

Der Zonienwald am südlichen Rand des Großraums Brüssel blickt auf eine besondere Nutzungsvergangenheit zurück, die heute zu einer hohen Dichte an alten Bäumen („Methusalembäume“) und Bestandspartien, meist buchendominiert, geführt hat. In dem von der Flämischen Forstverwaltung bewirtschafteten Teilstück (2.500 ha) sind die Bestände auf einer Fläche von etwa 400 ha mehr als 180 Jahre alt, einige sogar über 230 Jahre. Diese Bestände zeichnen sich durch eine hohe Dichte an Baumriesen aus, von denen man bis zu 20–30 pro Hektar findet. Im gesamten erfassten Gebiet wurden mehr als 7.000 Bäume mit einem Umfang von >3 m gezählt. Etwa die Hälfte davon befindet sich in Altbeständen, die übrigen verteilen sich als Einzelbäume auf die Gesamtfläche, sind aber auch in alten Alleen zu finden. Das Totholzvolumen in den bewirtschafteten Flächen ist aktuell noch gering (<10 m³/ha). Das gesamte Gebiet ist zum besonderen Schutzgebiet (BSG Habitatrichtlinie) und Landschaftsschutzgebiet erklärt worden. Das Gelände ist ein Hotspot für viele auf alte Buchen angewiesene Artengruppen wie Fledermäuse,

Mykorrhiza- und saprobionte Pilze, epiphytische Moose und Flechten, holzbewohnende Schwebfliegen und Tothholzkäfer (z. B. *Stictoleptura scutellata*, *Gnorimus nobilis*).

Ein funktionelles Netz von Methusalembäumen und aus der Nutzung genommenen Flächen wurde im Rahmen eines neuen Managementplans entwickelt (Brichau et al. 2013). Dieses Verbundnetz besteht aus einem großen Naturwaldreservat (>200 ha) und kleineren, stillgelegten Waldflächen (jeweils 5–10 ha), die sich insgesamt über 75 ha erstrecken und streng geschützt sind. Sie werden durch „Altholzinseln“ mit einer Gesamtfläche von 250 ha und engmaschig vernetzten, einzeln oder in kleinen Gruppen stehenden Methusalembäumen verbunden. Für diese Bäume wurde ein dynamischer Ansatz gewählt: einzelne Bäume dürfen weiterhin gefällt werden (wenn von ihnen eine Gefährdung ausgeht oder sie von außergewöhnlichem Wert sind), allerdings müssen sie durch einwachsende Exemplare ersetzt werden. Die Gesamtzahl sollte nie unter den gegenwärtigen Wert von 7.000 Stück sinken und die Altholzinseln sollen ihren Altbestandscharakter beibehalten, das heißt, sie werden nicht flächig genutzt, sondern der Einschlag erfolgt stets selektiv. Sobald sie die Zusammenbruchphase erreichen und somit ihre Altbestandsfunktion verlieren, können die Flächen wieder in die reguläre Nutzung aufgenommen werden, sind aber an anderer Stelle durch geeignete, ausgewiesene Bestände zu ersetzen.

Die Auswahl der Inseln und Habitatbäume erfolgt primär nach ihrem aktuellen Vorkommen in den vorhandenen Altbeständen. Aber auch die Vernetzung zwischen den Retentionsflächen und einzelnen Habitatbäumen wurde bei der Planung berücksichtigt.

Die Retentionselemente werden in eine Matrix eingebunden, die geprägt ist von der Ernte einzelner Bäume oder kleiner Gruppen unter Erhaltung von Habitatbäumen. Dies gewährleistet wiederum das Einwachsen alter Bäume und langfristig ein höheres Tothholzvolumen. Sämtliche toten und absterbenden Bäume bleiben in den Retentionsinseln erhalten, aber auch auf den anderen Bestandsflächen bis zu einem Schwellenwert von etwa 10 m³/ha.

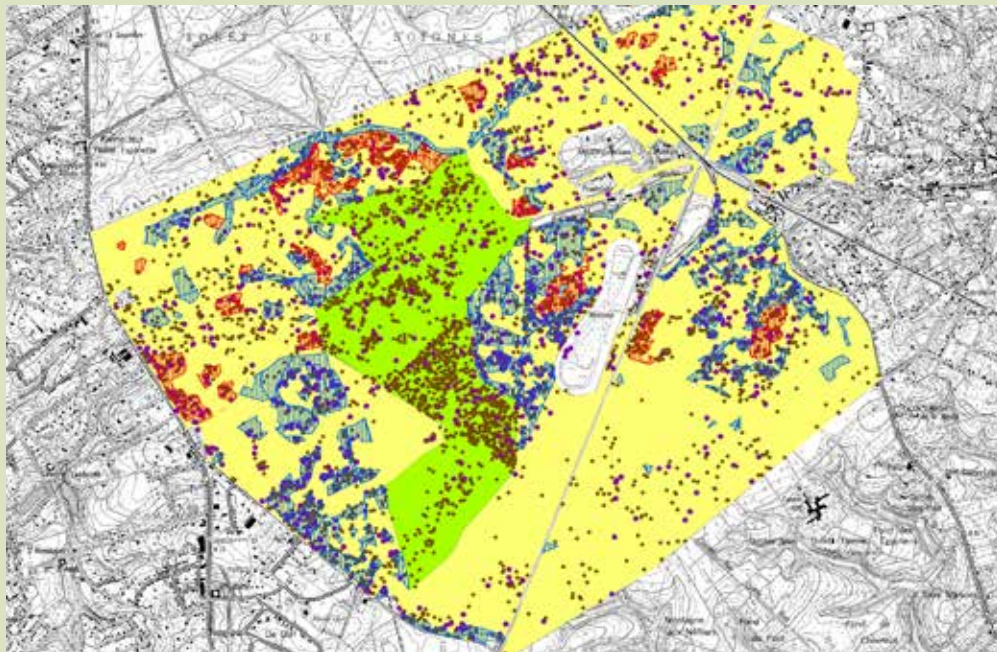


Abb. 31. Ein Ausschnitt des Zonienwaldes mit Naturwaldreservat (grün), aus der Nutzung genommenen Flächen (rot), Altholzinseln (blau) und den Standorten von Methusalembäumen mit einem Umfang von >3 m (braun) und >3,50 m (violett).

Literaturverzeichnis

- Alexander, K. N. A. 2008.** The special importance of traditional orchards for invertebrate conservation, with a case study of the BAP priority species the Noble Chafer *Gnorimus nobilis*. *Landscape Archaeology and Ecology* 7:12–17.
- Angelstam, P. K., Bütler, R., Lazdinis, M., Mikusin'ski, G. und Roberge, J.-M. 2003.** Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation — dead wood as an example. *Annales Zoologici Fennici* 40:473–482.
- Bässler, C. und Müller, J. 2010.** Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodia citrinella* Niemelä & Ryvarden. *Fungal Biology* 114:129–133.
- Bauhus, J., Puettmann, K. und Messier, C. 2009.** Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258(4):525–537.
- Bobiec, A. 2002.** Living stands and dead wood in the Białowieża Forest: suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management* 165:125–140.
- Brichau, I., Huvenne, P., Vaes, F., De Groot, M., Emmerechts, W., Vandekerckhove, K., Roelandt, B., Raes, D., Bartolomees, E., Van de Leest, L., Bennekens J. 2013.** Uitgebreid bosbeheerplan Zoniënwoud. ANB, Brussel.
- Brunet, J. und Isacsson, G. 2009.** Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 18:2387–2404.
- Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P. und Schlaepfer R. 2004.** Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-alpine forest. *Biological Conservation* 119:305–318.
- Christensen, M., Heilmann-Clausen, J., Walley, R. and Adamcik, S. 2005.** Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests. In: Marchetti, M. (Hrsg.) *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe – from ideas to operationality*. *EFI Proceedings* 51: 229–237.
- Christensen, M. und Emborg, J. 1996.** Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 85:47–51.
- Edman, M., Krüys, N. und Jonsson, B.G. 2004.** Local dispersal sources strongly affect colonisation patterns of wood-decaying fungi on experimental logs. *Ecological Applications* 14:893–901.
- Frank, G., Parviainen, J., Vandekerckhove, K., Latham, J., Schuck, A. und Little, D. (Hrsg.). 2007.** COST Action E27 Protected Forest Areas in Europe – Analysis and Harmonisation (PROFOR): Results, Conclusions and Recommendations. Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft (BFW). Wien, Österreich. 211 S.
- Frankham, R. 1995.** Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research* 66:95–107.
- Franklin, J. F., Berg, D. R., Thornburgh, D.A. und Tappeiner, J. C. 1997.** Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: Kohm, K.A., Franklin, J.F. (Hrsg.). *Creating a Forestry for the 21st century. The Science of Ecosystem Management*. Island Press, Washington, DC. S. 111–139.
- Gossner, M., Lachat, T., Brunet, J., Isacsson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W. und Müller J. 2013.** Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology* 27(3):605–614.
- Grime, J.P. 1979.** *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons.
- Hanski, I. 1999.** *Metapopulation ecology*. Oxford University Press. 313 S.
- Hanski, I. 2011.** Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. *Ambio* 40:248–255.
- Hamilton, W. D. 2009.** *Population Genetics*. Wiley-Blackwell, Chichester UK.
- Harmon, F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G. W., Cromack, K. und Cummins, K. W. 1986.** Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15:133–302.
- Hedin, J., Ranius, T., Nilsson, S. und Smith, H. 2008.** Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodiversity Conservation* 17:675–684.

- Jackson, S. T. und Sax, D. F. 2009.** Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution* 25:153–160.
- Jonsell, M., Norlander, G. und Jonsson, M. 1999.** Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. *Journal of Insect Conservation* 3:145–161.
- Jonsson, B. G., Krüys, N. und Ranius, T. 2005.** Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39:289–309.
- Jonsson, B.G. 2012.** Population dynamics and evolutionary strategies. In: Stokland, J.N., Siitonen, J. und Jonsson, B.G. (Hrsg.) *Biodiversity in Dead Wood (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Cambridge University Press.
- Lachat, T. und Bütler, R. 2007.** Gestion des vieux arbres et du bois mort; îlots de sénescence, arbres-habitat et métapopulations saproxyliques. Bericht von WSL und EPFL, Lausanne für OFEV.
- Lindenmayer, D. B. und Franklin, J.F. 2002.** *Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach*. Island Press, Washington DC. 351 S.
- MacArthur, R. H. und Wilson, E. O. 1967.** *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New York.
- Meyer, P. und Schmidt, M. 2008.** Aspekte der Biodiversität von Buchenwäldern – Konsequenzen für eine naturnahe Bewirtschaftung. *Beiträge aus der NW-FVA, Band 3*:159–192.
- Müller, J., Pöllath, J. Moshhammer, R. und Schröder, B. 2009.** Predicting the occurrence of Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* on a regional scale, using forest inventory data. *Forest Ecology and Management* 257:502–509.
- Müller, J., Büssler, H., Bense, U., Brustel, H., Flechtner, G., Fowles, A., Kahlen, M., Möller, G., Mühle, H., Schmidl, J. und Zabransky, P. 2005.** Urwald relict species– Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie Online* 2: 106–113.
- Müller, J. und Bütler, R. 2010.** A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129:981–992.
- Müller, M., Lachat, T. und Bütler, R. 2012.** Wie groß sollen Altholzinseln sein? *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 163:49–56.
- Pasinelli, G. 2007.** Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* and *D. major*: implications for forest management and conservation. *Biodiversity and Conservation* 16:1283–1298.
- Pianka, E.R. 1970.** On r and K selection. *American Naturalist* 104:592–597
- Siitonen, J. 2001.** Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49:11–41.
- Southwood, T. 1977.** Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 336–365.
- Stenlid, J. und Gustafsson, M. 2001.** Are rare wood fungi threatened by inability to spread? *Ecological Bulletins* 49:85–91.
- Stokland, J.N., Siitonen, J. und Jonsson, B.G. (Hrsg.) 2012.** *Biodiversity in Dead Wood (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Cambridge University Press.
- Thomaes, A. 2009.** A protection strategy for the stag beetle (*Lucanus cervus*, (L., 1758), *Lucanidae*) based on habitat requirements and colonisation capacity. In: Buse, J., Alexander, K., Ranius, T. und Assmann, T. (Hrsg.). *Saproxylic Beetles – their role and diversity in European woodland and tree habitats. Proceedings of the 5th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles*. Pensoft Publishers. S. 149–160.
- Vandekerckhove, K., De Keersmaecker, L., Menke, N., Meyer, P. und Verschelde, P. 2009.** When nature takes over from man: dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-West- and Central Europe. *Forest Ecology and Management* 258:425–435.
- Vandekerckhove, K., De Keersmaecker, L., Walley, R., Köhler, F., Crevecoeur, L., Govaere, L., Thomaes, A. und Verheyen K. 2011.** Reappearance of old growth elements in lowland woodlands in northern Belgium: do the associated species follow? *Silva Fennica* 45(5): 909–936.