

27.02.2018

Bausteine für ein Waldnaturschutzkonzept mit Schwerpunkt auf Totholz und Habitatbäume

Autoren:

Dr. Simon Thorn

Am Mahlholz 1, 97513 Michelau i. Steigerwald, simon@thornonline.de

Dr. Sebastian Seibold

Domberg 12, 85354 Freising, sebastian-seibold@gmx.de

M.Sc. Sebastian Vogel

Am Mahlholz 1, 97513 Michelau i. Steigerwald, sebastian.vogel@uni-wuerzburg.de

In Auftrag des BBV-Projekts „Wertvoller Wald“, vertreten durch Herrn Helmut Harth.

Inhalt

Totholz und Habitatbäume als Grundlage der Biodiversität	3
Wie entsteht Totholz?.....	4
Natürliche Störungen.....	4
Sanitärhiebe	6
Rindenschlitzen als Alternative zu Sanitärhieben	7
Welche Faktoren bestimmen die Biodiversität in totem Holz?	8
<i>Zersetzungsgrad</i>	8
<i>Durchmesser</i>	8
<i>Baumart</i>	9
<i>Licht und Schatten</i>	9
<i>Totholzmenge und Totholzvielfalt</i>	10
Totholzanreicherung.....	11
Habitatbäume.....	12
Naturschutzkonzepte	15
Literatur	18

Totholz und Habitatbäume als Grundlage der Biodiversität

Totholz ist eine Schlüsselgröße für die Artenvielfalt temperater Waldökosysteme (Stokland et al., 2012). Eine Vielzahl an Invertebraten (v.a. Käfer, Hautflügler und Zweiflügler), Wirbeltieren, Pilzen, Bakterien, Flechten und Moosen benötigt Totholz als Nährstoffquelle und Brutsubstrat (Seibold et al., 2015a; Speight, 1989; Stokland et al., 2012). Holzabbauende Bakterien, Pilze und Insekten sind die Grundlage eines komplexen auf Totholz aufbauenden Nahrungsnetzes aus mycetophagen, räuberischen und parasitoiden Arten. Daher werden etwa ein Viertel bis ein Drittel aller waldbewohnenden Arten als xylobiont, also totholzbewohnend eingestuft (Siitonen, 2001; Speight, 1989). Zahlreiche weitere Arten sind nicht unmittelbar von Totholz abhängig, profitieren jedoch von positiven mikroklimatischen Bedingungen in und nahe an Totholz, nutzen Totholz als Unterschlupf und Struktur oder profitieren vom Beuteangebot in Form xylobionter Organismen (Seibold et al., 2016a; Stokland et al., 2012). Darüber hinaus ist Totholz eine wichtige Nährstoffquelle und holzabbauenden Organismen kommt eine Schlüsselrolle in der Bereitstellung dieser Nährstoffe für Bäume und andere Pflanzen zu (Chapin et al., 2011; Stokland et al., 2012). Neben Totholz sind vor allem Mikrohabitate an lebenden oder teilweise abgestorbenen Altbäumen von großer Bedeutung für die Artenvielfalt, vor allem der xylobionten Arten (Lindenmayer et al., 2012). Hierzu gehören unter anderem verschiedene Formen von Höhlen, Stamm- und Rinderverletzungen, abgebrochene Äste und Kronenteile, Pilzkonsolen und Phytotelmen (Kraus et al., 2016; Larrieu et al., 2018).

Im Zuge ihrer 5.000-jährigen Nutzungsgeschichte haben sich mitteleuropäische Wälder nicht nur ihrer Ausdehnung reduziert, sondern auch in ihrem Erscheinungsbild stark verändert (Grove, 2002). Zur Optimierung der Holzproduktion erfolgte in den letzten Jahrhunderten ein Umbau der natürlichen Laubbaumgesellschaften hin zu Nadelholzbeständen; durch den Aufbau hoher Holzvorräte, Bekämpfung natürlicher Störungen und Rückgang von Waldweide und traditionellen Waldbausystemen wurden Wälder zunehmend dichter und dunkler (Pretzsch et al., 2014; Schelhaas et al., 2003; Thünen-Institut für Waldökosysteme, 2014). Durch frühzeitige Holznutzung und gezielte Waldhygienemaßnahmen sind Totholzvorräte und späte Waldentwicklungsphasen, die sich durch ein hohes Vorkommen von Totholz und Habitatbäumen auszeichnen, stark zurückgegangen. Die heute in Deutschland im Mittel vorkommende Totholzmenge von 20,6 fm/ha (Thünen-Institut für Waldökosysteme, 2014) entspricht in etwa 10-20% der Totholzmenge natürlicher Laubwälder in Mitteleuropa (Burrascano et al., 2013; Christensen et al., 2005). Diese Entwicklung führte zum drastischen Rückgang und teilweise Aussterben

zahlreicher totholz- und altbaumbesiedelnder Arten (Horion, 1949-1974; Seibold et al., 2015b; Speight, 1989). Um diesem Trend entgegenzuwirken, wurden in den letzten Jahren zunehmend Konzepte erstellt, wie Totholz mengen erhöht und Habitatbäume gefördert werden können (Tabelle 1).

Wie entsteht Totholz?

In natürlichen Waldökosystemen entsteht Totholz durch das teilweise oder komplette Absterben einzelner Bäume (Lindenmayer et al., 2012; Müller et al., 2014) oder durch natürliche Störungen, die einzelne Bäume aber auch ganze Bestände betreffen können (White & Pickett, 1985). In frühen Waldentwicklungsphasen sterben einzelne Bäume durch den hohen Konkurrenzdruck ihrer Nachbarn ab ("self thinning"), wodurch in der Regel erst stehendes dann liegendes Totholz geringer Durchmesser in schattigen Bedingungen entsteht (Stokland et al., 2012). Das Totholzvolumen, das durch diesen Prozess entsteht, ist aufgrund der geringen Durchmesser meist eher gering. Größere Mengen an Totholz entstehen, wenn Bäume ihr natürliches Maximalalter erreichen und absterben (Müller et al., 2016). Dabei entstehen aber nicht nur hohe Totholz mengen, sondern auch eine hohe Diversität an Totholztypen (Bedeutung Totholzdiversität siehe unten): eine breite Verteilung an verschiedenen Durchmessern, vom Stamm bis zu den Ästen, stehende und liegende Totholzstücke, besonntes und beschattetes Totholz, etc. Das Absterben alter Bäume erfolgt oft schrittweise, z.B. durch Absterben einzelner Äste oder Abbrechen von Kronenteilen. Dadurch entsteht eine Vielzahl an Mikrohabitaten, wie z.B. Kronentotholz, Ast- und Stammabbrüche, freiliegendes Holz oder Rindentaschen (Kraus et al., 2016). Neben Höhlenbäumen stellen solche langsam absterbenden Altbäume eine der für die Biodiversität wichtigsten Gruppen innerhalb der Habitatbäume dar (Larrieu et al., 2018; Lindenmayer et al., 2012; Müller et al., 2014). Natürliche Störungen führen zum Teil zu erheblichen Totholz mengen, erzeugen aber insbesondere auch Totholztypen, die für einzelne Störungstypen spezifisch sind, wie beispielsweise liegende windgeworfene Bäume oder stehendes Totholz nach Borkenkäferbefall (Franklin et al., 2000).

Natürliche Störungen

Die Anzahl und das flächige Ausmaß von Waldbränden, Windwürfen und Borkenkäferbefall haben in den vergangenen Jahrzehnten stark zugenommen. Als Ursache hierfür wurden in Europa und Nordamerika stark angestiegene Nadelholzvorräte und Klimaerwärmung identifiziert (Lindner et al., 2010; Seidl et al., 2011; Westerling et al., 2006). In Mitteleuropa

spielen Stürme dabei die Hauptrolle (Seidl et al., 2014). Die Fichte ist heute die am weiteste verbreitete Baumart in Mitteleuropa (Brus et al., 2011). Durch ihr flaches Wurzelwerk ist sie jedoch natürlicherweise besonders anfällig für Sturmschäden (Schelhaas et al., 2010; Svoboda et al., 2012). Allerdings wurden Störungsereignisse, wie Windwürfen, Waldbrände oder Ausbrüche von Borkenkäfern in jüngerer Zeit als Treiber für Biodiversität und Restauration forstlich geprägter Wäldern erkannt (Beudert et al., 2015; Hooper et al., 2005; Raffa et al., 2008; Richter & Richter, 2000). Die positiven Auswirkungen von natürlichen Störungen wirken sich sowohl direkt positiv, z.B. durch gestiegene Totholzvorräte und höhere Sonneneinstrahlung, als auch indirekt, auf die Biodiversität aus (Swanson et al., 2011; Thorn et al., 2016c). So stehen über ein Drittel der Fichten, die durch den Buchdruckerbefall (*Ips typographus*) absterben, auch nach knapp 10 Jahren noch als Stümpfe auf der Fläche und stellen stehendes Totholz zur Verfügung (Schroeder, 2007). Daher kann der Buchdrucker als „Schlüsselart“ in Nadelwäldern gesehen werden (Müller et al., 2008), der durch eine Verbesserung des Totholzangebotes maßgeblich zur Biodiversität von xylobionten Käfern (Müller et al., 2010) und Pilzen (Bässler & Müller, 2010) beiträgt. Darüber hinaus, können auch nicht-xylobionte FFH-Arten, wie beispielsweise die Mopsfledermaus (*Barbastella barbastellus*), von Buchdruckerausbrüchen profitieren (Kortmann et al., 2018).

Ausbrüche von Buchdruckern werden oft von vorangegangenen Windwürfen getriggert (Stadelmann et al., 2014). Diese Kombination aus Windwurf und Massenvermehrung von Buchdruckern ist typisch für fichten-dominierte Wälder Europas (Čada et al., 2016). Auch Windwürfe haben zahlreiche positive Effekte auf die Biodiversität im Wald (siehe die Übersichtsarbeit von Bouget & Duelli, 2004). So ist beispielsweise die Artenzahl von totholzbewohnenden Pilzen (Bässler et al., 2012) und die Überlebensrate von Fichtensämlingen und Pioniergehölzen in Windwürfen sehr hoch (Fischer & Fischer, 2011). Vor dem Hintergrund eines immer weiter steigenden Nutzungsdrucks auf die Wälder Mitteleuropas sind unkalkulierbare Störungen wie Waldbrände, Überschwemmung oder Massenvermehrungen von Schadinsekten allerdings mit hohen ökonomischen Wertverlusten verbunden (Attiwill, 1994; Niemela, 1999; Shorohova et al., 2009). Im jährlichen Mittel verursachen Stürme alleine in Europa ca. 18,7 Millionen m³ Holz. In Jahren mit besonders herausragenden Stürmen können sogar bis zu 180 Millionen m³ (Schelhaas et al., 2003) und damit ein Wirtschaftsvolumen von etwa 16 Milliarden Euro (bei ~90 €/m³) anfallen. Windwürfe oder beginnende Käfernester werden daher im Rahmen von sog. „Sanitärhiebsen“ mit Nachdruck aufgearbeitet.

Sanitärhiebe

Stark gestiegene Sturmschäden in Fichtenwäldern zwingen den Forstschutz zur raschen Intervention um Ausbrüche des Buchdruckers nach natürlichen Störungen zu vermeiden. Um wertvolles Holz in solchen Windwürfen vor einer Verfärbung durch Pilzbefall oder umliegende Bestände vor einer nachfolgenden Massenvermehrung von Borkenkäfern zu schützen, werden die geworfenen Bäume in der Regel mit Nachdruck aufgearbeitet (Grodzki et al., 2006; Lindenmayer et al., 2008; McFarlane et al., 2012; Overbeck & Schmidt, 2012; Seidl & Blennow, 2012). Wurde in der Vergangenheit vor allem der Hauptstamm durch die Windwurfaufarbeitung entfernt, so werden durch die gestiegenen Energieholzpreise immer häufiger auch typische Resthölzer wie Äste oder Stümpfe zu Holzpellets oder Hackschnitzel weiterverarbeitet, was den Druck auf die Waldökosysteme zusätzlich verstärkt (Heinimo & Junginger, 2009). Jüngste Forschungsergebnisse lassen vermuten, dass Sanitärhiebe (also der Eingriff ein ohnehin gestresstes Ökosystem) das Potential besitzen die unterschiedlichsten Waldökosysteme kollabieren zu lassen (Lindenmayer et al., 2016). Daher verursachen die durch Sanitärhiebe entstehenden „Kahlschläge“ intensive und kontroverse Diskussionen zwischen Forstmanagern, Ökologen und Naturschützern (Stokstad, 2006).

Naturschutzorientierte Untersuchungen zu Sanitärhieben nach Störungsereignissen sind ein relativ junges Forschungsfeld. Internationale Publikationen finden sich insbesondere aus den letzten beiden Jahrzehnten, was den Anstieg von Störungsereignissen in der jüngeren Vergangenheit widerspiegelt. Im Vordergrund stehen dabei vor allem Habitatstrukturen (siehe beispielsweise Jonasova & Prach, 2008; Lain et al., 2008) oder Vogelmenschen (beispielsweise Cahall & Hayes, 2009; Hutto & Gallo, 2006; Rost et al., 2013). Darüber hinaus haben sich bisherige Studien meist mit Sanitärhieben nach Waldbränden beschäftigt und erst neuere Forschungsprojekte beleuchten die Effekte von Sanitärhieben nach Borkenkäferausbrüchen und Windwürfen (reviewed in Thorn et al., 2018).

Die Größte Rolle in mitteleuropäischen Wirtschaftswäldern spielt die Aufarbeitung von sturmgeworfenen Fichten zur Vermeidung von Borkenkäferausbrüchen. Bei der Aufarbeitung von Windwurfflächen verbleibt zwar mit bis zu 75m³/ha relativ viel Totholz auf der Fläche (Priewasser et al., 2013), trotzdem geht die Artenanzahl von Totholzbewohnern durch Sanitärhiebe stark zurück (Thorn et al., 2017). Dabei sind vor allem xylobionte Käfer, holzbewohnende Pilze, sowie epixyliche Flechten und Moose betroffen (Thorn et al., 2016a). Grund dafür sind auch Änderungen der mikroklimatischen Bedingungen, wie beispielsweise eine höhere Feuchte und stärkere Beschattung von Totholz, das nach Sanitärhieben mit Gras überwächst (Thorn et al., 2014). Dadurch gehören vor allem die Arten zu Verlieren von

Sanitärhieben, die an sonnenexponiertes Totholz nach Windwürfen angepasst sind. Dies deutet darauf hin, dass das Angebot an Totholzmenge nicht der limitierende Faktor für den Schutz von totholzbewohnenden Organismen auf geräumten Fichtenflächen ist, sondern vielmehr Mikrohabitateffekte. Auf betroffenen Flächen empfiehlt es sich daher die für Windwurfflächen typischen Mikrohabitate, wie beispielsweise Wurzelteller, Gruppen von Naturverjüngung, sonnenexponiertes Totholz aber auch Hochstümpfe zu erhalten (Thorn et al., 2016c).

Rindenschlitzen als Alternative zu Sanitärhieben

Neben der Kompletträumung von betroffenen Flächen durch Sanitärhiebe werden kleinere Windwürfe in der Randzone von Schutzgebieten, in entlegenen Gebirgsregionen oder in Flächen mit Naturschutzauftrag immer öfter entrindet (Wermelinger, 2004). Diese Entrindung ist jedoch mit einem massiven Biodiversitätsverlust verbunden. Das vernichtet zwar den Brutraum für Buchdrucker, reduziert gleichzeitig aber auch alle Nützlinge, die ähnliche ökologische Nischen im Totholz bewohnen. Dadurch wird die Artenzahl von Käfern, Pilzen und parasitischen Wespen bei der Entrindung im Vergleich zu einer unbehandelten Kontrolle um etwa 30% reduziert. Auch die Anzahl der gefährdeten Käferarten wird deutlich reduziert (Thorn et al., 2016b).

Als Alternative zur völligen Entrindung kann die Rinde von betroffenen Fichten mit einer Motorsäge oder einem Streifgerät geschlitzt werden. Dafür werden Streifen von etwa einem cm Breite etwa alle zwei bis fünf cm in die Fichtenrinde geschlitzt. Besonders wichtig ist dabei, dass das Phloem ausreichend tief durchtrennt wird um keinen Brutraum für den Buchdrucker zur Verfügung zu stellen. Dieses Rindenschlitzen reduzierte die Buchdruckeranzahl ebenso wie eine Komplettrindung auf ca. 10% der unbehandelten Kontrolle. Allerdings blieb die Artenzahl der nicht-ziel Arten weitgehend erhalten. Auch auf die Artenzahl der gefährdeten Totholzkäfer hat Rindenstreifen keinen negativen Effekt. Darüber ist maschinelles Schlitzen mit Streifgerät schneller und daher günstiger als die Verwendung des Schälgerätes (Thorn et al., 2016b).

Trotz des geringeren Kollateralschadens finden sich auf den Kontrollstämmen noch deutlich mehr Schlupflöcher der Riesenholzwespe (*Urocerus gigas*) und mehr Hackspuren von Spechten, die nach großen Larven von Holzinsekten gesucht haben. Das bedeutet, dass auch ein Rindenschlitzen noch negative Effekte auf Biodiversität haben kann. Rindenbehandlungen sollten daher nur dann zum Einsatz kommen, wenn Buchdruckerreduktion zwingend notwendig ist. Jedoch ist Rindenschlitzen der

Komplettrindung aus naturschutzfachlicher Sicht in jedem Fall vorzuziehen (Thorn et al., 2016b).

Welche Faktoren bestimmen die Biodiversität in totem Holz?

Totholz ist ein strukturell variabler und temporär sehr dynamischer Lebensraum, wobei verschiedene Faktoren auf unterschiedlichen zeitlichen und räumlichen Skalen eine Rolle spielen (Seibold et al., 2015a). In folgenden Absätzen wird i.d.R. nicht explizit zwischen Totholz und Habitatbäumen unterschieden, viele der grundlegenden Beziehungen zwischen Strukturen und Biodiversität gelten jedoch für Totholz und Habitatbäume gleichermaßen.

Zersetzungsgrad

Totholz durchläuft mit zunehmender Zersetzung eine Sukzession, in der sich die Zusammensetzung der Artengemeinschaften stark ändert, da viele Arten auf einen bestimmten Zersetzungsgrad spezialisiert sind (Stokland et al., 2012). Die Artenzahl der xylobionten Käfer ist in den frühen Zersetzungsstadien am höchsten und nimmt mit der Zeit allmählich ab, wobei Unterschiede zwischen Baumarten auftreten (Saint-Germain et al., 2007). Holzbewohnende Pilze und andere Insektengruppen erreichen die höchsten Artenzahlen in späteren Zersetzungsstadien (Hövemeyer & Schauerer, 2003; Rajala et al., 2012). Durch Veränderungen der Holzstruktur beeinflussen sich totholzbewohnende Organismen gegenseitig und manche Arten sind darauf angewiesen, dass bestimmte andere Arten zuvor die richtigen Habitatbedingungen geschaffen haben (Jacobsen et al., 2015; Weslien et al., 2011). Um eine möglichst hohe Vielfalt an Arten in Zusammenhang mit Totholz zu erhalten, ist es daher wichtig, dass Totholz aller Zersetzungsstadien vorhanden ist.

Durchmesser

Der Durchmesser eines Totholzobjekts korreliert nicht nur mit dem Alter des Baumes und der Menge an verfügbarer Holzressource (Bader et al., 1995; Heilmann-Clausen & Christensen, 2004), sondern bestimmt auch verschiedene, grundlegende Substrateigenschaften. Schwaches Totholz stellt ein charakteristischer Lebensraum dar, insbesondere tote Äste in Baumkronen, die dort von spezialisierten Artengemeinschaften besiedelt werden, die sich deutlich von Artengemeinschaften in ähnlichen Totholzqualitäten am Waldboden unterscheiden (Nunez, 1996; Seibold et al., 2018; Vodka et al., 2009). Dickes Totholz wird langsamer abgebaut (Müller-Using & Bartsch, 2009) und unterliegt geringeren Schwankungen in Temperatur und Feuchte als schwaches Totholz (Ulyshen et al., 2011). Gerade große Käferarten sind auf stark dimensioniertes Holz angewiesen, um ihre Larvalentwicklung von mehreren Jahren

abschließen zu können (Buse et al., 2008). Temperatur, Feuchte, Holzdichte und Zersetzungsgrad variieren in dicken Totholzstämmen oft innerhalb weniger Dezimeter (Graham, 1924; Leather et al., 2014; Saint-Germain & Drapeau, 2011), sodass dicke Stämme eine besonders hohe Zahl verschiedener Nischen bereitstellen und daher viele Arten beherbergen (Seibold et al., 2016b). Die Rote Liste der Käfer Mitteleuropas weist signifikant mehr Arten auf, die auf starkes Totholz spezialisiert sind als Arten, die in schwachem Totholz vorkommen (Seibold et al., 2015b). Dies spiegelt deutlich den Rückgang von starkem Totholz in bewirtschafteten Wäldern wider. Die gezielte Anreicherung von starkem Totholz ist daher ein wichtiges Naturschutzziel. Außerdem kann bei der Aufarbeitung von Windwürfen (vor allem in Laubhölzern) auf die Bringung der stärksten Bäume verzichtet werden.

Baumart

Unter Totholzbesiedlern existieren sowohl Wirtsbaumgeneralisten als auch –spezialisten (Purahong et al., 2018; Speight, 1989). Eine Analyse von Dahlberg und Stokland (2004) ergab, dass 26 % von 1.257 untersuchten Käferarten eine einzelne Baumart präferieren; 75 % der Arten zeigten eine Präferenz für Laub- oder Nadelbäume. Für holzbesiedelnde Pilze ergab die gleiche Analyse, dass 5% von 2.021 untersuchten Pilzarten Wirtsbaumgeneralisten, 4% potentielle Generalisten und 81% Wirtsbaumspezialisten sind. Die Präferenz für eine bestimmte Wirtsbaumart hängt vom Zersetzungsgrad ab. So sind vor allem Frischholzbesiedler oft auf wenige Baumarten spezialisiert, während Arten späterer Zersetzungsstadien oft unterschiedliche Baumarten besiedeln (Stokland et al., 2012; Wu et al., 2008). In einem Vergleich von 13 Baumarten in überwiegend schattigen buchen- und nadelholzdominierten Wirtschaftswäldern in Deutschland, erwies sich die Hainbuche als die käferartenreichste Laubbaumart und die Fichte als die käferartenreichste Nadelbaumart (Gossner et al., 2016; Müller et al., 2015). Buche, Eiche und Kiefer lagen bezüglich ihrer Artenzahl im Mittelfeld. Um möglichst vielen Totholzbesiedlern Lebensraum zu bieten, ist es notwendig, dass Totholz aller lokal vorkommenden Baumarten zur Verfügung steht. Da deutschlandweit besonders die natürlichen Laubbaumarten und deren Totholz zugunsten der Nadelbaumarten abgenommen hat, sind Laubholzbesiedler unter den Totholzkäfern stärker gefährdet als Nadelholzbesiedler (Seibold et al., 2015b). Naturschutzkonzepte sollten daher besonders die Totholzanreicherung von verschiedenen Laubhölzern zum Ziel haben.

Licht und Schatten

Aktuelle Studien unterstreichend zunehmend die Bedeutung der Sonnenexposition für totholzbewohnende Artengemeinschaften (Gossner et al., 2016; Krah et al., 2018; Miklin &

Cizek, 2014; Seibold et al., 2016b). Viele totholzbesiedelnde Arten präferieren entweder sonnige oder schattige Bedingungen (Möller, 2009). Daher unterscheidet sich die Zusammensetzung von Käferartengemeinschaften in besonntem und beschattetem Totholz stark und auch die Abundanz xylobionter Käfer in sonniger Lage ist höher als im Schatten (Gossner et al., 2016; Seibold et al., 2016b). Auch die Artzusammensetzung von Holzpilzen wird maßgeblich von der Sonnenexposition bestimmt (Bässler et al., 2010; Krah et al., 2018). In natürlichen Waldökosystemen entstehen Öffnungen im Kronendach durch das Absterben einzelner Bäume bis hin zu ganzen Beständen als Ergebnis natürlicher Alterungsprozesse und natürlicher Störungen. Durch hohe Vorratshaltung, zum Teil flächige Vorausverjüngung und Bekämpfung natürlicher Störungen ist besonntes Totholz in Mitteleuropa selten geworden und daher finden sich sonnenliebende Käferarten besonders häufig auf der Roten Liste (Seibold et al., 2015b). Wenn Habitatbäume, wie zum Beispiel ehemalige Huteeichen, durch eine aufkommende junge Baumschicht zunehmend einwachsen und beschattet werden, nimmt ihre Eignung für FFH-Arten wie den Eremiten (*Osmoderma eremita*) oder den Eichenheldbock (*Cerambyx cerdo*) deutlich ab (Miklín et al., 2018). Bei der Anreicherung von Totholz sollte daher vor Allem darauf geachtet werden, Totholz in besonnten Lagen zu erhalten oder zu erzeugen. Hier bietet es sich an, Windwürfe und ähnliche Störungen nicht oder nur partiell zu räumen und größere Totholzstücke, beispielsweise Kronen und Stammteile, nach Hiebsmaßnahmen in der entstandenen besonnten Lücke zu belassen.

Totholzmenge und Totholzvielfalt

Die vorhandene Menge an Totholz ist eine Schlüsselgröße für die Artenvielfalt xylobionter und vieler nicht-xylobionter Artengruppen. In einer Metaanalyse wurden Schwellwerte von 20–30 m³ ha⁻¹ (Variabilität: 10–70 m³ ha⁻¹) in borealen Nadelwäldern, 30–40 m³ ha⁻¹ (Variabilität: 10–150 m³ ha⁻¹) in temperaten Bergmischwäldern und 30–50 m³ ha⁻¹ (Variabilität: 10–150 m³ ha⁻¹) in temperaten Tieflagenwäldern identifiziert, die notwendig sind, um einen Großteil der Artenvielfalt zu beherbergen (Müller & Bütler, 2010). Für gewisse Arten mit besonders hohen Ansprüchen (z.B. *Antrodiella citrinella*) sind diese Mengen jedoch noch nicht ausreichend (Bässler & Müller, 2010). Außerdem wiesen Müller und Bütler darauf hin, dass aufgrund des Fehlens einiger besonders anspruchsvoller Arten in europäischen Wäldern, diese Schwellwerte grundsätzlich eher als Unterschätzung angesehen werden sollten. Der positive Zusammenhang zwischen der Menge an Totholz und der Artenvielfalt verschiedener Organismengruppen wurde durch experimentelle Totholzanreicherung in zahlreichen Studien bestätigt. Xylobionte Organismen reagierten in allen Studien positiv auf Totholzanreicherung und auch nicht-xylobionte Organismen

reagierten mehrheitlich positiv, jedoch wurden auch negative Effekte auf einzelne Gruppen wie Mikroben in der Streuschicht gefunden (Seibold et al., 2015a). Ähnliche Effekte zeigten sich auch bei praktischer Umsetzung auf Forstbetriebsebene: 10 Jahre nach Implementierung einer Totholzanreicherungsstrategie wurden im Forstbetrieb Ebrach nicht nur höhere Mengen Totholz gefunden, sondern auch eine höhere Anzahl xylobionter Käfer und Pilze auf Probenflächen, auf denen die Totholzmenge zugenommen hatte (Dörfler et al., 2018, 2017). Die Stärke des positiven Effekts einer Erhöhung der Totholzmenge auf Artenvielfalt ist unabhängig davon, wie viel Totholz vor Totholzanreicherung bereits vorhanden war (Seibold et al., 2017).

Aufgrund ausgeprägter Präferenzen vieler Arten für bestimmte Baumarten, Durchmesserklassen, Zersetzungsstadien, Besonnungsgrade, stehend oder liegendes Totholz, etc., kommt neben der Totholzmenge besonders der Totholzdiversität eine Große Bedeutung für die Artenvielfalt zu (Bouget et al., 2013; Brin et al., 2009; Seibold et al., 2016b; Similä et al., 2003). Bei gleicher Totholzmenge beherbergen Probeflächen mit Totholz verschiedener Baumarten und Durchmesserklassen mehr xylobionte Käfer- und Pilzarten als Flächen mit nur einem Totholztyp (Krah et al., 2018; Seibold et al., 2016b). Bei der Anreicherung von Totholz sollte daher ein möglichst breites Angebot verschiedener Baumarten, Durchmesserklassen, Zersetzungs- und Besonnungsgrade angestrebt werden. Dies kann durch gezieltes Belassen oder Erzeugen von Totholztypen erfolgen, die im lokalen Totholzbestand unterrepräsentiert sind. Grundsätzlich sind Totholzmenge und Totholzvielfalt eng korreliert (Müller & Bütler, 2010), sodass eine Erhöhung der Totholzmenge i.d.R. auch zu einer Erhöhung der Totholzvielfalt führt.

Totholzanreicherung

Zwar enthalten immer noch nicht alle Waldnaturschutzkonzepte der deutschen Bundesländer ein Totholzkonzept, trotzdem ist die zunehmende Entwicklung von Totholzkonzepten in vielen Bundesländern grundsätzlich ein Trend in die richtige Richtung (Tabelle 1). Aktuelle Totholzkonzepte enthalten jedoch in den meisten Fällen nur eine Zielsetzung bzgl. der angestrebten Totholzmenge und oft auch nur beschränkt auf bestimmte Bestandesformen (Tabelle 1). Auf Basis des aktuellen Kenntnisstandes der wissenschaftlichen Forschung können wesentlich differenziertere Empfehlungen für die Anreicherung von Totholz in Deutschland gegeben werden.

Zielsetzungen:

- Die Totholzmenge sollte flächig auf 30-40 m³/ha erhöht werden.
- Das Totholzangebot sollte möglichst vielfältig sein und viele verschiedene Totholztypen (Durchmesser, Baumarten, Zersetzungsklassen, Besonnungsgrade) umfassen.
- Aufgrund ihrer hohen Bedeutung für gefährdete Arten sollte besonders die Menge an Laubtotholz, besonntem Totholz und stark dimensioniertem Totholz erhöht werden.
- Totholzanreicherung sollte in möglichst vielen Beständen erfolgen – auch in Wirtschaftswäldern mit geringen Totholz mengen, um die Totholzmenge auf Landschaftsebene zu erhöhen.
- In und im Umkreis um Bestände mit Vorkommen von Arten mit hohem naturschutzfachlichem Wert (z.B. FFH-Arten, Urwaldreliktarten und Arten der Roten Liste) sollte gezielte Maßnahmen durchgeführt werden, die eine kontinuierliche Verfügbarkeit der für diese Arten notwendigen Habitatstrukturen sicherstellen.

Möglichkeiten der Totholzanreicherung umfassen:

- Belassen aufgrund Alters zusammenbrechender Einzelbäume
- Verzicht auf Aufarbeitung natürlicher Störungen, vor allem, wenn von einer Massenvermehrung von Buchdruckern nicht auszugehen ist (Laubholz); Bezüglich der Artenvielfalt ordnen sich folgende Maßnahmen nach abnehmendem Wert: Belassen der gesamten Fläche > Belassen der gesamten Fläche und Streifen einzelner Stämme > Belassen einer Teilfläche mit ihrer gesamten Totholzdiversität > Flächige Aufarbeitung mit Beschränkung auf gewisse Durchmesserklassen oder Baumarten
- Belassen von Hiebsresten; wobei nicht nur Äste sondern auch dickere Stammstücke (z.B. bei Kernfäule oder Rotkern) und ganze Kronen belassen werden sollten
- Aktives Schaffen von Totholz; z.B. durch Fällen oder Ringeln von Bäumen, Köpfen von Bäume, z.B. im Zuge von Harvestereinsätzen, absichtliche Rindenverletzung; Induktion künstlicher Mulmhöhlen. Aktive Maßnahmen können insbesondere helfen, seltene Totholztypen zu erzeugen.

Habitatbäume

Habitatbäume, auch Biotopbäume, Altholz, Altbäume oder „veteran trees“ genannt, sind lebende und absterbende Bäume, die ein oder mehrere verschiedene Typen von Mikrohabitaten aufweisen (Kraus et al., 2016; Larrieu et al., 2018). Sie haben aus zwei Gründen eine herausragende Bedeutung für die Artenvielfalt im Wald. Erstens ist durch

langsameres Absterben der Übergang zwischen Habitatbaum und Totholz oft fließend und daher sind sie eine wichtige Quelle für Totholz und besonders für hohe Totholzvielfalt (siehe oben). Zweitens, zeichnen sich Habitatbäume durch das Vorkommen von Mikrohabitaten aus, die eine Vielzahl von Arten Lebensraum bieten. Für Mitteleuropa wurde die Vielzahl an möglichen Mikrohabitaten zu sieben Gruppen zusammengefasst (Larrieu et al., 2018): i) Höhlen im weiteren Sinne, ii) Stammverletzung und freiliegendes Holz, iii) Totholz in der Krone, iv) deformierter Wuchs, v) Fruchtkörper von Pilzen, vi) Epiphytenbewuchs und vii) Saftfluss. Eine detaillierte Auflistung der verschiedenen Mikrohabitats innerhalb dieser Gruppen, sowie genaue Beschreibungen können unter www.bmel.de/SharedDocs/Downloads/Wald-Fischerei/Mikrohabitate.pdf?__blob=publicationFile abgerufen werden.

Höhlenbäume, vor allem Bäume mit größeren Höhlen wie Mulmhöhlen, beherbergen viele seltene und gefährdete Arten (Müller et al., 2014; Ranius, 2002). In Rotbuchenwäldern leben mehr gefährdete Käferarten in Mulmhöhlenbäumen als in anderen Habitatbaumtypen, unter ihnen viele Arten mit einer Präferenz für starkes Totholz und späte Zersetzungsphasen (Müller et al., 2014). Für die Bildung von Mulmhöhlen ist das Bestandesalter besonders wichtig, da sich diese Mikrohabitats langsam entwickeln und in Buchenwäldern erst ab einem Bestandesalter von >180-200 Jahren häufiger auftreten (Müller et al., 2014). Neben Spechthöhlen spielen Stammverletzungen, die vom Baum nicht mehr überwältigt werden können eine wichtige Rolle als Initial für die Entstehung von Mulmhöhlen (Larrieu et al., 2018).

Totholz in der Krone, Astabbrüche und Stammverletzungen stellen einen wichtigen Lebensraum für die Artenvielfalt xylobionter Organismen dar, da diese Mikrohabitats im Gegensatz zum ähnlichem Totholz am Waldboden i.d.R. stark sonnenexponiert sind und daher spezialisierte Artengemeinschaften beherbergen (Nunez, 1996; Seibold et al., 2018; Vodka et al., 2009), darunter auch gefährdete Arten wie z.B. den Prachtkäfer *Dicerca berolinensis*. Bei Maßnahmen der Verkehrssicherung sollte daher gut abgewogen werden, ob die Fällung von Bäumen mit Kronentotholz oder die Entfernung von Kronentotholz durch Baumpfleger wirklich notwendig ist oder ob andere Maßnahmen ergriffen werden könnten, die den Erhalt dieser Mikrohabitats zulassen.

Pilze repräsentieren einen Großteil der Biodiversität in Wäldern und bereiten den Lebensraum für zahlreiche andere Organismen (Stokland et al., 2012). Totholzbesiedelnde Pilze tragen zur Artenvielfalt über drei Hauptwege bei: i) Einzelne Arten wie der Zunderschwamm *Fomes fomentarius* besiedeln lebende Bäume, destabilisieren den Holzkörper und tragen so zum Entstehen von Stammbrüchen und Absterben von Bäumen bei.

Dadurch sind sie ein wichtiger Treiber bei der Entstehung von Totholz und vorübergehend besonnten Lücken im Bestand. ii) Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Holzes während des Abbauprozesses variieren je nachdem welche Pilzart dominiert und so hängt die Sukzession der Totholzzönosen stark von der Pilzbesiedelung ab (Weslien et al., 2011). iii) Fruchtkörper von Pilzen stellen selbst Nahrungsgrundlage und Lebensraum für viele andere Arten dar (Schigel, 2012; Thorn et al., 2015). Beispielsweise beläuft sich die geschätzte Anzahl an Arthropoden in Fruchtkörpern des Zunderschwamms in Europa auf ca. 600 Arten (Fries et al., unveröffentlicht). Lebende und abgestorbene Bäume mit Pilzfruchtkörpern stellen daher eine wichtige Kategorie innerhalb der Habitatbäume dar und sollten erhalten werden und nicht Waldhygienemaßnahmen oder der Brennholzgewinnung zum Opfer fallen. In Buchenwäldern ist vor allem der Zunderschwamm als „ecosystem engineer“, also als Art, die Lebensraum für viele andere Arten schafft, anzusehen und sollte daher die Stellung einer Zielart im Waldnaturschutz einnehmen.

Management von Habitatbäumen:

Der Erhalt von Habitatbäumen ist selbstredend das wichtigste Ziel im Management von Habitatbäumen. Viele Habitatbaumbesiedler haben jedoch hohe Ansprüche an das Mikroklima. So wurde gezeigt, dass Eichen, die in dichteren Beständen wachsen aufgrund höherer Mortalitätsraten nicht nur seltener zu Habitatbäumen heranwachsen, sondern zudem weniger geeignet für viele gefährdete Arten wie Eremit *Osmoderma barnabita* und Eichenheldbock *Cerambyx cerdo* sind (Miklín et al., 2018; Miklin & Cizek, 2014). Die Entnahme von Bedrängern, z.B. Buchen, die in die Kronen von Eichen-Habitatbäumen einwachsen, sollte daher erwogen werden.

Die Entstehung von vielen Mikrohabitaten ist ein jahrzehntelanger Prozess und daher ist es wichtig, spätere Habitatbäume rechtzeitig zu erkennen und zu erhalten. Erste Ergebnisse zeigen, dass sich unter intensiver Niederdurchforstung weniger Habitatbäume entwickeln und dass sich die frühe Entnahme von vorwüchsigen und grobastigen Bäumen („Protzen“) negativ auf die Entwicklung von Habitatbäumen auswirkt (Winter, 2018). Wenn sich aufgrund intensiver Durchforstung in der Vergangenheit keine Habitatbäume entwickeln, ist es möglich, die Entstehung mancher Mikrohabitate, zum Beispiel durch Stammverletzungen, künstlich zu initiieren. Mit der Motorsäge angelegte Stammhöhlen im Forstbetrieb Ebrach lockten bereits in den ersten beiden Jahre nach ihrer Anlage 36 gefährdete xylobionte Käferarten an, darunter die in Bayern als ausgestorben geltende Art *Trox perrisii* (Weigelmeier, 2012).

Naturschutzkonzepte

Tabelle 1: Übersicht über Naturschutzkonzepte verschiedener Bundesländer mit Fokus auf Totholz und Habitatbäume.

Bundesland	Konzept (Jahr)	Zielgrößen	Zielarten
Baden-Württemberg	Alt- und Totholzkonzept (2010)	<p>Habitatbaumgruppen: Eine Habitatbaumgruppe/ 3 ha aus 10 bis 15 Bäumen</p> <p>Methusalembäume: > 100 cm BHD</p> <p>Waldrefugien: Nutzungsfreie Bereich, 10-20 ha, in Beständen mit Buche > 60% und > 180 Jahre, eichen- sowie tannenreiche Bestände mit > 30 % und > 250 Jahre, Ziel ~ 3% des Staatswaldes</p>	<p>Horstbauende Großvögel</p> <p>Grau-, Mittel-, Schwarzspecht</p> <p>Hohltaube</p> <p>Raufuß-, Sperlingskauz</p> <p>FFH-Anhangs-Arten</p>
Bayern	Biotopbaum- und Totholzkonzept (2006)	<p>Wälder Klasse 2 (Naturnahe Bestände, Buche, Eiche, Fichte, Edellaubhölzer > 140 Jahre, Sonderstandorte wie Erlenbruchwälder > 80 Jahre): 40 m³ Totholz/ha, 10 Biotopbäume/ha</p> <p>Wälder Klasse 3 (Naturnahe Bestände, > 100 Jahre): 20m³ Totholz/ha und 10 Biotopbäume/ha</p> <p>Methusalembäume: Eiche, Tanne, Fichte BHD > 100 cm, andere Baumarten BHD > 80 cm</p>	
Berlin	Waldbaurichtlinie für die Berliner Forsten (2005)	<p>Altbäume: 5 bis 10/ha</p> <p>Biotopholz: 10% des Bestandsvorrats</p>	<p>Greifvögel, Eulenvögel, Spechte, Schwarzstorch, Krähen, Kolkrabe</p> <p>Epiphyten</p>
Brandenburg	<p>Methusalem-Projekt der Brandenburgischen Landesforsten (2004, 2016)</p> <p>Waldbaurichtlinie der Brandenburgischen Landesforsten (2004)</p>	<p>Biotopbäume: In Nadelbaumbeständen (> 80 Jahre) oder Laubbaumbeständen (> 100 Jahre) 5 Biotopbäume/ha</p>	

Hessen	Altholzinselprogramm Hessen (1976)	Habitatbäume: Mindestens 3 Habitatbäume/ha in über 100-jährigen Laubholzbeständen	Horstbauende Großvogelarten
	Geschäftsanweisung Artenschutz bei Pflege und Nutzungsmaßnahmen im Forstbetrieb Hessen-Forst (2009)		Raufußkauz, Kolkrabe, Waldohreule, Graureiher, Habicht, Mäusebussard, Rot- und Schwarzmilan, Schwarzstorch, Turmfalke, Baumfalke, Wespenbussard, Sperber
	Naturschutzleitlinie für den Hessischen Staatswald (2011)		Fledermäuse Eremit, Veilchenblauer Wurzelhalsschnellkäfer, Heldbock FFH-Anhangs-Arten
Mecklenburg-Vorpommern	Richtlinie zur Sicherung von Alt- und Totholzanteilen im Wirtschaftswald (2002)	Biotopbäume: 2-5 Biotopbäume/ha: Trupps oder Gruppen sind zu bevorzugen Altholzinseln: 0,2 – 5 ha groß, reife Altholzbestände heimischer Baumarten, in angemessener Anzahl je Revier, Ziel: ~ 1% der Staatswaldfläche	
Niedersachsen	LÖWE – Langfristige Ökologische Waldentwicklung (1991, 2007, 2013, 2017)	Habitatbäume: 5 Habitatbäume/ha in älteren Beständen	Großvögel wie Schwarzstorch, Seeadler und Rotmilan
Nordrhein-Westfalen	Biotopholzstrategie Xylobius Nordrhein-Westfalen - Alt- und Totholz für den Landeswald (2014)	Wälder Klasse 2 (naturnahe Baumartenzusammensetzung > 120 Jahre und Eiche > 140 Jahre): mindestens 40 m ³ Totholz/ha, Minimum-Biotopholz wert 10 Stück/ha Wälder Klasse 3 (naturnahe Baumartenzusammensetzung < 120 Jahre, Eiche < 140 Jahre): Gesamttotholzmenge 20 m ³ /ha, Minimum-Biotopholz wert richtet sich nach den jeweiligen Gegebenheiten Habitatbaumgruppen: Gruppen aus mindestens 3 bis ca. 15 Bäume, Kernelemente mit Schlüsselstrukturen Methusalembäume: Buche > 180 Jahre, Eiche und Nadelholz	Schwarzspecht, Mittelspecht, Hohltaube FFH-Anhangs-Arten

		> 300 Jahre Totholzanreicherung: 10% des Holzzuwachses, bis zu 20% in Flächen mit Sonderzielsetzungen (FFH/NSG)	
Rheinland-Pfalz	Konzept zum Umgang mit Biotopbäumen, Altbäumen (2010)	Biotopbaumgruppen: Gruppen aus ± 15 Bäumen, überwiegend BHD >40cm	Milan- und Bussardarten, Waldohreule, Schwarzstorch, Kolkrabe FFH-Anhangs-Arten
Saarland	Dicke Buchen-Programm (2003, 2007)	Biotopbäume: 10 Biotopbäume/ ha: Bäume mit Schlüsselstrukturen, ab 90 cm BHD, bei BHD 80 - 89 cm schlechter als Güteklasse B oder Schlüsselstrukturen	Hohltaube, Spechte, Waldkauz Fledermäuse FFH-Arten, Arten der Roten Liste
	Biodiversitätsstrategie Buchenwälder (2008)	Biotopholz: 100 Vorratsfestmeter/ha -> 6-10 Bäume/ha Verzicht der Aufarbeitung von Hölzern unter einer Stärke von 10 cm	Urwaldreliktarten
Sachsen	Bewahren und Entwickeln - Naturschutzkonzept des Staatsbetriebes Sachsenforst für den sächsischen Landeswald (2017)	Biotopbaumgruppen: In Beständen > 80 Jahren, bestehend aus 10 - 15 Bäumen. Mindestens eine Biotopbaumgruppe/3 ha, in kleineren Beständen abweichend (Sonderregelungen für Fichtenbestände und Bestände mit besonders vielen Schlüsselstrukturen)	Landes-Zielartenliste (2012), u.a.: Graues Langohr, Große Bartfledermaus, Großer Abendsegler, Großes Mausohr, Kleine Hufeisennase, Mopsfledermaus, Nordfledermaus, Mittelspecht, Raufußkauz, Schwarzstorch, Eremit, Heldbock, Hirschkäfer Höhlenbrüter Bilche FFH-Anhangs-Arten
Sachsen-Anhalt	Leitlinie Wald (1997, 2014)	Forstliche Stilllegung (Ziel: ~ 7-10% der Fläche, momentan 10,9%)	
Schleswig-Holstein	Habitatbaumkonzept – HaKon (2010, 2017)	Habitatbäume: 10 Habitatbäume/ha in Beständen	Horstbauende Großvögel (Schwarzstorch, Rotmilan,

		> 100 Jahren	Seeadler, Graureiher) Schwarzspecht, Spechte allgemein, höhlenbrütende Eulen Waldfledermäuse, Eremit FFH-Anhangs-Arten
Thüringen	Habitatbaum- und Totholzkonzept für den Staatswald des Freistaates Thüringen (2009)	Habitatbäume: 3 Bäume/ha Totholzmenge: 2 Totholzstücke mit mindestens 3 m Länge und 30 cm Durchmesser pro ha	FFH-Anhangs-Arten

Literatur

Attiwill, P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems - the ecological basis for conservative management. *For. Ecol. Manage.* 63, 247–300.

[https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90114-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90114-7)

Bader, P., Jansson, S., Jonsson, B.G., 1995. Wood-inhabiting fungi & substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biol. Conserv.* 72, 355–362.

[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)00029-P](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)00029-P)

Bässler, C., Müller, J., 2010. Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodia citrinella* Niemelä & Ryvarde. *Fungal Biol.* 114, 129–133.

<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2009.11.001>

Bässler, C., Müller, J., Dziock, F., Brandl, R., 2010. Effects of resource availability & climate

- on the diversity of wood-decaying fungi. *J. Ecol.* 98, 822–832.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01669.x>
- Bässler, C., Müller, J., Svoboda, M., Lepsova, A., Hahn, C., Holzer, H., Pouska, V., 2012. Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes-a case study from spruce mountain forests. *Biodivers. Conserv.* 21, 33–49. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0159-0>
- Beudert, B., Bässler, C., Thorn, S., Noss, R., Schröder, B., Dieffenbach-Fries, H., Foullois, N., Müller, J., 2015. Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. *Conserv. Lett.* 8, 272–281. <https://doi.org/10.1111/conl.12153>
- Bouget, C., Duelli, P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Conserv.* 118, 281–299.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.009>
- Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B., Parmain, G., 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers. Conserv.* 22, 2111–2130.
- Brin, A., Brustel, H., Jactel, H., Brin, A., Brustel, H., Jactel, H., 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Ann. For. Sci.* 66, 306.
- Brus, D.J., Hengeveld, G.M., Walvoort, D.J.J., Goedhart, P.W., Heidema, a. H., Nabuurs, G.J., Gunia, K., 2011. Statistical mapping of tree species over Europe. *Eur. J. For. Res.* 131, 145–157. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0513-5>
- Burrascano, S., Keeton, W.S., Sabatini, F.M., Blasi, C., 2013. Commonality & variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *For. Ecol. Manage.* 291, 458–479. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.020>
- Buse, J., Ranius, T., Assmann, T., 2008. An endangered longhorn beetle associated with old oaks & its possible role as an ecosystem engineer. *Conserv. Biol.* 22, 329–337.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00880.x>
- Čada, V., Morrissey, R.C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P., Svoboda, M., 2016. Frequent severe natural disturbances & non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *For. Ecol. Manage.* 363, 169–178.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.023>

- Cahall, R.E., Hayes, J.P., 2009. Influences of postfire salvage logging on forest birds in the Eastern Cascades, Oregon, USA. *For. Ecol. Manage.* 257, 1119–1128.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.019>
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M., 2011. Decomposition & Ecosystem Carbon Budgets, in: *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer New York, New York, NY, pp. 183–228. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9_7
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manage.* 210, 267–282. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032>
- Dahlberg, A., Stokland, J., 2004. Substrate requirements of wood-inhabiting species—a synthesis & analysis of 3600 species. *Skogsstyrelsen Rep.* 7, 75.
- Dörfler, I., Gossner, M., Müller, J., Weisser, W.W., 2017. Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type & management intensity. *For. Ecol. Manage.* 400, 607–620.
- Dörfler, I., Gossner, M.M., Müller, J., Seibold, S., Weisser, W.W., 2018. Integrative forest management focusing on deadwood enrichment enhances biodiversity of multiple taxa. *Biol. Conserv.*
- Fischer, A., Fischer, H.S., 2011. Individual-based analysis of tree establishment & forest stand development within 25 years after wind throw. *Eur. J. For. Res.* 131, 493–501.
<https://doi.org/10.1007/s10342-011-0524-2>
- Franklin, J.F., Lindenmayer, D., Macmahon, J.A., Mckee, A., Perry, D.A., Waide, R., Foster, D., 2000. Threads of continuity: Ecosystem disturbances, biological legacies & ecosystem recovery. *Conserv. Biol. Pract.* 1, 8–16.
- Gossner, M.M., Wende, B., Levick, S., Schall, P., Floren, A., Linsenmair, K.E., Steffan-Dewenter, I., Schulze, E.D., Weisser, W.W., 2016. Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biol. Conserv.* 201, 92–102. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.032>
- Graham, S.A., 1924. Temperature as a limiting factor in the life of subcortical insects. *J. Econ. Entomol.* 17, 377–383.
- Grodzki, W., Jakus, R., Lajzova, E., Sitkova, Z., Maczka, T., Skvarenina, J., 2006. Effects of

- intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland & Slovakia. *Ann. For. Sci.* 63, 55–61. <https://doi.org/10.1051/forest:2005097>
- Grove, S.J., 2002. Saproxylic Insect Ecology & the Sustainable Management of Forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507>
- Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *For. Ecol. Manage.* 201, 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.010>
- Heinimo, J., Junginger, M., 2009. Production & trading of biomass for energy - An overview of the global status. *Biomass Bioenergy* 33, 1310–1320. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2009.05.017>
- Hooper, D.U., Chapin, S., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. M* 75, 3–35.
- Horion, A., n.d. Faunistik der mitteleuropäischen Käfer.
- Hövmeyer, K., Schauer mann, J., 2003. Succession of Diptera on dead beech wood: A 10-year study. *Pedobiologia (Jena)*. 47, 61–75. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00170>
- Hutto, R.L., Gallo, S.M., 2006. The effects of postfire salvage logging on cavity-nesting birds. *Condor* 108, 817–831. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2006\)108\[817:teopsl\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2006)108[817:teopsl]2.0.co;2)
- Jacobsen, R.M., Birkemoe, T., Sverdrup-Thygeson, A., 2015. Priority effects of early successional insects influence late successional fungi in dead wood. *Ecol. Evol.* 5, 4896–4905. <https://doi.org/10.1002/ece3.1751>
- Jonasova, M., Prach, K., 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biol. Conserv.* 141, 1525–1535. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.03.013>
- Kortmann, M., Hurst, J., Brinkmann, R., Heurich, M., Silveyra González, R., Müller, J., Thorn, S., 2018. Beauty & the beast: how a bat utilizes forests shaped by outbreaks of an insect pest. *Anim. Conserv.* 21, 21–30. <https://doi.org/10.1111/acv.12359>

- Krah, F.-S., Seibold, S., Brandl, R., Baldrian, P., Müller, J., Bässler, C., 2018. Independent effects of host & environment on the diversity of wood-inhabiting fungi. *J. Ecol.*
- Kraus, D., Bütler, R., Krumm, F., Lachat, T., Larrieu, L., Mergner, U., Paillet, Y., Rydkvist, T., Schuck, A., Winter, S., 2016. Catalogue of tree microhabitats - reference field list. *Integr. Tech. Pap.* 1–16. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1500.6483>
- Lain, E.J., Haney, A., Burris, J.M., Burton, J., 2008. Response of vegetation & birds to severe wind disturbance & salvage logging in a southern boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 256, 863–871. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.018>
- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A.K., Regnery, B., Vandekerckhove, K., 2018. Tree related microhabitats in temperate & Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecol. Indic.* 84, 194–207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Leather, S.R.S., Baumgart, E.A.E., Evans, H.F., Quicke, D.J., 2014. Seeing the trees for the wood - beech (*Fagus sylvatica*) decay fungal volatiles influence the structure of saproxylic beetle communities. *Insect Conserv. Divers.* 7, 314–326. <https://doi.org/doi:10.1111/icad.12055>
- Lindenmayer, D., Burton, P.J., Franklin, J.F., 2008. *Salvage Logging & its Ecological Consequences*. Island Press, Washington.
- Lindenmayer, D., Laurance, W., Franklin, J., 2012. Global decline in large old trees. *Science* (80-.). 338, 1305.
- Lindenmayer, D., Messier, C., Sato, C., 2016. Avoiding ecosystem collapse in managed forest ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 14, 561–568. <https://doi.org/10.1002/fee.1434>
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, & vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 259, 698–709.
- McFarlane, B.L., Parkins, J.R., Watson, D.O.T., 2012. Risk, knowledge, & trust in managing forest insect disturbance. *Can. J. For. Res. Can. Rech. For.* 42, 710–719. <https://doi.org/10.1139/x2012-030>
- Miklin, J., Cizek, L., 2014. Erasing a European biodiversity hot-spot: Open woodlands, veteran trees & mature forests succumb to forestry intensification, succession, & logging in a UNESCO Biosphere Reserve. *J. Nat. Conserv.* 22, 35–41.

- Miklín, J., Sebek, P., Hauck, D., Konvicka, O., Cizek, L., 2018. Past levels of canopy closure affect the occurrence of veteran trees & flagship saproxylic beetles. *Divers. Distrib.* 24, 208–218. <https://doi.org/10.1111/ddi.12670>
- Möller, G., 2009. Struktur- und Substratbindung holzbewohnender Insekten, Schwerpunkt Coleoptera - Käfer. Dissertation at Freien Universität Berlin. Freie Universität Berlin.
- Müller-Using, S., Bartsch, N., 2009. Decay dynamic of coarse & fine woody debris of a beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in Central Germany. *Eur. J. For. Res.* 128, 287–296. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0264-8>
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T., Duelli, P., Mueller, J., Bussler, H., Gossner, M., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers. Conserv.* 17, 2979–3001. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolysis.33.010802.150507>
- Müller, J., Büttler, R., 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.* 129, 981–992. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5>
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Bussler, H., Gossner, M.M., 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures by analyses of functional & phylogenetic diversity. *Anim. Conserv.* 17, 154–162.
- Müller, J., Noss, R.F., Bussler, H., Brandl, R., 2010. Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biol. Conserv.* 143, 2559–2569. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.024>
- Müller, J., Thorn, S., Baier, R., Sagheb-Talebi, K., Barimani, H., Seibold, S., Ulyshen, M.D., Gossner, M.M., 2016. Protecting the forests while allowing removal of damaged trees may imperil saproxylic insect biodiversity in the Hyrcanian beech forests of Iran. *Conserv. Lett.* 9, 106–113. <https://doi.org/10.1111/conl.12187>.This
- Müller, J., Wende, B., Strobl, C., Eugster, M., Gallenberger, I., Floren, A., Steffan-Dewenter, I., Linsenmair, K.E., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2015. Forest management & regional tree composition drive the host preference of saproxylic beetle communities. *J. Appl. Ecol.* 52, 753–762. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12421>
- Niemela, J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 115, 127–134. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(98\)00393-4](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(98)00393-4)

- Nunez, M., 1996. Hanging in the air: A tough skin for a tough life. *Mycologist* 10, 15–17.
[https://doi.org/10.1016/S0269-915X\(96\)80041-3](https://doi.org/10.1016/S0269-915X(96)80041-3)
- Overbeck, M., Schmidt, M., 2012. Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany). *For. Ecol. Manage.* 266, 115–125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.011>
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Bielak, K., 2014. Changes of forest stand dynamics in Europe. Facts from long-term observational plots & their relevance for forest ecology & management. *For. Ecol. Manage.* 316, 65–77.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.050>
- Priewasser, K., Brang, P., Bachofen, H., Bugmann, H., Wohlgemuth, T., 2013. Impacts of salvage-logging on the status of deadwood after windthrow in Swiss forests. *Eur. J. For. Res.* 132, 231–240. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0670-1>
- Purahong, W., Wubet, T., Krüger, D., Buscot, F., 2018. Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests. *ISME J.* 12, 289–295. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.177>
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G., Romme, W.H., 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience* 58, 501–517.
<https://doi.org/10.1641/b580607>
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T., Mäkipää, R., 2012. Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) logs in boreal forests. *FEMS Microbiol. Ecol.* 81, 494–505. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01376.x>
- Ranius, T., 2002. *Osmoderma eremita* as an indicator of species richness. *Biodivers. Conserv.* 11, 931–941.
- Richter, B.D., Richter, H.E., 2000. Prescribing flood regimes to sustain riparian ecosystems along meandering rivers. *Conserv. Biol.* 14, 1467–1478. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98488.x>
- Rost, J., Hutto, R.L., Brotons, L., Pons, P., 2013. Comparing the effect of salvage logging on birds in the Mediterranean Basin & the Rocky Mountains: Common patterns, different conservation implications. *Biol. Conserv.* 158, 7–13.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.022>

Saint-Germain, M., Drapeau, P., 2011. Response of saprophagous wood-boring beetles (Coleoptera: Cerambycidae) to severe habitat loss due to logging in an aspen-dominated boreal landscape. *Landsc. Ecol.* 26, 573–586.

Saint-Germain, M., Drapeau, P., Buddle, C.M., 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous & xylophagous Coleoptera adults & larvae along the decay gradient in standing dead black spruce & aspen. *Ecography (Cop.)*. 30, 737–748.

<https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05080.x>

Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Schuck, A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th & 20th centuries. *Glob. Chang. Biol.* 9, 1620–1633.

<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.00684.x>

Schelhaas, M.J., Hengeveld, G., Moriondo, M., Reinds, G.J., Kundzewicz, Z.W., Ter Maat, H., Bindi, M., 2010. Assessing risk & adaptation options to fires & windstorms in European forestry. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.* 15, 681–701.

<https://doi.org/10.1007/s11027-010-9243-0>

Schigel, D.S., 2012. Fungivory & host associations of Coleoptera: a bibliography & review of research approaches. *Mycology* 3, 258–272.

<https://doi.org/10.1080/21501203.2012.741078>

Schroeder, L.M., 2007. Retention or salvage logging of standing trees killed by the spruce bark beetle *Ips typographus*: Consequences for dead wood dynamics & biodiversity. *Scand. J. For. Res.* 22, *Int Boreal Forest Res Assoc*; Swedish Univ Agr Sci.

Seibold, S., Bässler, C., Baldrian, P., Reinhard, L., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Weiß, I., Müller, J., 2016a. Dead-wood addition promotes non-saproxylic epigeal arthropods but effects are mediated by canopy openness. *Biol. Conserv.* 204, 181–188.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.031>

Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2016b. Microclimate & habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *J. Appl. Ecol.* 53, 934–943. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12607>

Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Fahrig, L., Förster, B., Heurich, M., Hothorn, T., Scheipl, F., Thorn, S., Müller, J., 2017. An experimental test of the habitat-amount hypothesis for saproxylic beetles in a forested region. *Ecology* 98, 1613–1622.

<https://doi.org/10.1002/ecy.1819>

Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M.M., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2015a. Experimental studies of dead-wood biodiversity — A review identifying global gaps in knowledge. *Biol. Conserv.* 191, 139–149.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>

Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J., 2015b. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv. Biol.* 29, 382–390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>

Seibold, S., Hagge, J., Müller, J., Gruppe, A., Brandl, R., Bässler, C., Thorn, S., 2018. Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation. *For. Ecol. Manage.* 409, 564–570.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.052>

Seidl, R., Blennow, K., 2012. Pervasive growth reduction in Norway spruce forests following wind disturbance. *PLoS One* 7. <https://doi.org/e33301> 10.1371/journal.pone.0033301

Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Lexer, M.J., 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Glob. Chang. Biol.* 17, 2842–2852.

Seidl, R., Schelhaas, M., Rammer, W., Verkerk, P.J., 2014. Increasing forest disturbances in Europe & their impact on carbon storage. *Nat. Clim. Chang.* 4, 806–810.

<https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2318>

Shorohova, E., Kuuluvainen, T., Kangur, A., Jogiste, K., 2009. Natural stand structures, disturbance regimes & successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. *Ann. For. Sci.* 66, 20. <https://doi.org/2010.1051/forest/2008083>

Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris & saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49, 11–41.

<https://doi.org/10.2307/20113262>

Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., 2003. Saproxylic beetles in managed & seminatural Scots pine forests: Quality of dead wood matters. *For. Ecol. Manage.* 174, 365–381.

[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00061-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00061-0)

Speight, M.C.D., 1989. Saproxylic invertebrates & their conservation. *Nat. Environ. Ser.* 42,

1–79.

- Stadelmann, G., Bugmann, H., Wermelinger, B., Bigler, C., 2014. Spatial interactions between storm damage & subsequent infestations by the European spruce bark beetle. *For. Ecol. Manage.* 318, 167–174. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.022>
- Stokland, J., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stokstad, E., 2006. Ecology: salvage logging research continues to generate sparks. *Science* (80-.). 311, 761. <https://doi.org/10.1126/science.311.5762.761>
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T.A., Fraver, S., Rejzek, J., Bače, R., 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *J. Veg. Sci.* 23, 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B., Swanson, F.J., 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Front. Ecol. Environ.* 9, 117–125. <https://doi.org/10.1890/090157>
- Thorn, S., Bässler, C., Bernhardt-Römermann, M., Cadotte, M., Heibl, C., Schäfer, H., Seibold, S., Müller, J., 2016a. Changes in the dominant assembly mechanism drives species loss caused by declining resources. *Ecol. Lett.* 19, 163–170. <https://doi.org/10.1111/ele.12548>
- Thorn, S., Bässler, C., Burton, P.J., Cahall, R.E., Campbell, J.L., Castro, J., Choi, C.-Y., Cobb, T., Donato, D.C., Durska, E., Fontaine, J.B., Gauthier, S., Hebert, C., Hutto, R.L., Lee, E.-J., Leverkus, A.B., Lindenmayer, D.B., Obrist, M.K., Rost, J., Seibold, S., Seidl, R., Thom, D., Waldron, K., Wermelinger, B., Winter, M.-B., Zmihorski, M., Müller, J., 2017. Impacts of salvage logging on biodiversity- a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.*
- Thorn, S., Bässler, C., Bußler, H., Lindenmayer, D.B., Schmidt, S., Seibold, S., Wende, B., Müller, J., 2016b. Bark-scratching of storm-felled trees preserves biodiversity at lower economic costs compared to debarking. *For. Ecol. Manage.* 364, 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.str.2014.12.012>
- Thorn, S., Bässler, C., Gottschalk, T., Hothorn, T., Bussler, H., Raffa, K., Müller, J., 2014. New insights into the consequences of post-windthrow salvage logging revealed by functional structure of saproxylic beetles assemblages. *PLoS One* 9, e101757.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101757>

- Thorn, S., Bässler, C., Svoboda, M., Müller, J., 2016c. Effects of natural disturbances & salvage logging on biodiversity - Lessons from the Bohemian Forest. *For. Ecol. Manage.* 388, 113–119. <https://doi.org/10.1016/j.comnet.2006.11.031>
- Thorn, S., Müller, J., Bässler, C., Gminder, A., Brandl, R., Heibl, C., 2015. Host abundance, durability, basidiome form & phylogenetic isolation determine fungivore species richness. *Biol. J. Linn. Soc.* 114, 699–708. <https://doi.org/10.1111/bij.12447>
- Thünen-Institut für Waldökosysteme, 2014. *Der Wald in Deutschland - Ausgewählte Ergebnisse der dritten Bundeswaldinventur*. Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft, Berlin.
- Ulyshen, M.D., Klooster, W.S., Barrington, W.T., Herms, D.A., 2011. Impacts of emerald ash borer-induced tree mortality on leaf litter arthropods & exotic earthworms. *Pedobiologia (Jena)*. 54, 261–265. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.05.001>
- Vodka, S., Konvicka, M., Cizek, L., 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history & management. *J. Insect Conserv.* 13, 553–562. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9202-1>
- Weigelmeier, S., 2012. *Induced tree hollows in beech trees (Fagus sylvatica L.) in the Steigerwald (Bavaria, Germany): Effects of cavity type, time scale & spatial distance to donor populations on diversity, density & community structure of saproxylic Coleoptera*. Georg-August-Universität Göttingen.
- Wermelinger, B., 2004. Ecology & management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - A review of recent research. *For. Ecol. Manage.* 202, 67–82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018>
- Weslien, J., Djupström, L.B., Schroeder, M., Widenfalk, O., 2011. Long-term priority effects among insects & fungi colonizing decaying wood. *J. Anim. Ecol.* 80, 1155–1162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01860.x>
- Westerling, A.L., Hidalgo, H.G., Cayan, D.R., Swetnam, T.W., 2006. Warming & earlier spring increase western US forest wildfire activity. *Science (80-.)*. 313, 940–943. <https://doi.org/10.1126/science.1128834>
- White, S.P., Pickett, S.T., 1985. *The ecology of natural disturbance & patch dynamics*.

Academic Press, New York, USA.

Winter, C., 2018. Sind naturschutzrelevante Strukturen alter Bäume bereits an jungen Bäumen absehbar? Tu München.

Wu, J., Yu, X.-D., Zhou, H.-Z., 2008. The saproxylic beetle assemblage associated with different host trees in Southwest China. *Insect Sci.* 15, 251–261.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2008.00208.x>