

Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen

Natürliche Waldentwicklung unter dem Einfluss des Borkenkäfers im Nationalpark Berchtesgaden

*Bestandesstruktur und Biodiversität
im Verlauf von Störung und Sukzession*



Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie
der Georg-August-Universität Göttingen
vorgelegt von

M.Sc.

Maria-Barbara Winter

geboren in Heilbronn

Göttingen April 2016

Erstgutachter: Prof. Dr. Christian Ammer
Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen
Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie
Georg-August Universität Göttingen

Zweitgutachter: Prof. Dr. Jörg Müller
Ökologische Station Fabrikschleichach
Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie
Biozentrum
Universität Würzburg

Tag der mündlichen Prüfung: 17.06.2016

„Mut zur Wildnis, das ist auch der Mut zur Selbstbeherrschung.

Zum Schauen statt zum Tun.“

Hubert Weinzierl, 1998

Vorwort

Aufgrund aktuellen Anlasses – verstärktem Borkenkäferbefall nach dem Wintersturm *Kyrill* (2007) und Unsicherheit über die weitere Entwicklung der Waldbestände im Nationalpark Berchtesgaden – wurde diese Studie 2011 von der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden initiiert und dankenswerter Weise vom Bayerischen Staatsministerium für Umwelt und Verbraucherschutz (StMUV) finanziert.

Den Hauptteil dieser kumulativen Arbeit bilden im Ergebnisteil zwei bereits publizierte und ein zur Veröffentlichung eingereichter Artikel. Diese gehen den Fragen nach, welche Standortveränderungen sich nach Absterben der Fichtenaltbestände durch den Borkenkäferbefall in den Waldbeständen ergeben und welchen Einfluss diese Veränderungen auf die weitere Waldentwicklung – Verjüngung, Artenzusammensetzung und Artenvielfalt von Gefäßpflanzen, Arthropoden, Mollusken und totholzbesiedelnden Pilzen – ausüben. Der Ergebnisteil wird durch zwei weitere Teilaspekte ergänzt, die nicht in den Publikationen integriert sind: einer Untersuchung zum Einfluss der Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls auf die anschließende Verjüngung und eine Analyse zum Einfluss von Flächenräumung und unterstützender Pflanzung auf Artenvielfalt und Verjüngung im Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung des Nationalparks. Die beiden Teilaspekte wurden in geringerer Intensität bearbeitet als die Hauptfragen und ermöglichen daher nur einen Einblick, aber keine abschließende Bewertung dieser Themen.

Dem Ergebnisteil ist eine Einführung in die Thematik und das Untersuchungsgebiet, sowie eine Übersicht über die Methoden der Studie vorangestellt. Abschließend erfolgt in der Diskussion eine Zusammenführung und Erörterung der einzelnen Ergebnisse. Die Artikel im Ergebnisteil sind in Englisch verfasst, aber um deutsche Übersetzungen von Zusammenfassung, Tabellenüberschriften und Abbildungsunterschriften ergänzt. In gleicher Weise sind die Tabellenüberschriften und Abbildungsunterschriften im deutschsprachigen Teil um die englischen Übersetzungen ergänzt. Für das Verständnis relevant erscheinende englische Fachbegriffe werden im deutschen Text (*kursiv*) erwähnt.

Inhalt

Vorwort	V
Inhalt	VI
Zusammenfassung	VIII
Summary	XI
Kapitel 1	1
Einführung	1
Einleitung.....	2
Forschungsfragen	5
Ökologische Grundlagen	8
Untersuchungsgebiet Nationalpark Berchtesgaden	13
Untersuchungsdesign	17
Aufnahmeverfahren	23
Auswerteverfahren.....	26
Probeflächenübersicht	29
Kapitel 2	34
Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback	34
Abstract	35
Keywords	36
Zusammenfassung.....	36
Schlagwörter.....	37
Introduction.....	37
Materials and Methods	39
Results	45
Discussion	56
Management implications.....	60
References.....	61
Kapitel 3	69
Multi-taxon alpha diversity following severe bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase	69
Abstract	70
Keywords	71
Zusammenfassung.....	71
Schlagwörter.....	72
Introduction.....	73
Methods	74
Results	80
Discussion	86
Management implications.....	95
References.....	96

Kapitel 4	102
High spatial heterogeneity of early-seral forest ecosystems affects diversity of producers, consumers and decomposers differently	102
Abstract	104
Keywords	104
Zusammenfassung	105
Schlagwörter	106
Introduction	106
Materials and methods	109
Results	114
Discussion	120
Conclusions	124
References	125
Supporting information	130
Kapitel 5	152
Einfluss von Befallsflächengröße, Flächenräumung und Pflanzung auf Verjüngung und Artenvielfalt	152
Einfluss der Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls auf die Verjüngung	153
Einfluss von Flächenräumung und Pflanzung auf Verjüngung und Artenvielfalt	159
Kapitel 6	165
Diskussion	165
Räumliche Verbreitung des Borkenkäferbefalls	166
Veränderung der Standort- und Bestandesverhältnisse	167
Verjüngungsdynamik	170
Veränderung der Biodiversität	174
Einfluss von Flächenräumung und unterstützender Pflanzung	179
Resümee und Ausblick	182
Schlussfolgerungen für die forstliche und naturschutzfachliche Praxis	184
Verzeichnisse	186
Literaturverzeichnis der Kapitel 1, 5 und 6	187
Tabellenverzeichnis	199
Abbildungsverzeichnis	200
Danksagung	201
Publikationsliste	203
Curriculum Vitae	204

Zusammenfassung

Störungen sind ein integraler Bestandteil von Waldökosystemen. Von einzelbaumweiser Seneszenz bis hin zu großflächigem Windwurf, Waldbrand oder Insektenbefall prägen sie natürlicherweise Artenzusammensetzung, Generationswechsel und Verjüngungsprozesse von Waldbeständen. Aufgrund wirtschaftsbedingt hoher Anteile an sekundären reinen Nadelholzbeständen und sich ändernden klimatischen Bedingungen ist der Einfluss großflächiger Störungen im letzten Jahrhundert in Mitteleuropa angestiegen und wird vermutlich auch zukünftig weiter an Bedeutung gewinnen. Das ökosystemare Verständnis über die Wirkung dieser Störungsereignisse auf Artenzusammensetzung und natürliche Waldentwicklung ist wesentlich für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung. Im Wirtschaftswald kann der Einfluss natürlicher Störungen aufgrund stetiger Einflussnahme durch Räumung, Pflanzung und Durchforstungen schwerlich untersucht werden. Großflächige Schutzgebiete mit dem Prozessschutz dienenden unbewirtschafteten Kernzonen bieten hingegen diese Möglichkeit.

Am Beispiel des Nationalparks Berchtesgaden im südlichen Oberbayern (Deutschland) wurde daher exemplarisch für die Nördlichen Kalkalpen die natürliche Waldentwicklung unter dem Einfluss des Borkenkäfers und die Veränderungen von Bestandesstrukturen und Biodiversität im Verlauf von Störung und Sukzession untersucht. Durch den großen Holzbedarf der regional ansässigen Salinenindustrie ab dem 16. Jahrhundert, der jahrhundertelangen Kahlschlagswirtschaft und den hohen Wilddichten im Bayerischen Hofjagdgebiet wurden die natürlicherweise in den montane Lagen stockenden Bergmischwälder aus Europäischer Buche, Weißtanne und Gemeiner Fichte in überwiegend reine, sekundäre Fichtenwälder umgewandelt. Seit Einrichtung des Nationalparks Berchtesgaden 1978 kam es besonders nach den Winterstürmen *Vivian/Wiebcke* 1990 und *Kyrill* 2007 zu stärkerem Borkenkäferbefall. Luftbilddauswertungen belegen ein zerstreutes und eher kleinflächiges Befallsgeschehen außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung. Mittlere Befallsflächengrößen lagen bei 0,07 ha (1990-1997) und 0,29 ha (2007-2012); die Gesamtbefallsflächen betragen 30 ha (1990-1997) und 260 ha (2007-2012). Mit der Methodik einer unechten Zeitreihe konnte auf 140 Probeflächen die Entwicklung unbefallener Fichtenaltbestände über das beginnende frühsukzessionale Stadium (1-5 Jahre nach Borkenkäferbefall) hin zum fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium (17-25 Jahre nach Borkenkäferbefall) von montaner bis subalpiner Höhenstufe in sonn- und schattseitigen Lagen erfasst werden.

Das Absterben der Fichtenaltbestände durch den Borkenkäferbefall führte zu einer signifikanten Reduktion der Bestandesvolumina und der Kronenüberschirmung auf den Befallsflächen bei gleichzeitig massiver Zunahme an stehendem Totholz. Erhebliche Anteile des stehenden Totholzes

brachen bei fortschreitender Zersetzung im Verlauf der untersuchten etwa 20-jährigen Sukzession zusammen. Humusabbau und signifikante Veränderungen des Mesoklimas durch die Störung waren nicht nachzuweisen. Die durch das Absterben des Kronendachs erhöhten Anteile an direkter Strahlung am Waldboden führten zu einer zunehmenden Deckung und Höhe der Bodenvegetation.

Trotz der verstärkten Konkurrenzsituation mit der Bodenvegetation kam es, besonders in montaner Lage, zu einer zügigen Verjüngung der Befallsflächen mit Jungwuchsdichten von im Median rund 5.000 Pflanzen > 50 cm Höhe und weiteren etwa 5.000 Pflanzen < 50 cm Höhe pro Hektar, zwei Jahrzehnte nach dem Borkenkäferbefall. Hochmontan war diese Entwicklung verzögert zu beobachten. Hier nahm Bedeutung des Totholzes als Keim- und Wuchssubstrat mit zunehmender Zersetzung zu. Der Jungwuchs wurde von Gemeiner Fichte, Bergahorn und Vogelbeere dominiert. Die natürlichen Hauptbaumarten des Bergmischwaldes – Europäische Buche und Weißtanne – fehlten jedoch aufgrund der historischen Bewirtschaftung und mangelnden Samenbäumen auch im Jungwuchs weitgehend. Die Störung führte unter anderem durch das räumlich unregelmäßige Aufkommen des Jungwuchses zu einer erhöhten strukturellen Heterogenität auf Bestandes- und Landschaftsebene. Entgegen der Erwartungen spielte die Vorausverjüngung für die Verjüngung nach dem Störungsereignis eine vernachlässigbar geringe Rolle. Mehr als 90 % der Jungwuchsindividuen waren nach dem Störungsereignis gekeimt und bestätigten damit eine große Resilienz der Bergwälder nach mittelgroßen Störungsereignissen unter der Voraussetzung angepasster Schalenwildbestände.

Bei den untersuchten epigäischen Artengruppen waren keine Veränderungen (Käfer, Spinnentiere, Mollusken), bzw. ein Rückgang der Artenvielfalt (Springschwänze) aufgrund fehlender Streunachlieferung nach der Störung zu beobachten. Die licht-, nährstoff- und totholzbedürftigen Arten profitierten hingegen von den temporären Lückenbedingungen und reagierten überwiegend mit einem Anstieg der Artenvielfalt im Verlauf der Sukzession. Dieser Anstieg war auch zwei Jahrzehnte nach dem Störungsereignis trotz zunehmender Verjüngungsdichten noch zu beobachten. Dies verdeutlicht die Relevanz von sich langsam schließenden Bestandesöffnungen für eine vollständige Entwicklung der Biodiversität heliophiler Artengruppen in Waldökosystemen. Durch das Mosaik verschiedener, kleinräumig verbreiteter Sukzessionsstadien auf Landschaftsebene zeigten besonders die totholzbesiedelnden Pilze und Käfer eine hohe Gamma-Diversität im Gebiet. Die Artengemeinschaften der Gefäßpflanzen ähnelten sich hingegen stark in ihrer Artenzusammensetzung in den drei untersuchten Sukzessionsstadien und zeichneten sich mehr durch eine Verschiebung der Dominanzverhältnisse aus.

Räumung und Pflanzung auf Befallsflächen innerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung führten im Vergleich zu den unbehandelten Befallsflächen nicht zu einer Erhöhung der Jungwuchsdichten im beginnenden frühsukzessionalen Stadium, aber zu einer Steigerung der Anteile an Weißtanne und Europäischer Buche im Jungwuchs. Mollusken, Wanzen und bestäubende Käferarten reagierten auf die tendenziell höheren Strahlungsmengen am Waldboden und zeigten höhere Artenzahlen auf den geräumten Flächen. Zeitgleich veränderte die Räumung des befallenen Totholzes die Artenzusammensetzung vieler der untersuchten Artengruppen und reduzierte die Artenvielfalt der xylobionten Käfer.

Der forstlichen und naturschutzfachlichen Praxis wird aus den Ergebnissen dieser Untersuchung heraus empfohlen, die durch natürlichen Störungen entstandenen Lücken und Strukturen zu nutzen, um den Erhalt von licht-, nährstoff- und totholzbedürftigen Artengruppen zu fördern und, soweit aus Gründen des Lawinen- und Forstschatzes möglich, auf Räumung und direkte Bepflanzung der Flächen zu verzichten. Wo es das Ziel ist, die natürliche Baumartenzusammensetzung der Bergmischwälder kurzfristig wieder herzustellen, müssen Buche und Tanne bei einem Mangel an Samenbäumen künstlich eingebracht werden. Ansonsten weisen die im Gebiet stockenden Bergwälder unter der Voraussetzung angepasster Wildbestände bei mittelgroßen Störungsereignissen eine große Resilienz auf und lassen ein Schließen der Bestandeslücken durch Naturverjüngung erwarten.

Summary

Disturbances are an integral part of forest ecosystems. Integrating single-tree dynamics to large-scale disturbances as windthrows, fire or insect calamities, disturbances influence natural species composition and regeneration processes of forest stands. Management-related high shares of pure secondary coniferous stands and changing climatic conditions have increased the impact of large-scale disturbances over the last century and it is likely that they are further going to increase in the future. Ecological knowledge about the impact of these disturbances on species composition and natural forest succession is essential for a sustainable forest management. Due to steady interventions with salvage-logging, planting and thinning activities, natural dynamics can hardly be studied in managed forests. However, large strictly protected areas enable such investigations.

Therefore, natural forest succession following bark beetle-induced spruce dieback and the related changes in stand structure and biodiversity were studied in the Berchtesgaden National Park (Germany) in the Northern Limestone Alps. Centuries of intensive timber extraction, mainly due to salt mining, and intentionally high ungulate populations heavily altered the forest structures and species composition of the Berchtesgaden National Park from natural mixed mountain forests dominated by European beech, silver fir and Norway spruce towards homogenous stands consisting purely or predominantly of Norway spruce. Following the establishment of the national park in 1978, severe bark beetle infestations occurred especially after the winter storms *Vivian/Wiebcke* in 1990 and *Kyrill* in 2007. Evaluations of aerial photographs revealed a scattered and rather small-scale development of the bark beetle infestations. Mean gap sizes comprised 0.07 ha (1990-1997) and 0.29 ha (2007-2012) and total infestation areas covered 30 ha (1990-1997) and 260 ha (2007-2012). Applying a chronosequence of 140 study plots of undisturbed secondary spruce stands (*mature stage*), stands affected by bark beetles within the last five years (*initial early-seral stage*) and stands infested in the 1990s (*advanced early-seral stage*) forest succession could be surveyed in montane to subalpine altitudinal zones, on south- and north-facing slopes.

The bark beetle-induced dieback of the mature spruce stands caused a significant reduction of stand volumes and crown cover, but initiated a huge emergence of standing deadwood. Large shares of the standing deadwood broke down due to decomposition during the first two decades of succession. Humus degradation and significant changes in mesoclimatic conditions could not be detected. The significantly increased shares of direct radiation at the forest floor induced by the spruce dieback, increased cover and height of the ground vegetation.

Albeit the intensified competition with the ground vegetation, the gaps got regenerated rather fast. Around 5.000 regeneration individuals (> 50 cm height) could be found in median per hectare in the montane zone two decades after the bark beetle infestation. This development was slightly protracted in high montane zones, where the importance of deadwood as growing substrate increased with altitude and decay stage. Natural regeneration was dominated by Norway spruce, sycamore maple and rowan. European beech and silver fir would naturally dominate the mixed mountain forests, but were found in very little shares as seed trees and as regeneration individuals in this study, due to historical forest management. The disturbance and the scattered patterns of the post-disturbance regeneration initiated an increase of structural heterogeneity on stand and landscape level. The importance of advance regeneration for the regeneration process was almost negligible. Contrary to the expectations, more than 90 % of the seedlings did germinate after the disturbance event. This indicates a high resilience of the mountain forests after medium-scale disturbance, if present ungulate densities enable the survival of the natural regeneration.

The studied epigaic species groups showed no changes (Coleoptera, Arachnida, Mollusca) as well as decreasing species densities (Collembola) due to missing litter supply after the disturbance. Contrary, the light, nutrient and dead wood dependent species did profit from the temporary gap conditions and revealed a significant increase in species densities during succession. The findings suggest that in unmanaged forests after bark beetle attack, a structurally complex phase prior to tree canopy closure can last several decades, and that many aspects of early-seral biodiversity and ecosystem function only fully develop given this extended time period. The mosaic of the different small-scale successional stages revealed a high gamma diversity, especially for wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles. The species compositions of vascular plants did not vary significantly among the successional stages on landscape scale. Differences among the stages got rather visible as shifts in species dominances.

Salvage-logging and planting in the infested stands of the bark beetle management zone did not lead to higher regeneration densities than in unmanaged stands during the initial early-seral stage. However, the planting activities increased the shares of European beech and silver fir in the managed parts of the national park. Mollusks, true bugs and pollinating beetle species showed a positive response on the slightly higher radiation amounts in the salvage-logged gaps and revealed higher species densities on these sites. At the same time, the logging changed the species composition of many species groups and significantly decreased the species densities of the saproxylic beetles inside the bark beetles management zone.

Where management of mountain forests includes objectives for sustaining biodiversity, accommodating the protracted early-seral stage is important to supporting the full range of organisms and functions associated with canopy-opening disturbances. European beech and silver fir need to be planted in managed forests, where involvement of these species is of prime importance and seed trees are missing. However, under comparable post-disturbance conditions, the high resilience of the mountain forests is expected to lead to fair natural regeneration densities, if ungulates are managed accordingly.

Kapitel 1

Einführung



*Der **Nationalpark Berchtesgaden** erstreckt sich von der submontanen zur alpinen Höhenstufe und ist durch eine Vielzahl verschiedener Vegetationseinheiten geprägt (Foto: M.B. Winter).*

Einleitung

Ein integraler Bestandteil von Waldökosystemen sind natürliche Störungen wie Stürme, Insektenbefall oder Feuer (Attiwill 1994, Franklin et al. 2002, Ellenberg und Leuschner 2010), deren Einfluss im letzten Jahrhundert jedoch zunehmend an Bedeutung gewonnen hat (Schelhaas et al. 2003, Seidl et al. 2014, Kärverno et al. 2014). Zwischen 1950 und 2000 führte in den europäischen Wäldern allein der Befall durch Borkenkäfer (Curculionidae: Scolytinae, hauptsächlich Großer Buchdrucker (*Ips typographus* L.) und Kupferstecher (*Pitogenes chalcographus* L.)) zu einem Anfall von jährlich etwa 2,9 Millionen m³ Totholz (Schelhaas et al. 2003). Bewirtschaftungsbedingte Waldzustände und sich ändernde klimatische Bedingungen werden den Einfluss natürlicher Störungen auf die Wälder in den kommenden Jahrzehnten sehr wahrscheinlich noch verstärken (Seidl et al. 2011, 2014). Im 19. und 20. Jahrhundert wurden viele der über weite Teile Europas natürlicherweise stockenden Mischwälder in überwiegend reine Fichtenwälder überführt. Auch in den Alpen haben die Jahrhunderte intensivster Holznutzung (z.B. für die Salinenindustrie) und die hohen Wilddichten die Waldstrukturen und Baumartenzusammensetzung massiv zu Gunsten der Gemeinen Fichte (*Picea abies* (L.) Karst) verändert (Knott et al. 1988). Die Mehrzahl dieser Bestände sind nun weitaus instabiler gegenüber Störungen durch Sturm oder Insektenbefall als es die Wälder waren, die ersetzt wurden (Seidl et al. 2011). Dies wird in zweifacher Weise durch den Klimawandel verstärkt: Erstens erschließen sich durch die Erwärmung für Borkenkäferpopulationen bislang ungeeignete Habitate in höheren geographischen Breiten und Höhenlagen (Krehan und Steyrer 2006, Seidl et al. 2009). Und zweitens führen die durch den Klimawandel in Häufigkeit und Intensität zunehmenden Extremwetterereignisse wie Stürme oder Dürreperioden (Frich et al. 2002, Beniston et al. 2007) zu geschädigten oder geschwächten und damit bei Borkenkäferbefall bereits prädisponierten Beständen (Overbeck und Schmidt 2012, Hartl-Meier et al. 2014).

Dennoch haben natürliche Störungen bereits im Laufe der Evolution die wesentlichen Prozesse von Waldökosystemen mit beeinflusst, und die Mehrzahl der heute in Wäldern vorzufindenden Arten entwickelte sich durch Anpassung an natürliche Störungsregime der Vergangenheit (Sousa 1984, Bengtsson et al. 2000). Nach der Habitat-Heterogenitäts-Hypothese (*habitat heterogeneity hypothesis*) ist Artenvielfalt positiv mit Habitatkomplexität korreliert (Tews et al. 2004, McElhinny et al. 2005, Stein et al. 2014). Damit lässt sich durch die in vielen Fällen große strukturelle Heterogenität von störungsbeeinflussten frühsukzessionalen Waldbeständen (Swanson et al. 2011, Donato et al. 2012) auch einen Anstieg der Artenvielfalt nach Störungen erwarten (Bouget und Duelli 2004). Großflächiger Borkenkäferbefall führt durch das Absterben der Altbäume zu einer signifikanten Reduktion des Kronendaches und der lebenden Phytomasse und damit zu erhöhter Besonnung des Waldbodens, extremeren Temperaturen und Temperaturschwankungen, größerer Deckung und

Höhe der Bodenvegetation und häufig zu beschleunigten Nährstoffflüssen im Boden (Sousa 1984, Roberts 2004, Swanson et al. 2011). Gleichzeitig entstehen große Mengen an stehendem Totholz (Donato et al. 2013). Bei unterbleibenden waldbaulichen Eingriffen durch Holzaufarbeitung oder Pflanzung lässt sich damit besonders für licht-, nährstoff- und totholzbedürftige Arten zumindest temporär eine Begünstigung erwarten (Müller et al. 2008, 2010). Die dieses fröhsukzessionale Stadium prägenden Strukturmerkmale – horizontale und vertikale Bestandesheterogenität, große Mengen an stehendem dickem Totholz und das Nebeneinander von Schatt- und Lichtbaumarten – weisen starke Parallelen zur Zerfallsphase alter Wälder auf (Remmert 1991). Wie lange sich eine solche temporär struktur- und artenreiche Phase nach natürlichen Störungen halten wird, und ob sie die Bestandesstrukturen eventuell sogar über die fröhsukzessionalen Stadien hinaus prägen wird, ist Gegenstand der aktuellen wissenschaftlichen Diskussion (Donato et al. 2012, Campbell und Donato 2014).

Viele der ökologischen Funktionen von Bergwäldern, wie Erosions- und Lawinenschutz, Kohlenstoffspeicherung und Holzproduktion sind an die Kontinuität stabiler Waldbestände gebunden (Otto 1994). Stabilität kann im Hinblick auf Störungen mit den Konzepten der Widerstandsfähigkeit (*resistance*) und der Erholungsfähigkeit oder Resilienz (*resilience*) von Beständen charakterisiert werden (Kräuchi et al. 2000, Brang 2001, Dorren et al. 2004). Unter Widerstandskraft wird dabei die Fähigkeit eines Bestandes verstanden, trotz des Einwirkens von Störungsfaktoren im Wesentlichen unverändert zu bestehen (Grimm und Wissel 1997), während Resilienz die Fähigkeit eines Bestandes beschreibt, sich nach einer Störung selbstständig wieder zum Ausgangszustand hin zu entwickeln (Dorren et al. 2004). Etliche Studien haben in den letzten Jahrzehnten Ideen entwickelt, um die Widerstandsfähigkeit von Bergwäldern gegen Störungen, wie Stürme, Insektenbefall oder Witterungsereignisse zu verbessern (z.B. Papaik und Canham 2006, Bruelheide und Luginbühl 2009, Höllerl 2009a). Da solche Konzepte in waldbaulich vernachlässigten, älteren sekundären Fichtenbeständen jedoch an ihre Grenzen stoßen, hat sich ein verstärktes Interesse am Verständnis der Resilienz europäischer Bergwaldökosysteme entwickelt (Dorren et al. 2004).

Erfolgreiche Naturverjüngung gilt als wesentlichster Bestandteil von Resilienz (Brang 2001). Zahlreiche Studien legen dabei nahe, dass eine erfolgreiche Naturverjüngung nach großflächigen Störungen – seien diese natürlich, wie bei Borkenkäferbefall, oder wirtschaftsbedingt im Falle intensiver Holzerntemaßnahmen – stark an das Vorhandensein von Vorausverjüngung (*advance regeneration*), d.h. bereits vor Absterben oder Entfernen des Altbestandes aufgekommener Jungwuchs, gebunden ist (Bauer 2002, Rammig et al. 2006, El Kateb et al. 2009, Wild et al. 2014, Zeppenfeld et al. 2015). Die durch das rasche Verschwinden des Altbestandes verursachten beschriebenen Strukturveränderungen (u.a. extremere Temperaturschwankungen und größere

Dominanz der Bodenvegetation) können die erfolgreiche Naturverjüngung verhindern oder zumindest verzögern (Ammer 1996b, Brang et al. 2003, Ammer et al. 2011) und damit die Kontinuität wichtiger Waldökosystemfunktionen wie den Schutz gegen Naturgefahren beeinträchtigen. Neben Samenverfügbarkeit und angepassten Wildbeständen ist speziell in Bergwäldern die Keimung und Etablierung vieler Baumarten zusätzlich an bestimmte Mikrostandorte und Substrate, wie dicke Humusaufgaben und Totholzmoder, oder erhöhte Positionen gebunden (siehe Ammer 1998, Brang et al. 2003, Baier et al. 2007). Es ist zu erwarten, dass solchen Spezialstandorten unter den widrigeren Bedingungen der Störungsflächen noch größere Bedeutung für die Naturverjüngung beizumessen ist.

Urwälder, an denen sich der Effekt von Störungen auf Bestandesstrukturen, Verjüngung und Stabilität natürlicher Wälder beobachten ließe, sind in Mitteleuropa bis auf wenige und oft sehr kleinflächige Ausnahmen nicht mehr vorhanden (Ellenberg und Leuschner 2010). Selbst heute strikt geschützte Gebiete sind in Mitteleuropa überwiegend von intensiver anthropogener Nutzung und nicht selten von Übernutzung in der Vergangenheit geprägt (Pechmann 1932, Meister 1969, Knott et al. 1988, Wäldchen et al. 2011). Es hat sich aber gezeigt, dass sich Wälder in Prozessschutzgebieten unter bestimmten Bedingungen in ihren Strukturen und ihrer Baumartenzusammensetzung wieder ursprünglichen Ausgangsbeständen annähern können (Meyer 2013), und diese Entwicklung durch natürliche Störungen in manchen Fällen sogar beschleunigt werden kann (Müller et al. 2008). Die Zeitdauer dieses Prozesses und das Ausmaß der Entwicklung hin zum Ausgangszustand bezüglich Artenzusammensetzung und Struktur sind jedoch noch weitgehend unbekannt.

Auch wenn die Bestände der heutigen mitteleuropäischen Schutzgebiete eine lange Nutzungstradition aufweisen, bieten sie dennoch eine wertvolle Grundlage, um den Effekt des Nutzungsverzichts und die Entwicklung zur natürlichen Walddynamik wissenschaftlich zu beobachten. Darüber hinaus lassen Studien in ungenutzten, störungsbeeinflussten Bergwäldern Erkenntnisse für die forstliche Praxis erwarten. In vielen Fällen ist bei waldbaulichen Eingriffen zur Umwandlung reiner sekundärer Fichtenbestände in strukturiertere Mischbestände auch mit einer ökonomischen Rentabilität zu rechnen (Höllerl 2009b). Wo dies unter Umständen nicht der Fall ist, z.B. in abgelegenen und spärlich erschlossenen Gebieten, ist es wesentlich zu wissen, wie und wie weit erwünschte Änderungen in Artenzusammensetzung und Bestandesstruktur auch unter Ausnutzung natürlicher Prozesse erreicht werden können. Die außerhalb der mitteleuropäischen Alpen unter anderem in Nordamerika (u.a. Franklin et al. 2002, Turner 2010, Swanson et al. 2011, Donato et al. 2012, Campbell und Donato 2014), dem Harz (Keidel et al. 2008), dem Bayerischen Wald (u.a. Bauer 2002, Müller et al. 2008, Bässler et al. 2012, Lehnert et al. 2013, Beudert et al. 2015) und dem daran angrenzenden Böhmerwald in der Tschechischen Republik (Jonášová und Prach 2004, Svoboda und Pouska 2008, Jonášová et al. 2010) durchgeführten Untersuchungen verdeutlichen die

Relevanz der Erkenntnisse für das Verständnis natürlicher Waldentwicklungsprozesse und dem Einfluss von Störungen auf die Biodiversität. In mitteleuropäischen Berg- und Schutzwäldern beziehen sich die bisherigen wissenschaftlichen Ergebnisse zur natürlichen Walddynamik nach großflächigen Störungsereignissen jedoch ausschließlich auf Windwurfflächen oder Untersuchungen einzelner Bestände (Kupferschmid Albisetti 2003, Puettmann und Ammer 2007, Priewasser 2013, Brang et al. 2015, Wohlgemuth und Kramer 2015).

Forschungsfragen

Diese Arbeit widmet sich darum der Untersuchung natürlicher Waldentwicklung nach Borkenkäferbefall in dem in den nördlichen Kalkalpen gelegenen Nationalpark Berchtesgaden. Anhand einer unechten Zeitreihe von unbefallenen Fichtenaltbeständen, über das beginnende frühsukzessionale Stadium (ca. 3 Jahre nach Borkenkäferbefall) hin zum fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium (ca. 20 Jahre nach Borkenkäferbefall), wurden von der montanen zur subalpinen Höhenstufe auf 140 Probeflächen folgende Forschungsfragen untersucht:

- I. Welche standortspezifischen Veränderungen ergeben sich durch den Borkenkäferbefall in den Waldbeständen? *Kapitel 2*
- II. Welchen Einfluss haben diese Veränderungen auf die Verjüngung und wie läuft diese ab? *Kapitel 2 und 4*
- III. Welche Konsequenzen ergeben sich durch die veränderten Standortverhältnisse für die Artenzusammensetzung und Artenvielfalt von verschiedenen Artengruppen von Pflanzen, Tieren und Pilzen? *Kapitel 3 und 4*
- IV. Welchen Einfluss hat die Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls auf die Verjüngung im beginnenden frühsukzessionalen Stadium?

Wie unterscheiden sich Standortbedingungen und Verjüngungssituation nach Borkenkäferbefall auf großen Befallsflächen (> 1 ha) im Vergleich zu den kleineren Befallsflächen (< 1 ha)? Und welche Unterschiede sind zwischen den einzelnen Positionen (Nord-, Ost-, Süd-, Westrand, Mittelbereich) innerhalb der großen Befallsflächen zu erkennen? *Kapitel 5*

- V. Welchen Einfluss üben Flächenräumung und unterstützende Pflanzung im Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung auf Verjüngung und Artenvielfalt im beginnenden frühsukzessionalen Stadium aus? *Kapitel 5*

Die Fragen IV und V stellen lediglich Teilaspekte der Gesamtstudie dar, die aufgrund der örtlichen Begebenheiten (Vorhandensein nur einzelner vergleichbarer Befallsflächen im Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung und nur weniger Befallsflächen > 1 ha) mit deutlich geringerer Gewichtung untersucht wurden. Die Ergebnisse ermöglichen daher nur einen kleinen Einblick aber keine abschließende Bewertung der beiden Fragestellungen.

Im Detail werden folgende Hypothesen innerhalb der drei Hauptkapitel überprüft:

Standortveränderungen und Verjüngungsdynamik – Kapitel 2

Die Standortbedingungen werden durch den Borkenkäferbefall erheblich verändert, verhindern jedoch nicht den natürlichen Verjüngungsprozess

Der Jungwuchs wird überwiegend aus Vorausverjüngung bestehen. Nach dem Störungsereignis keimender Jungwuchs ist auf spezielle Mikrohabitate beschränkt.

Das durch den Borkenkäferbefall ausgelöste Absterben der Fichtenaltbestände verändert die Baumartenzusammensetzung und die Bestandesstrukturen von strukturell homogenen reinen Fichtenbeständen in Richtung naturnäherer, stärker strukturierter Mischbestände.

Entwicklung der Alpha-Diversität der untersuchten Artengruppen – Kapitel 3

Durch den Borkenkäferbefall und das Absterben der Fichtenaltbestände ausgelöste Veränderungen von struktureller Heterogenität und Artenvielfalt verschiedener funktioneller Gruppen von Pflanzen, Tieren und Pilzen führen im beginnenden frühsukzessionalen Stadium zu größter Diversität, gehen aber in den darauffolgenden zwei Jahrzehnten durch Kronenschluss des Jungwuchses wieder zurück (*closed-canopy pathway*). Die Alternativ-Hypothese geht davon aus, dass bei längerfristig unterbleibendem Kronenschluss des Jungwuchses strukturelle Heterogenität und Artenvielfalt über mehrere Jahrzehnte erhöht bleiben (*open-canopy pathway*).

Entwicklung der Beta-Diversität von Struktur und Artenzusammensetzung – Kapitel 4

Das durch den Borkenkäferbefall ausgelöste Absterben der Fichtenaltbestände wird im beginnenden frühsukzessionalen Stadium auf lokaler und regionaler Ebene zu einer Heterogenisierung der Bestandesstrukturen und zu erhöhter Beta-Diversität der Artengemeinschaften und deren phylogenetischer und funktioneller Ausstattung führen. Diese erhöhte Beta-Diversität der Strukturen und Artengemeinschaften wird sich auch im Verlauf der Sukzession bis zum fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium halten und damit die von

Donato et al. (2012) formulierte These der heterogenen Sukzessionsdynamik nach natürlichen Störungen (*homologous precocity pathway*) unterstützen und die Bedeutung dieser Stadien für den Erhalt der Biodiversität verdeutlichen. Zusätzlich wird eine erhöhte Gamma-Diversität bei Betrachtung aller drei Sukzessionsstadien erwartet, die in den unbewirtschafteten Wäldern des Nationalparks nicht nur eine zeitliche Dynamik, sondern auch ein räumliches Mosaik auf Landschaftsebene darstellen.

Ökologische Grundlagen

Die Literatur über den Einfluss natürlicher Störungen auf Wälder der gemäßigten Zone und über methodische Ansätze zur Erfassung von Biodiversität ist zahlreich und vielfältig und in Lehrbüchern und Reviews bereits mehrfach zusammengestellt und aufbereitet (z.B. Whittaker 1972, Sousa 1984, Attiwill 1994, Bengtsson et al. 2000, Whittaker et al. 2001, Gotelli und Colwell 2001, Schelhaas et al. 2003, Magurran 2004, Leyer und Wesche 2007, Turner 2010). Diese kurze Einführung soll lediglich dem ökologischen Grundverständnis für die nachfolgenden Methoden und Ergebnisse dieser Studie dienen.

Störungsdynamik in Wäldern der gemäßigten Zonen

Waldökosysteme sind dynamische Systeme, deren Artengemeinschaften und Strukturen einem steten Wandel unterworfen sind (Sousa 1984). Die Dynamik ergibt sich durch eine Vielzahl an Prozessen in verschiedensten zeitlichen und räumlichen Maßstäben und reicht von kleinräumigen Konkurrenzverhältnissen bis hin zu klimatischen Veränderungen im Laufe vergangener Jahrtausende (Kraus et al. 2013). Störungen, wie Feuer, Stürme, Fluten, Insekten- oder Pilzbefall, gelten mit als wesentlichste Faktoren für die Dynamik von Waldökosystemen (Turner et al. 2003). Störungen – unabhängig davon, ob diese anthropogen verursacht oder natürlich sind – werden dabei als *„einzelne, zeitlich abgrenzbare Ereignisse, die in ein Ökosystem, die Biozönose oder die Populationsstruktur eingreifen und die Ressourcen, die Substratverfügbarkeit oder das abiotische Umfeld verändern“* definiert (White und Pickett 1985). Störung ist damit in ihrem ökologischen Verständnis, im Gegensatz zu Schädigung oder Kalamität, ein wertneutraler Begriff und wird in dieser Studie in diesem ökologischen Sinne verwendet.

Es gibt verschiedene Ansätze, um Störungen in Wäldern zu klassifizieren (Sousa 1984). Roberts (2004) beschreibt drei Klassen natürlicher Störungen, wobei die Erste, zu der Insektenbefall und Stürme zu rechnen sind, vorwiegend den Kronenraum beeinflusst, die Zweite (u.a. Bodenfeuer und Pflanzenfresser) primär Einfluss auf die untere Bestandesschicht (*understory*) bzw. Bodenvegetation nimmt und die Dritte durch starke Veränderung des gesamten Waldbodens, z.B. durch Hangrutsch, Erosion oder heiße (Kronen-)Feuer, Einfluss auf alle drei Komponenten eines Bestandes ausübt (Abb. 1.1). Darüber hinaus kann es durch Kombination oder zeitliche Abfolge mehrerer Störungen zu kumulativen Effekten kommen (Frelich 2002, Turner et al. 2003). Insektenbefall, wie der Befall durch den Großen Buchdrucker, führt durch das Absterben des Hauptbestandes primär zu Veränderungen im Kronenraum (Abb. 1.1). Durch die Störung selbst kommt es kaum zu einer direkten Störung der Bodenvegetation oder des Waldbodens, auch wenn der indirekte Effekt auf die Bodenvegetation, z.B. durch verstärkte Strahlung am Waldboden, erheblich sein kann (Swanson et al. 2014).

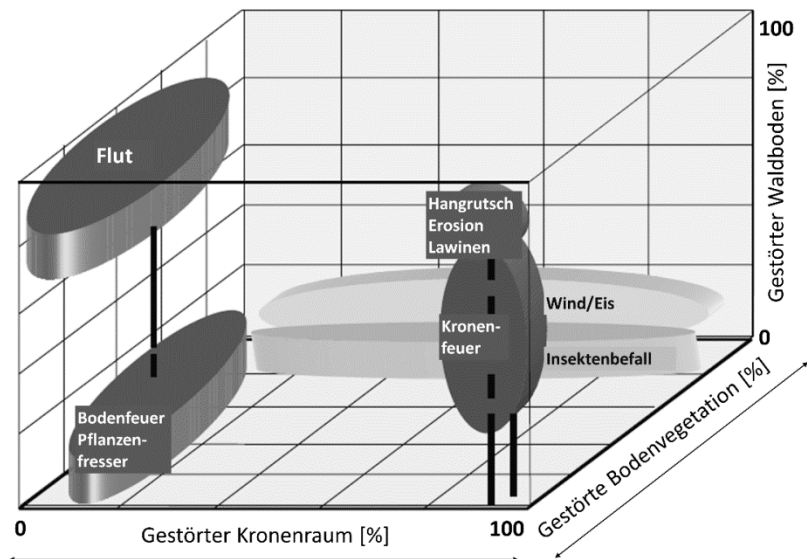


Abb. 1.1 Modelkonzept des Störungseinflusses auf die drei vertikalen Ebenen von Waldökosystemen: Kronenraum, Bodenvegetation und Waldboden. Die Polygone kennzeichnen den direkten Einflussbereich der häufigsten Störungsarten auf die drei Ebenen (nach Roberts 2004).

Fig. 1.1 Conceptual model describing disturbance severity and its impact on the three major vertical layers of forest ecosystem (forest canopy, understory vegetation, forest floor and soil). Polygons represent the ranges in conditions created by the common types of natural disturbances (following Roberts 2004).

Um den Einfluss von Störungen auf Waldökosysteme zu analysieren ist es darum sinnvoll zwischen unmittelbaren, direkten und nachfolgenden Effekten zu differenzieren (Halpern und Spies 1995). Unmittelbare Veränderungen beinhalten beispielsweise die direkte Schädigung existierender Arten, den temporären Verlust der Pflanzendecke, Veränderungen der Mikrotopographie durch Wurzelteller, Veränderungen des Mikroklimas, und das Entstehen von Totholzsubstraten (Abb. 1.2). Nachfolgende Effekte sind meist Teil der Sukzessionsdynamik und wirken indirekt durch Veränderung der Bestandesstruktur (Baumartenzusammensetzung, Bestandesdichte und räumliche Verteilung der Bestandesglieder) und Auswirkungen der Bestandesstruktur auf Parameter wie Bodenstreu, Zersetzungsgrad der Totholzobjekte und Verfügbarkeit von Samen bzw. Sporen. Bei stark gestörten Beständen bestimmt die Flächenausdehnung, ob die Wiederbesiedlung der Störungsfläche durch Ausbreitung der die Störung überdauerter Bestandesglieder (*legacies*) stattfindet, oder ob die Einwanderung aus ungestörten Nachbarflächen dominiert (Turner 2010). Störungsart, -intensität, -ausdehnung und -häufigkeit beeinflussen damit, neben anderen wesentlichen Parametern, wie dem Artenpool einer Region (Ewald 2002), die Artenzusammensetzung eines Waldökosystems (Abb. 1.2, Roberts 2004). Während sich sehr seltene und sehr häufige Störereignisse dabei kaum diversitätssteigernd auswirken, führen mäßig starke Störungen in regelmäßiger Wiederkehr meist zu einer Steigerung der Arten- und Strukturvielfalt (Scherzinger 1996).



Abb. 1.2 Einflussparameter natürlicher Störungen auf die Artenzusammensetzung von Wäldern (nach Roberts 2004).

Fig. 1.2 Parameters of natural disturbances affecting species composition of forests (following Roberts 2004).

Erfassung von Biodiversität

Nach der Biodiversitäts-Konvention von 1992 (*Convention on Biological Diversity, CBD*) bezeichnet Biologische Diversität „die Variabilität unter lebenden Organismen jeglicher Herkunft, darunter unter anderem Land-, Meeres- und sonstige aquatische Ökosysteme und die ökologischen Komplexe, zu denen sie gehören. Sie umfasst die Vielfalt innerhalb von Arten [genetische Vielfalt], zwischen den Arten, sowie die Vielfalt der Ökosysteme“ (United Nations 1992). Die Bezeichnung *Biodiversität* ist eine auf Rosen (1985) zurückgehende Wortkreation mit identischer Bedeutung zu biologischer Diversität bzw. Vielfalt (Magurran 2004).

Es ist so gut wie ausgeschlossen, die Artenvielfalt eines Gebietes fehlerfrei zu ermitteln, da die beobachteten Arten fast immer nur einen Teilausschnitt der gesamten Artengemeinschaft eines Gebietes darstellen (Gotelli und Colwell 2001). Allein für den Aspekt der Vielfalt zwischen Arten, nachfolgend Artenvielfalt genannt, besteht darum eine schier unüberschaubare Vielzahl verschiedener Messgrößen, Indizes und Modelle im Bestreben sich der Ermittlung der tatsächlichen Artenvielfalt anzunähern (Ricotta 2005). Eine Anzahl beobachteter Arten einer Artengemeinschaft kann je nach Größe, zu der sie in Bezug gesetzt wird – der Beobachtungsfläche, dem Beobachtungszeitraum, der Anzahl an Individuen – zu unterschiedlichen Ergebnissen führen (Gotelli und Colwell 2001). Werden Artenzahlen in Bezug zu einer Anzahl an Individuen angegeben, spricht man von Artenreichtum (*species richness*), betrachtet man Artenzahlen in Bezug zu einer Flächengröße oder –einheit, spricht man von Artendichten (*species density*, Magurran 2004). Da in

dieser Studie identische Bezugseinheiten für den Vergleich zwischen verschiedenen Sukzessionsstadien zu Grunde liegen – 500 m² große Probeflächen für Gefäßpflanzen und totholzbesiedelnde Pilze bzw. baugleiche Fallensysteme für Arthropoden und Mollusken – wird in dieser Studie hauptsächlich die Messgröße der Artendichten verwendet. Als reine Artenzahl ist diese, im Gegensatz zum mathematischen berechneten Artenreichtum, intuitiv verständlich.

Zusätzlich kann durch die Evenness der Grad der Gleichverteilung von Individuen auf die Arten in einer Lebensgemeinschaft angegeben werden (Gotelli und Colwell 2001). Zahlreiche Indizes und Modelle kombinieren Artendichte/Artenreichtum und Evenness durch mathematische Formeln; die bekanntesten Beispiele sind Shannon und Simpson-Index (Magurran 2004). Die Erkenntnis, dass nicht allein das Wissen um taxonomische Artenzahlen relevant für das Verständnis von Funktionalität oder Anpassungsfähigkeit eines Ökosystems sein kann, erweiterte den Ansatz der Artenvielfalt in den letzten Jahrzehnten verstärkt um Methoden zur Ermittlung phylogenetischer und funktioneller Diversität (Magurran 2004). Phylogenetische Vielfalt misst dabei die Variation innerhalb der Taxonomie (des Stammbaums) der Artengemeinschaften, während funktionelle Diversität meist als Heterogenität innerhalb eines aus Merkmalswerten der Arten (z.B. Größe, Ausbreitungsmechanismus, Ernährungstyp) konstruierten Dendrogramms berechnet wird, und ein aussagekräftiges Instrument zur Verdeutlichung der Konsequenzen von Artaussterbeprozessen auf Ebene der Ökosystemfunktionen darstellt (Magurran 2004).

Whittaker (1972) entwickelte erstmals ein differenziertes System zur Klassifizierung der Biodiversität in unterschiedliche Maßstabsebenen und führte die Bezeichnungen Punkt- und Pattern-, Alpha-, Beta-, Gamma-, Delta- und Epsilon-Diversität ein (Tabelle 1.1). Dabei dient die Alpha-Diversität als Begriff für die Artenvielfalt innerhalb eines Habitats. Die Gamma-Diversität ergibt sich aus der Summe der Alpha-Diversität innerhalb einer größeren Raumeinheit und kennzeichnet die gesamte Vielfalt einer Landschaft. Im Gegensatz zum Zustandsmaß der Alpha- oder Gamma-Diversität ergibt sich die Beta-Diversität als ein Vergleichsmaß zwischen Habitaten. Mehrere Habitate können jeweils durch eine hohe Artenvielfalt (Alpha-Diversität) geprägt sein, sich in ihrer Artengemeinschaft untereinander aber kaum unterscheiden und damit eine geringe Beta-Diversität aufweisen. Beta-Diversität ist dimensionslos und wird über (Un-)Ähnlichkeitswerte ausgedrückt (Magurran 2004). Sie gibt Aufschluss über den Artenwechsel zwischen verschiedenen Habitaten (Whittaker 1972) und ermöglicht damit z.B. die Untersuchung der Heterogenität von Artengemeinschaften in verschiedenen Sukzessionsstadien auf Landschaftsebene. Alpha-, Beta- und Gamma-Diversität sind die gebräuchlichsten Werte innerhalb der Klassifizierung von Whittaker und werden auch in dieser Studie wiederholt verwendet. Die genaue Berechnung der einzelnen Biodiversitätsmaße wird in der jeweiligen Methodik der Ergebniskapitel erläutert.

Tabelle 1.1 Kategorien der Diversität in Abhängigkeit des Erhebungsmaßstabs (Magurran 2004 nach Whittaker 1972).

Table 1.1 Categories of diversity as a function of surveying scale (Magurran 2004 following Whittaker 1972).

Maßstab	Aufnahme-Diversität	Differenzierungs-Diversität
Innerhalb Stichprobe	Punkt-Diversität	
Zwischen Stichproben, innerhalb Habitat		Pattern-Diversität
Innerhalb Habitat	Alpha-Diversität	
Zwischen Habitaten, innerhalb Landschaft		Beta-Diversität
Innerhalb Landschaft	Gamma-Diversität	
Zwischen Landschaften		Delta-Diversität
Innerhalb biogeographischer Region	Epsilon-Diversität	

Untersuchungsgebiet Nationalpark Berchtesgaden

Der Naturraum und die forstgeschichtlichen Hintergründe des Nationalparks Berchtesgaden wurden bereits ausführlich in der Literatur beschrieben (z.B. Knott et al. 1988, Spandau 1988, Kral und Rall 1990, Konnert und Siegrist 2000). Die folgende Einführung in das Untersuchungsgebiet beschränkt sich daher auf Informationen, die für das Verständnis dieser Studie unmittelbar relevant sind. Bei tiefergehendem Interesse am Gebiet sei an den *Nationalparkplan* und die darin genannte Literatur verwiesen (Nationalpark Berchtesgaden 2001).

Der *Nationalpark Berchtesgaden* wurde 1978 gegründet und erweiterte damit den 1910 ausgewiesenen *Pflanzenschonbezirk Berchtesgadener Alpen* und das 1921 verankerte *Naturschutzgebiet Königssee* (Nationalpark Berchtesgaden 2001). Das Nationalparkgebiet umfasst 20.808 ha von der submontanen bis zur alpinen Stufe und liegt, ca. 30 km südlich von Salzburg, im südöstlichsten Teil Deutschlands (Abb. 1.3).



Abb. 1.3 Lage des Nationalparks Berchtesgaden im südöstlichsten Teil Deutschlands.

Fig. 1.3 Location of the Berchtesgaden National Park in south-eastern Germany.

Klimatisch liegt der Nationalpark Berchtesgaden im Übergangsbereich von atlantischer zu kontinentaler Prägung (Nationalparkverwaltung Berchtesgaden 2003). Die Jahresmitteltemperatur variiert je nach Höhenlage zwischen +7 °C und -2 °C, der mittlere Jahresniederschlag liegt zwischen 1.500 und 2.600 mm (Referenzperiode 2001-2010, Kraller et al. 2012). Die durchschnittliche Schneedeckendauer steigt von etwa 110 Tagen in den Tälern, auf 200 Tage auf 1.500 m ü. NN und auf 270 Tage auf 2.000 m ü. NN an (Nationalpark Berchtesgaden 2001).

Geologisch wird das Gebiet im Wesentlichen durch Sedimentgesteine der Trias bestimmt. Landschaftsprägend sind *Dachsteinkalk* und *Ramsaudolomit*, wobei der überwiegend aus Calciumkarbonat (CaCO_3) bestehende Dachsteinkalk durch Lösungsverwitterung wenig zur Bodenbildung beiträgt und der vorwiegend aus Calcium-Magnesium-Karbonat ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) aufgebaute Ramsaudolomit durch physikalische Verwitterung schuttbildend in Erscheinung tritt (Kolb 2013). Vereinzelt treten *Mergelschichten* an die Oberfläche, die durch ihren höheren Tonanteil leichter verwittern und sich meist zu tiefgründigeren und fruchtbareren Böden entwickeln. Sehr

selten finden sich Standorte mit sauer verwitternden *Kieselgesteinen* (Kolb 2013). Die häufigsten Bodentypen sind *Rendzinen* mit mittleren und flachgründigen Horizonten, *Tangel-Felshumusböden*, mit organischen Humusauflagen von > 15 cm - 35 cm besonders in höheren Lagen und an steilen Hängen, und verschiedene Formen der *Braunerde* in den tieferen Lagen (Kolb 2013).

Etwa 10.000 ha, d.h. ~48 %, der Nationalparkfläche sind von Wald bestockt. (Nationalpark Berchtesgaden 2001). Die potentielle natürliche Vegetation entspricht submontan Buchenwäldern mit Beimischungen von Edellaubhölzern, montan und hochmontan Bergmischwäldern aus Europäischer Buche, Gemeiner Fichte und Weißtanne und subalpin Hochlagenwäldern mit Gemeiner Fichte, Europäischer Lärche (*Larix decidua* Mill.) und Zirbe (*Pinus cembra* L.). Etwa ein Viertel der Waldfläche nimmt subalpin und schuttbesiedelnd die Bergkiefer (*Pinus mugo* Turra) ein (Köstler und Mayer 1974). Jahrhunderte intensivster Holznutzung für die Salinenindustrie haben die natürlichen Wälder jedoch stark überprägt. Durch bessere Flößeigenschaften und gleichmäßigeres Brennverhalten der Gemeinen Fichte bei gleichzeitig geringerer Verbissbelastung durch Wild- und Nutztiere führte der menschliche Einfluss in erreichbaren Lagen überwiegend zu reinen Fichtenbeständen (Knott et al. 1988, Konnert und Siegrist 2000). Durch jahrhundertelange Holznutzung kam es durch Nährstoffentzug und Kahlschlagswirtschaft zu einer deutlichen Reduktion der Humusauflagen in den Waldbeständen und damit, besonders auf den Tangel-Felshumusböden, zu reduzierter Nährstoffverfügbarkeit und Wüchsigkeit (Bochter et al. 1981, Knott et al. 1988, Christophel et al. 2013, Prietzel und Christophel 2014). Zusätzlich reduzierten die hohen Schalenwildbestände, besonders seit Einrichtung des Hofjagdbezirkes 1810, über knapp zwei Jahrhunderte erheblich die natürliche Regenerationsfähigkeit der Waldbestände im Nationalparkgebiet (Knott et al. 1988).

Um den verschiedenen Ansprüchen an den Nationalpark – Schutz der Naturgüter, Erhalt der Kulturlandschaft, Förderung von Forschung, Umweltbildung und Erholung – gemäß der Nationalparkverordnung (Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen 1987) gerecht zu werden, ist die Nationalparkfläche in folgende Managementzonen unterteilt (Abb. 1.4):

Permanente Pflegezone: 23,5 % Flächenanteil = 4.884 ha, davon 3.400 ha Waldfläche

Vorrangiges Ziel in der permanenten Pflegezone ist die Pflege der Kulturlandschaft, insbesondere durch den Erhalt der Almwirtschaft. Auch Bereiche, die stark durch die Erholungsnutzung frequentiert werden, wie Königssee und St. Bartholomä, liegen innerhalb der permanenten Pflegezone. Die Waldflächen der permanenten Pflegezone werden mehrheitlich durch folgende Maßnahmenbereiche abgedeckt:

Der **Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung** liegt mit 1.911 ha vollständig innerhalb der permanenten Pflegezone am Randbereich des Nationalparks. Nur hier finden Maßnahmen der Borkenkäferbekämpfung zum Schutz angrenzender Wirtschaftswälder durch Entnahme oder Entrindung befallener Bäume statt.

Der **Maßnahmenbereich Waldpflege** überschneidet sich auf großer Fläche mit dem Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung und liegt mit 2.130 ha ebenfalls vollständig in der permanenten Pflegezone. Hier finden Maßnahmen zur Wiederherstellung standortheimischer Waldgesellschaften statt, z.B. durch Einbringen von Jungpflanzen der Europäischen Buche und der Weißtanne in den sekundären Fichtenwäldern der tieferen Lagen nach femelartiger Durchforstung oder Borkenkäferbefall.

Temporäre Pflegezone: 9,9 % Flächenanteil = 2.064 ha, davon 1.618 ha Waldfläche

In der temporären Pflegezone wurden, zeitlich begrenzt, ausschließlich Maßnahmen zur Wildbestandsregulierung von Rotwild (*Cervus elaphus* L.), Rehwild (*Capreolus capreolus* L.) und Gamswild (*Rupicapra rupicapra* L.) durchgeführt. Seit 2014 hat die Nationalparkverwaltung die Wildbestandsregulierung in der temporären Pflegezone versuchsweise eingestellt. Mittelfristig sollen diese Bereiche zur Kernzone übergehen.

Kernzone: 66,6 % Flächenanteil = 13.860 ha, davon 5.058 ha Waldfläche

Mit Ausnahme von Erholungsnutzung und vereinzelt Aktivitäten von Bundeswehr und Bundespolizei finden in der Kernzone keine Nutzungen statt.

Im Anschluss an die Winterstürme *Vivian* und *Wiebke* im Februar 1990 (mit, nach eigenen CIR-Auswertungen, ca. 140 ha Windwurffläche), kam es im Gebiet erstmals seit Gründung des Nationalparks zu großflächigerem Befall durch Borkenkäfer (besonders durch *Ips typographus*, Nationalpark Berchtesgaden 2001). Nur im *Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung* am Randbereich des Nationalparks wurden zum Schutz des angrenzenden Wirtschaftswalds befallene Fichten geräumt oder entrindet. Außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung, auf ca. 8.000 ha Waldfläche unterblieben derartige Eingriffe. Ende der 1990er Jahre ging der jährliche Neubefall durch Borkenkäfer auch außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung natürlicherweise zurück. Erst nach dem Wintersturm *Kyrill* im Februar 2007 und dem 2008 nachfolgenden Sturm *Emma* (mit insgesamt ca. 100 ha Windwurffläche) kam es erneut zu großflächigem Borkenkäferbefall. In Fischunkel am Obersee und auf dem Hochplateau der Regenalm, südöstlich des Königssees vergrößerte ein Föhnsturm im November 2010 die Windwurfflächen um weitere etwa 30 ha. Während der Schwerpunkt des Windwurfs, und damit auch des darauffolgenden Borkenkäferbefalls, in den 1990er Jahren in montaner und hochmontaner Höhenstufe zu finden war

und die Befallsflächen nur sehr vereinzelt Größen von einem Hektar überschritten, lagen die Windwurfflächen von 2007, 2008 und 2010 in allen Höhenlagen. Damit breitete sich der Borkenkäferbefall nach 2007 bis in die subalpine Höhenstufe aus und erreichte in mehreren Fällen Dimensionen von mehreren Hektar Befallsfläche (Winter und Becker 2015).

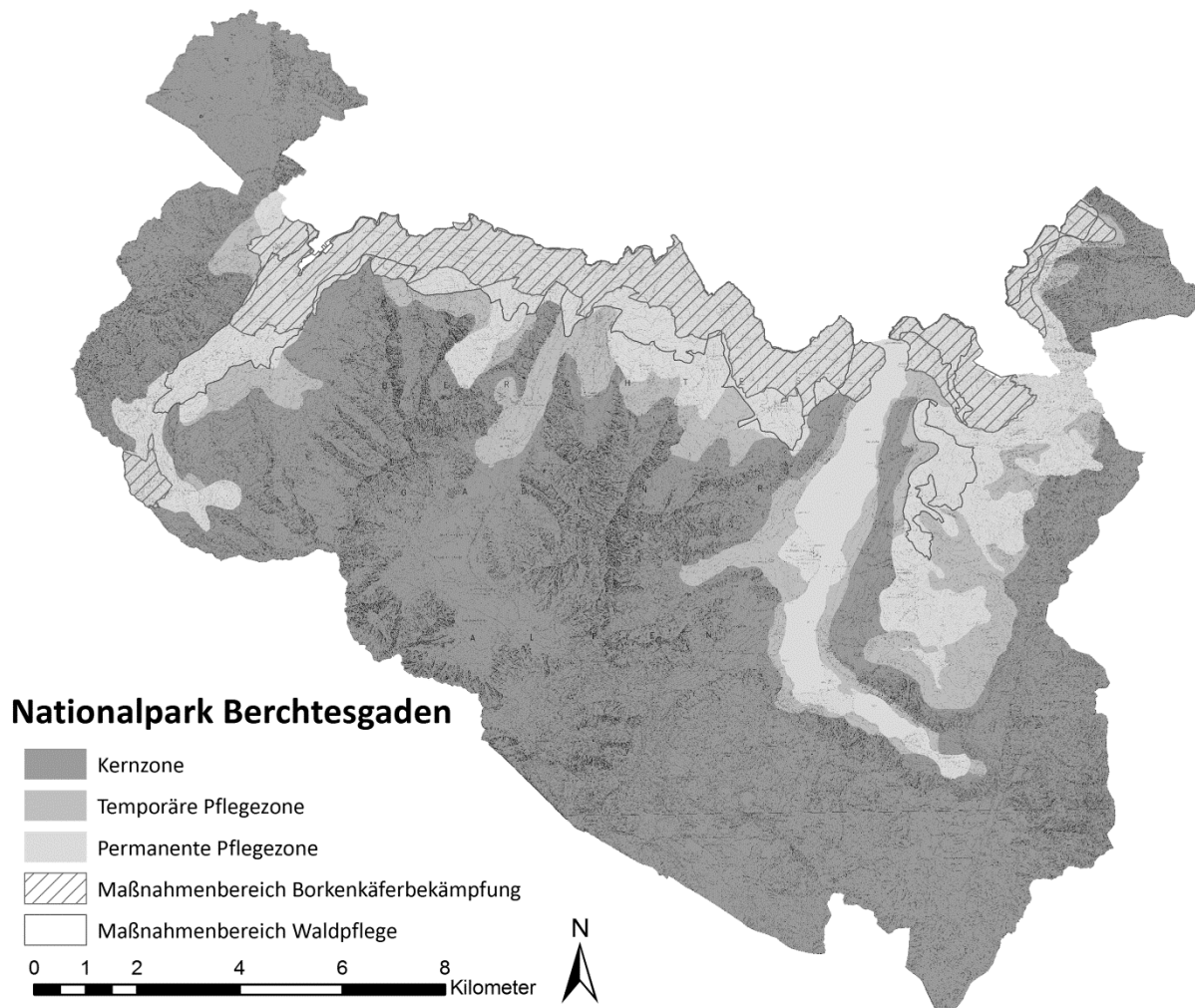


Abb. 1.4 Zonierung des Nationalparks Berchtesgaden (verändert nach Nationalpark Berchtesgaden 2001).

Fig. 1.4 Zonation of the Berchtesgaden National Park (modified following Nationalpark Berchtesgaden 2001).

Untersuchungsdesign

Konzept der unechten Zeitreihe

Das Absterben der sekundären Fichtenwälder durch Borkenkäferbefall wird die künftige Waldentwicklung über mehrere Baumgenerationen hinweg prägen (Kupferschmid 2003). Um langfristige Entwicklungen verstehen zu können, benötigt es langfristige Beobachtungszeiträume (Gadow 2003). Fundierte Aussagen liefern echte Zeitreihen (*time series*), d.h. stichprobenbasierte Messreihen von Beständen, deren Zustand periodisch immer wieder erhoben wird, um deren Entwicklung zu untersuchen und zu dokumentieren. Diese Methodik bedingt jedoch die Notwendigkeit von wenigstens zwei Aufnahmen zu verschiedenen Zeitpunkten, um eine Aussage über die Entwicklung treffen zu können. Da aus dem Zeitraum des ersten großflächigeren Borkenkäferbefalls im Nationalpark in den 1990er Jahren keine Informationen zu den damaligen Bestandesbedingungen vorlagen, basiert diese Studie auf dem Konzept einer unechten Zeitreihe (*chronosequence*). Bei dem Konzept einer unechten Zeitreihe werden zu einem Zeitpunkt verschiedene Entwicklungsstadien aufgenommen, die sich aus einem vergleichbaren Ausgangszustand heraus entwickelt haben und im Laufe der Entwicklung vergleichbaren Einflussgrößen unterlagen (Gadow 2003). Dies bedeutet in dieser Studie, dass auf vergleichbaren Standorten stichprobenbasiert Bestände ausgewählt wurden, die sich zum Zeitpunkt der Aufnahmen 2012 und 2013 in unterschiedlichen Entwicklungsstadien vor bzw. nach Borkenkäferbefall befanden. Die Charakterisierung der Standorte beinhaltete digital vorliegende Informationen zu Höhenlage, Exposition, Bodentyp und potentiell natürlicher Vegetation (Nationalpark Berchtesgaden 2001).

Die ausgewählten Entwicklungsstadien waren:

Fichtenaltbestände (*mature spruce stands*): Lebende, weitgehend reine, sekundäre Fichtenaltbestände, die potentiell von Borkenkäfern befallbar sind. D.h., Fichtenbestände, die auf einer Fläche von 0,05 ha mindestens fünf Fichten mit einem Alter > 80 Jahre aufwiesen.

Beginnendes frühsukzessionales Stadium (*initial early-seral stage*): Durch Borkenkäferbefall im Nachgang an Kyrill (2007) abgestorbene Fichtenaltbestände, die sich zum Zeitpunkt der Aufnahmen 1 bis 5 Jahre nach Absterben des Bestandes am Beginn der Sukzession befanden. Dieses Stadium wird im Folgenden zur vereinfachten Lesbarkeit *beginnende Sukzession* genannt.

Fortgeschrittenes frühsukzessionales Stadium (*advanced early-seral stage*): Durch Borkenkäferbefall im Nachgang an Vivian/Wiebke (1990) abgestorbene Fichtenaltbestände,

die sich zum Zeitpunkt der Aufnahmen 17-25 Jahre nach Absterben des Bestandes bereits in einem fortgeschrittenen Sukzessionsstadium befanden. Dieses Stadium wird im Folgenden zur vereinfachten Lesbarkeit *fortschreitende Sukzession* genannt.

In Anbetracht der langen Zeit, die der Borkenkäferbefall die Bestände in ihrer weiteren Entwicklung voraussichtlich prägen wird, sind die untersuchten knapp 30 Jahre ein kurzes Zeitfenster. Bestände mit länger als 25 Jahre zurückliegendem Borkenkäferbefall waren vereinzelt im Gebiet zu finden, aber nicht in ausreichender Menge, um daraus verlässliche Ergebnisse ableiten zu können. Vom Ausgangszustand der unbefallenen Fichtenaltbestände, bis zum vereinzelt bereits stattfindenden Kronenschluss im Jungwuchs deckt diese Studie dennoch einen wesentlichen Zeitraum für das Verständnis künftiger Entwicklung und relevanter Einflussgrößen nach dem Störungsereignis ab. Die im Rahmen dieser Studie erhobenen Probeflächen sind darüber hinaus als Dauerprobeflächen angelegt und werden durch künftige Aufnahmen und dem dadurch entstehenden Gewinn echter Zeitreihen neue und erweiterte Auswertungsmöglichkeiten bieten.

Für die Forschungsfragen I bis III wurden *außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäfer* in montaner (ca. 700-1.200 m ü. NN), hochmontaner (ca. 1.200-1.400 m ü. NN) und subalpiner Lage (ca. 1.400-1.800 m ü. NN), sonnseitig (112,5°-292,5°) und schattseitig (292,5°-112,5°), je sechs Probeflächen je Variante angelegt. Der Borkenkäferbefall in den 1990er Jahre fand schwerpunktmäßig in tieferen Höhenstufen statt und führte überwiegend zu Befallsflächen mit weniger als einem Hektar Flächenausdehnung. Aus diesem Grund konnten keine Flächen der fortschreitenden Sukzession in der subalpinen Lage erfasst werden. Zudem wurden zur Vergleichbarkeit der Ergebnisse sämtliche Probeflächen der beginnenden und fortschreitenden Sukzession in Befallsflächen mit maximal einem Hektar Flächenausdehnung angelegt. Insgesamt wurden zur Bearbeitung von Fragestellung I bis III 96 Probeflächen erfasst (Abb. 1.5, weißer Hintergrund).

Im Nachgang an *Kyrill* erreichte der Borkenkäferbefall in einigen Fällen Dimensionen von mehreren Hektar Befallsfläche im Nationalpark. Da sich bei zunehmender Größe der Störungsflächen deutliche Veränderungen der bestandesklimatischen Bedingungen, des Samenangebots, des Humusabbaus und des physikalischen Gefährdungspotentials des Jungwuchses (z.B. durch steigendes Risiko durch Schneegleiten, Lawinen und Steinschlag) erwarten lassen (Dorren et al. 2004, Roberts 2004), wurden *außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung* zusätzlich in drei Gebieten des Nationalparks jeweils zwei Borkenkäfer-Befallsflächen > 1 ha Flächenausdehnung der beginnenden Sukzession in schattseitiger montan/hochmontaner und subalpiner Lage ausgewählt. Innerhalb dieser Borkenkäfer-Befallsflächen wurde anhand eines Stichprobenrasters und stratifizierter Zufallsauswahl jeweils eine Probefläche am Nord-, Ost-, Süd- und Westrand der Befallsfläche und je

nach Flächenausdehnung mehrere Probeflächen im Mittelbereich der Befallsfläche angelegt. Das Stichprobenraster entsprach mit 25,24 x 25,24 m dem Durchmesser der Probekreise. Eine Probefläche repräsentierte dabei 0,4 ha Befallsfläche. Insgesamt wurden damit auf 6 Befallsflächen 38 Probeflächen angelegt (Abb. 1.5, dunkelgrauer Hintergrund). Diese Teiluntersuchung wurde schwerpunktmäßig im Rahmen von zwei Bachelorarbeiten der Hochschule Weihenstephan-Triesdorf von Karin Beer und Tobias Wiepcke durchgeführt (Beer und Wiepcke 2014). Zur Auswertung wurden neben den 38 Probeflächen in den großen Befallsflächen, die vergleichbaren Probeflächen in den kleinen Befallsflächen herangezogen, d.h. jene in der beginnenden Sukzession in montaner, hochmontaner und subalpiner, schattseitiger Lage.

Innerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung erfolgt zum Schutz angrenzender Wirtschaftswälder die vollständige Räumung oder Entrindung des von Borkenkäfern befallenen Fichtenholzes mit anschließender unterstützender Pflanzung von Europäischer Buche und Weißtanne (Nationalpark Berchtesgaden 2001). Als Nebenaspekt dieser Studie wurde der Einfluss des Managements auf die Jungwuchsdichten, auf Baumartenzusammensetzung und Artenvielfalt durch Vergleich von Flächen außerhalb und innerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung untersucht. Aufgrund des räumlichen Schwerpunktes des Maßnahmenbereichs bezieht sich diese Untersuchung nur auf schattseitige montane Lagen der beginnenden Sukzession. Zur Untersuchung von Fragestellung V (Einfluss der Flächenräumung) wurden daher zusätzlich *innerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung* in montaner schattseitiger Lage sechs Probeflächen der beginnenden Sukzession eingerichtet (Abb. 1.5, hellgrauer Hintergrund).

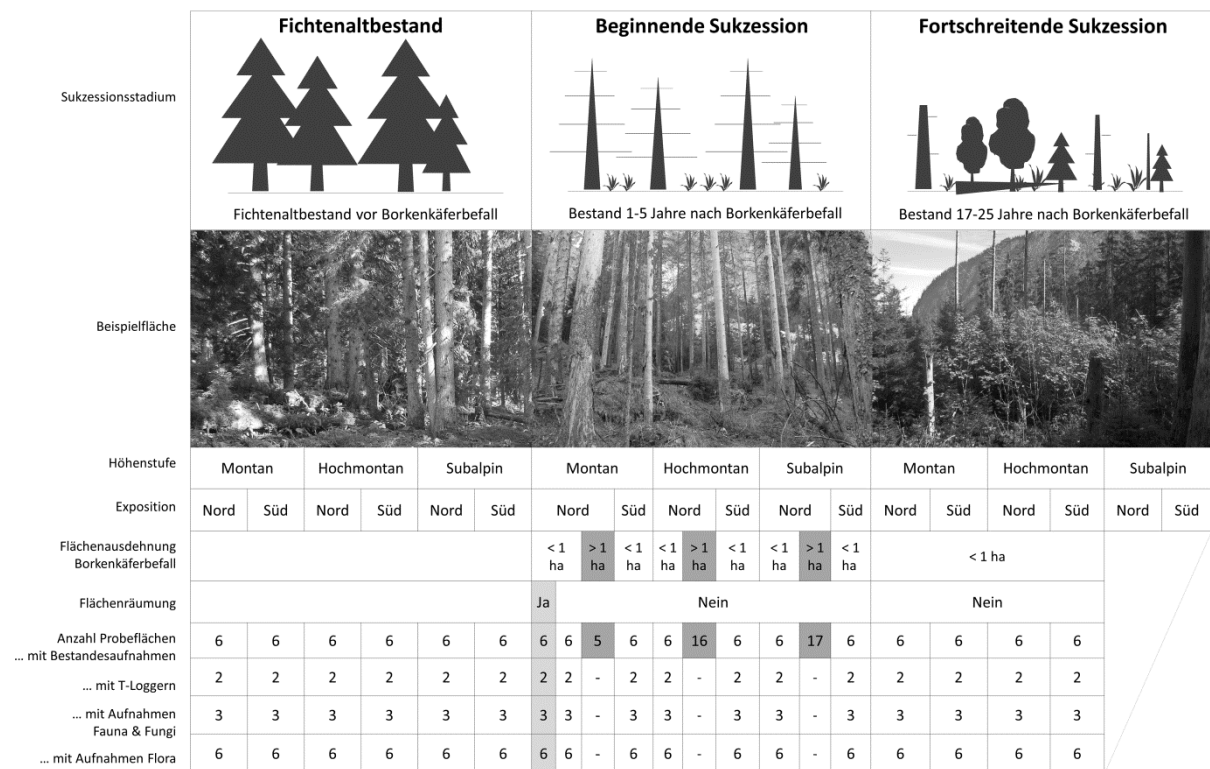


Abb. 1.5 Konzept der unechten Zeitreihe und des Untersuchungsdesigns. Die grau hinterlegten Flächen kennzeichnen die zusätzlich für Fragestellung IV (Einfluss der Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls, dunkelgrau) und V (Einfluss der Flächenräumung, hellgrau) angelegten Probeflächen.

Fig. 1.5 Concept of chronosequence and study design. Colored cells mark study plots installed for research question IV (Effect of gap size, dark grey) and V (Effect of salvage logging, light grey).

Die Auswahl der einzelnen Probeflächen erfolgte anhand von CIR-Luftbildern des Nationalparkgebiets der Jahre 1990, 1997, 2009 und 2012, auf denen die durch Borkenkäferbefall abgestorbenen stehenden Bestände der beiden Befallszeiträume geographisch lokalisiert werden konnten. Die Auswahl wurde im Gelände verifiziert. Für die Stadien der beginnenden und fortschreitenden Sukzession, mit 90-100 % Mortalität des Hauptbestandes, wurden die Probeflächen jeweils in der geographischen Mitte der Störungsflächen eingerichtet. Probeflächen der Fichtenaltbestände wurden vorrangig auf dem Stichprobenraster (100 x 200 m) der nationalparkinternen Waldinventur (Konnert und Siegrist 2000) angelegt. Wo in Einzelfällen keine der Definition entsprechenden Fichtenaltbestände auf dem Stichprobenraster in der Nähe der Störungsflächen zu finden waren, wurden die Probeflächen unabhängig vom Stichprobenraster der Waldinventur in entsprechende nahegelegene und standörtlich vergleichbare Fichtenaltbestände gelegt. Die Probeflächen verteilten sich über die gesamte fichtendominierte Fläche des Nationalparks (Abb. 1.6).

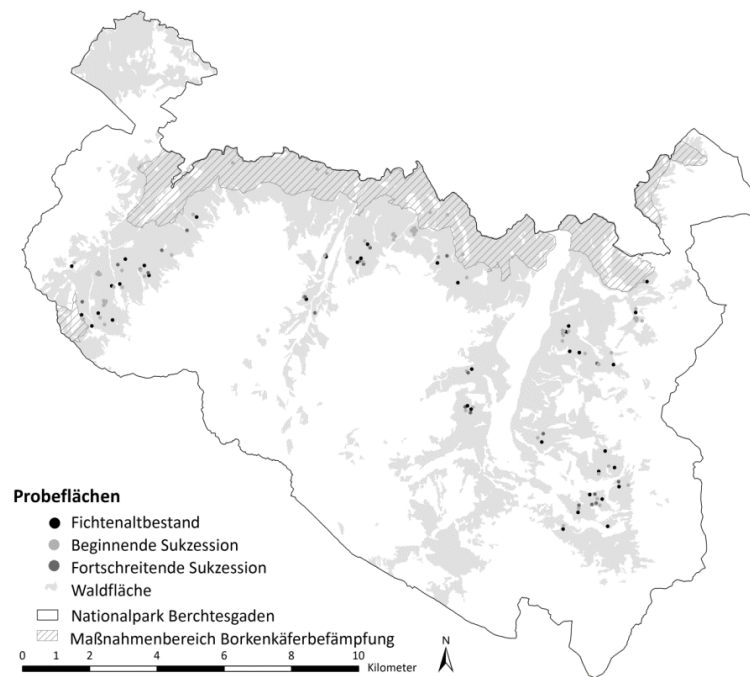


Abb. 1.6 Lage der Probeflächen im Nationalpark.

Fig. 1.6 Location of the study plots in the national park.

Probeflächendesign

Für die Aufnahmen wurden, in Anlehnung an die Methodik der nationalparkinternen Waldinventur (Konnert und Siegrist 2000), 500 m²-große kreisförmige Probeflächen im Gelände eingemessen. Durch die im Gelände durchgeführte Hangkorrektur entspricht die Flächengröße 500 m² bei horizontaler Betrachtung. Abhängig von den Aufnahmeparametern variierte die Größe der tatsächlichen Aufnahmefläche innerhalb der Probefläche (Abb. 1.7). Die geographischen Koordinaten der Probeflächenmittelpunkte wurden mit Trimble-GPS-Gerät erfasst und im Nachgang mit den Daten der auf dem Dach der Nationalparkverwaltung in Berchtesgaden installierten Referenzstation korrigiert. Die Probeflächenmittelpunkte wurde mit Bodenmagnet in ca. 10 cm Bodentiefe dauerhaft festgelegt und zusätzlich für die Dauer der Aufnahmen, ebenso wie die Mittelpunkte der 1 m²-Kleinflächen und die Außengrenze des Probekreises mit Bambusstangen markiert (Abb. 1.7).

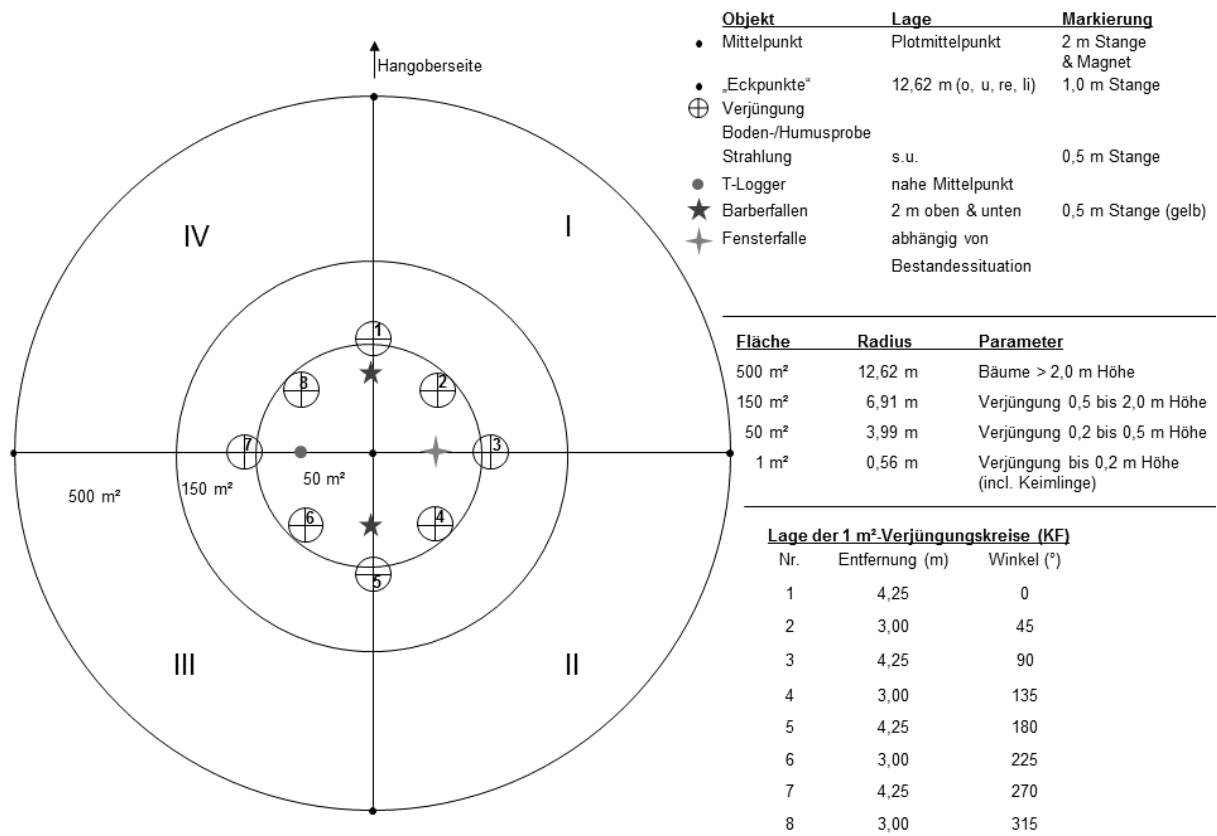


Abb. 1.7 Kombiniertes Probeflächendesign mit den für die verschiedenen Aufnahmeattribute variierenden Aufnahmeflächen.

Fig. 1.7 Design of study plots combining varying plot sizes depending on survey attributes.

Aufnahmeverfahren

Befallsflächen

Zur Erfassung der räumlichen Ausdehnung des Borkenkäferbefalls nach 1990 und 2007 wurden sämtliche Befallsflächen außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung in einer GIS-Analyse in ArcGIS 10.0 anhand der CIR-Luftbilder von 1997 und 2012 manuell digitalisiert. Methodik und Ergebnisse dieser Analyse sind im Artikel in Kapitel 2 publiziert.

Standort

Die geographische Höhe der Probeflächenmittelpunkte wurde im digitalen Geländemodell (DEM, <1 m Auflösung) in ArcGIS 10.0 ermittelt. Die topographischen Parameter Exposition und Hangneigung wurden mit Suunto Kompass und Neigungsmesser im Gelände erhoben.

Temperatur

Zur Quantifizierung der Temperaturunterschiede auf den Probeflächen in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium wurden auf jeweils zwei der sechs Wiederholungen je Variante ein Datenlogger mit zwei externen Temperatursensoren installiert (HOBO Pro v2; siehe Abb. 1.5). Dabei wurde jeweils ein Sensor zur Messung der Bodentemperatur in 5 cm Bodentiefe eingebaut. Der zweite Sensor zur Erfassung der Lufttemperatur wurde im Strahlungsschutz (HOBO Sonnenschutzvorrichtung) in einem Meter Höhe über Grund installiert. Beide Sensoren speicherten die halbstündlichen erfassten Messwerte im integrierten Datenlogger, der halbjährlich ausgelesen wurde.

Boden

Zur Erfassung von Humusform und -mächtigkeit wurde neben jeder 1 m²-Kleinfläche, mit möglichst vergleichbaren Bedingungen zur Situation innerhalb der Kleinfläche, ein Humusprofil entnommen und L-, Of- und Oh-Auflage getrennt angesprochen und deren Mächtigkeit erfasst. Am selben Standort erfolgten am Bohrstockeinschlag die Erfassung der Mächtigkeit der Bodenhorizonte und die Ansprache des Bodentyps.

Strahlung

Der relative Anteil an direkter Strahlung auf den Probeflächen im Vergleich zu einer unbestockten Freifläche (*direct site factor – DSF*) wurde durch Hemisphärenfotografie geschätzt. Bei gleichmäßig bedecktem Himmel wurden, mit einer Objektivhöhe von einem Meter, über jeder der acht Kleinflächen mit Nikon Coolpix 995 mit Fischaugenobjektiv und selbstnivellierendem Stativ digitale Hemisphärenfotos erstellt.

Die Bilder wurden im Softwareprogramm WinScanopy (Pro 2003d, Regent Instruments) analysiert. Die Festlegung der Grauwert-Schwellenwerte zur Klassifikation der Fotopixel in Himmel- und Kronen- bzw. Hangpixel erfolgte manuell über kalibrierte Segmentierung (Wagner 1998, 2001).

Bestand und Totholz

Als Bestand wurden sämtliche lebenden Bäume ab einer Höhe von 2,0 m auf der Gesamtprobefläche von 500 m² erfasst. Von jedem Einzelbaum wurde Baumart, Lage auf der Probefläche mit Entfernung und Azimut, Brusthöhendurchmesser, Höhe und das Auftreten von Schadmerkmalen (u.a. Schältschäden, Terminal- und Seitentriebverbiss, Wind-/Schneebruch, Befall durch Käfer/Pilze) dokumentiert.

Abgestorbene Bäume und Baumteile wurden auf der Gesamtprobefläche von 500 m² ab einem Durchmesser von 20 cm am starken Ende und einer Mindestlänge von 50 cm als Totholz aufgenommen. Von jedem Totholzobjekt wurde Baumart, Lage auf der Probefläche (Entfernung und Azimut von beiden Enden, bzw. von den Punkten, an denen das Totholz den Probekreis verlassen hat), Durchmesser am dicken und am dünnen Ende, Höhe/Länge, Zersetzungsgrad (von 0: im Absterben begriffen bis 5: überwiegend zersetzt) und vermuteter Ausscheidungsgrund dokumentiert.

Jungwuchs

Abhängig von der Höhe des Jungwuchses wurde dieser auf unterschiedlich großen Aufnahmeflächen innerhalb der 500 m²-Probefläche erhoben. Keimlinge und Anwuchs (bis 20 cm Höhe, *small regeneration*) wurde auf den acht 1 m²-großen Kleinflächen erfasst, Aufwuchs (20-50 cm Höhe, *medium regeneration*) auf 52,99 m² (50 m² innerhalb 3,99 m Radius um Probeflächenmittelpunkt und darüber hinausragende Fläche der Kleinflächen 1, 3, 5 und 7) und Aufwuchs (50-200 cm Höhe, *large regeneration*) auf 150 m² (siehe Abb. 1.7).

Von jedem Individuum wurden Baumart, Wuchssubstrat, durch Auszählen der Astquirle ermitteltes Alter, Wurzelhalsdurchmesser, Höhe, Höhenzuwachs der vorangegangenen 5 Jahre, das Auftreten von Schadmerkmalen und das vermutete Schadalter dokumentiert.

Standort (mit Ausnahme der Temperatur), Bestand, Totholz und Jungwuchs wurden auf allen 140 Probeflächen während der Vegetationsperiode 2012 oder 2013 erfasst. Methodik und Ergebnisse der Auswertung sind vorwiegend im Artikel in Kapitel 2 publiziert.

Flora

Die einmalige Kartierung der Gefäßpflanzen erfolgte zwischen Juni und August 2012 und 2013 nach der Methode von Braun-Blanquet (1964) als Vollaufnahme auf den 500 m²-Probeflächen. Zusätzlich wurden die acht 1 m²-Kleinflächen (siehe Abb. 1.7) zur Erfassung der räumlichen Verteilung der Bodenvegetation und des Einflusses der Bodenvegetation auf die Naturverjüngung separat kartiert. Die Gefäßpflanzen wurden auf 102 Probeflächen erfasst (siehe Abb. 1.5).

Fauna

Die Erfassung verschiedener faunistischer Artengruppen erfolgte während der Vegetationsperiode von Mai bis September 2012 durch die Nutzung von jeweils zwei Barber- und einer Fensterfalle je Probefläche. Die Fallen wurden monatlich geleert und folgende Artengruppen durch die genannten Experten auf Artniveau bestimmt: Käfer (*Coleptera*; Alexander Szallies), Wanzen (*Heteroptera*; Martin Goßner), Stechimmen (*Aculeata*; Johannes Voith), Spinnen (*Arachnida: Araneae*; Theo Blick, *Arachnida: Opiliones & Pseudoscorpiones*; Christoph Muster), Springschwänze (*Collembola*; Jörg Salamon) und Mollusken (*Mollusca*; Christian Strätz). Die Erfassung der verschiedenen faunistischen Artengruppen erfolgte auf jeweils drei der sechs Wiederholungen je Variante (excl. Probeflächen von Fragestellung IV), auf insgesamt 51 Probeflächen (siehe Abb. 1.5).

Fungi

Die Kartierung der totholzbesiedelnden Pilze erfolgte in einer dreiwöchigen Aufnahmekampagne im August und September 2013. Die makroskopische Erhebung der Fruchtkörper wurde durch die Artspezialisten Peter Karasch und Andreas Gminder zeitstandardisiert mit 90 Minuten Kartierungszeit je Probefläche durchgeführt. Erfasst wurden Pilzart, Wuchssubstrat und Deckung. Die Bestimmung auf Artniveau erfolgte im Gelände oder im Labor. Die Kartierung der totholzbesiedelnden Pilze wurde, wie für die faunistischen Artengruppen, auf jeweils drei der sechs Wiederholungen je Variante (excl. Probeflächen von Fragestellung IV), auf insgesamt 51 Probeflächen ausgeführt (siehe Abb. 1.5).

Details zur Methodik der Erfassung und Auswertung von Gefäßpflanzen, faunistischen Artengruppen und totholzbesiedelnden Pilzen, sowie die dazugehörigen Ergebnisse sind in den Artikeln der Kapitel 3 und 4 publiziert.

Auswerteverfahren

Die Auswertung geographischer Informationen und die Erstellung kartographischer Darstellungen erfolgten in ArcGIS 10.0 (ESRI, Kanada). Sämtliche statistischen Auswertungen und die Mehrzahl der Graphiken wurden in R 3.1.0 (R Core Team 2013) unter Nutzung zusätzlicher Erweiterungspakete erstellt.

Eine ausführliche Darstellung der Auswertungsmethodik der Forschungsfragen I bis III ist in den Kapiteln 2 bis 4 dokumentiert. Im Folgenden wird lediglich ein kurzer Überblick über die genutzten Methoden skizziert und auf die Auswertungsschritte für die Forschungsfragen IV (Einfluss der Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls auf die Verjüngung) und V (Einfluss der Flächenräumung auf Verjüngung und Artenvielfalt) eingegangen.

- I. Welche standortspezifischen Veränderungen ergeben sich durch den Borkenkäferbefall in den Waldbeständen?

Humus- und Bodenparameter, Strahlung, Temperaturschwankungen, Dauer der Schneebedeckung und der Vegetationsperiode, Bestandesvolumen, räumliche Verteilung des Bestandes und Entfernung potentieller Samenbäume wurden mit mehrfachen Wiederholungstests (*resampling-based multiple scaling*) und Tukey-post-hoc-Test auf signifikante Unterschiede zwischen den Sukzessionsstadien und Höhenstufen getestet (Kapitel 2).

- II. Welchen Einfluss haben diese Veränderungen auf die Verjüngung und wie läuft diese ab?

Zur Ermittlung der vom Jungwuchs präferierten Keimsubstrate wurden potentiell zur Verfügung stehende und tatsächlich als Keimbett genutzte Substrate gegenübergestellt. Um den Einfluss der gemessenen Standortparameter auf Baumartenzusammensetzung und Jungwuchsdichten zu ermitteln, wurde der Jungwuchs der fortschreitenden Sukzession mittels nicht-metrischer multidimensionaler Skalierung (NMDS) ordiniert und zu den mit der Ordination korrelierenden Kovariablen in Beziehung gesetzt. Signifikante Unterschiede in den Jungwuchsdichten zwischen den drei Sukzessionsstadien wurden mit mehrfachen Wiederholungstests und Tukey-post-hoc-Test ermittelt. Eine Gegenüberstellung von Keimzeitpunkt der Jungwuchs- und Bestandesindividuen der beginnenden und fortschreitenden Sukzession und Zeitpunkt der Störung ermöglichte die Berechnung des Anteils an Vorausverjüngung (*advance regeneration*) (Kapitel 2).

III. Welche Konsequenzen ergeben sich durch die veränderten Standortverhältnisse für die Artenzusammensetzung und Artenvielfalt von verschiedenen Artengruppen von Pflanzen, Tieren und Pilzen?

Die untersuchten Artengruppen wurden entsprechend ihrer ökologischen Ansprüche in folgende funktionelle Gruppen unterteilt: Primärproduzenten (*autotrophs*), Bodenbesiedler (*epigeics*), Pflanzenfresser (*phytophagous*), Bestäuber (*pollinators*) und Totholzbesiedler (*saproxylics*) und auf signifikante Unterschiede der Artenzahlen (Alpha-Diversität) zwischen den drei Sukzessionsstadien getestet. Durch Artensättigungskurven (*species accumulation curve*) wurden die Artenzahlen auf mögliche Verzerrungen durch unterschiedliche Abundanzen (Anzahl der beobachteten Individuen einer Art) überprüft. Eine Auswertung der mittleren Ellenberg-Indikatorwerte für Licht- und Stickstoff der Gefäßpflanzen und eine Indikatorarten-Analyse (*Indicator Species Analysis*) aller Artengruppen diente der Analyse möglicher Änderungen der Artenzusammensetzung im Verlauf der Sukzession. Zusammenhänge zwischen Standortparametern und Artenzahlen der verschiedenen Artengruppen wurden mittels Rangkorrelation (*Spearman rank correlation*) getestet (Kapitel 3).

Zusätzlich wurde die Beta-Diversität bzgl. Artenzusammensetzung, phylogenetischer und funktioneller Vielfalt für Gefäßpflanzen, totholzbesiedelnde Pilze und totholzbesiedelnde Käfer mit mehrfachen Wiederholungstests (*resampling-based multiple scaling*, Westfall und Young 1993) und Tukey-post-hoc-Test auf signifikante Unterschiede zwischen den drei Sukzessionsstadien untersucht. Durch nicht-metrische multidimensionale Skalierung (NMDS, Legendre und Legendre 1998) wurden die Zusammenhänge zwischen Artenzusammensetzung und Bestandesstrukturen analysiert. Die Gamma-Diversität der Untersuchungsflächen wurde durch Extrapolation der Artenzahlen geschätzt (Kapitel 4).

IV. Welchen Einfluss hat die Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls auf die Verjüngung in der beginnenden Sukzession?

Humusmächtigkeit, Strahlung, Entfernung potentieller Samenbäume, Jungwuchsdichten, Baumartenanteile und Höhenzuwachs wurden mit mehrfachen Wiederholungstests (*resampling-based multiple scaling*, Westfall und Young 1993) und Tukey-post-hoc-Test auf signifikante Unterschiede zwischen den Aufnahmepositionen (Nord-, Ost-, Süd-, Westrand, Mittelbereich) innerhalb der großen Störungsflächen der beginnenden Sukzession und auf signifikante Unterschiede zwischen standörtlich vergleichbaren Befallsflächen < 1 ha und > 1 ha getestet (Funktion *oneway-test* in Zusatzpaket *coin*). Gegenübergestellt wurden die 38 Probeflächen der sechs Befallsflächen > 1 ha mit den 18 Probeflächen der beginnenden Sukzession in montan bis subalpiner schattseitiger Lage auf Befallsflächen < 1 ha. Bei direktem Vergleich zwischen großen und kleinen Befallsflächen wurden

die einzelnen Probeflächen der verschiedenen Aufnahmepositionen in den großen Befallsflächen zunächst gemittelt um eine Verzerrung der Ergebnisse durch Pseudoreplikation aufgrund des gruppierten Probeflächendesigns zu vermeiden, ebenso wurden die Daten bei mehreren Probeflächen in mittlerer Position vor weiteren Berechnungsschritten gemittelt. Die Auswertung des Höhenzuwachses basiert auf Messungen des Höhenzuwachses des Jahres 2011 an knapp 800 Fichtenjungwüchsen ohne Terminaltriebverbiss. Der Jahrestrieb von 2011 war bei den Aufnahmen im Sommer 2012 vollständig verholzt und war auf allen Probeflächen unter den bereits bestehenden Bedingungen der Lückensituation entstanden. Die Ergebnisse greifen nicht auf die Resultate der Bachelorarbeit von Karin Beer und Tobias Wiepcke zurück (Beer und Wiepcke 2014), sondern stellen eigenständige erweiterte Auswertungen dar (Kapitel 5).

V. Welchen Einfluss übt Flächenräumung und unterstützende Pflanzung im Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung auf Verjüngung und Artenvielfalt in der beginnenden Sukzession aus?

Standort- und Bestandesattribute, Baumartenzusammensetzung und Jungwuchsdichten wurden mit mehrfachen Wiederholungstests (*resampling-based multiple scaling*, Westfall und Young 1993) und Tukey-post-hoc-Test (Funktion *oneway-test* in Zusatzpaket *coin*), die Artenzahlen der untersuchten funktionellen Artengruppen mit Quasi-Poisson-Modellen und Post-hoc-Test (Funktion *glm* in Zusatzpaket *multcomp*, siehe auch Methodik in Kapitel 3) auf signifikante Unterschiede zwischen den Probeflächen der beginnenden Sukzession innerhalb und außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung in montaner schattseitiger Lage getestet (NMN_R_01-06 vs. NMN_01-06). Die unterschiedlichen Artenzusammensetzungen wurden als Venn-Diagramm interpretiert (Kapitel 5).

Probeflächenübersicht

Wesentliche Standortattribute der 140 Probeflächen sind in den Tabellen 1.2 bis 1.5 zusammengefasst. Inhaltlich stehen diese, mit dem Vorgriff auf Teilergebnisse dieser Studie, zwischen Methoden- und Ergebnisteil. Da die vier Ergebnis-Kapitel durch unterschiedliche Fragestellungen auf verschiedenen Teilgesamtheiten der 140 Probeflächen basieren und keine Gesamtübersicht liefern, scheint diese Darstellung für die Gesamteinordnung der nachfolgenden Ergebnisse jedoch als wesentlich.

Die dreistellige Buchstaben-Kodierung der Probeflächen in Störungsflächen < 1 ha (Tabellen 1.2-1.4) beschreibt an erster Stelle das jeweilige Entwicklungsstadium (**R**eferenz: Fichtenaltbestand, **N**eu: beginnende Sukzession, **A**lt: fortschreitende Sukzession), an zweiter Stelle die Höhenstufe (**M**ontan: ca. 700-1.200 m ü. NN, **H**ochmontan: ca. 1.200-1.400 m ü. NN, **S**ubalpin: >1.400 m ü. NN), und an dritter Stelle die Exposition (**N**ord: schattseitig, 292,5°- 112,5°, **S**üd: sonnseitig, 112,5° - 292,5°). Die Buchstaben-Kodierung der Probeflächen in Störungsflächen > 1 ha (Tabelle 1.5) beschreibt Höhenstufe, Gebiet (**K**lausbachtal, **W**atzmann, **P**riesberg) und Lage innerhalb der Störungsfläche (**N**ord-, **O**st-, **S**üd- **W**estrand und **M**ittelfläche).

Nach Anlage der ersten Probeflächen im Frühjahr 2012 kam es in zwei Fällen auf den in Fichtenaltbeständen angelegten Probeflächen zu Borkenkäferbefall. Die Daten dieser Flächen wurden in keine Auswertungen integriert, stattdessen wurden Aufnahmen in Ersatz-Probeflächen unbefallener Fichtenaltbeständen durchgeführt und für die Auswertung herangezogen (Tabelle 1.2, _Ersatz). Vereinzelt kam es nach Anlage von Probeflächen in Störungsflächen der beginnenden Sukzession zur weiteren Ausbreitung des Borkenkäferbefalls, so dass die Störungsflächen die ursprüngliche Flächenausdehnung von maximal einem Hektar nach Abschluss der Aufnahmen teilweise überschritten haben (Tabelle 1.3, Flächenausdehnung > 10.000 m²).

Tabelle 1.2 Wesentliche Attribute der Probeflächen der Fichtenaltbestände bzgl. Standort, Bestand, Verjüngung und Artenvielfalt zum Zeitpunkt der Aufnahmen 2012/13.
Table 1.2 Attributes of study plots in mature stage concerning site and stand conditions, regeneration and species diversity during survey period 2012/13.

Probefläche	Koordinaten		BK-Befall [m ²]	Höhe [m ü. NN]	Exposition [°]	Hangneigung [°]	Überschirmung [%]	Vorrat Bestand [m ³ /ha]	Vorrat Totholz [m ³ /ha]	Verjüngung 0-200 cm [N/ha]	Flora Artenzahl	Fauna Artenzahl	Fungi Artenzahl
	Rechtswert	Hochwert											
RMN_01	4561800	5271198	0	1.007	335	21	70	892	105	23.066	62	74	33
RMN_02	4567189	5270009	0	1.030	65	9	65	229	14	20.007	71	85	18
RMN_03	4575271	5263698	1.796	801	25	28	15	11	617	18.443	77	70	35
RMN_03_Ersatz	4576156	5263286	0	806	330	33	85	701	13	14.831	72	-	26
RMN_04	4567780	5271267	0	885	90	23	65	598	0	200.363	62	-	-
RMN_05	4572107	5267940	0	701	35	12	90	283	16	1.383	48	-	-
RMN_06	4574894	5269049	0	1.056	330	30	85	350	63	11.317	69	-	-
RMS_01	4560207	5270989	0	1.043	157	35	60	398	12	13.750	71	97	25
RMS_02	4574993	5269214	0	1.052	290	22	85	318	27	6.044	78	68	30
RMS_03	4575618	5264222	0	774	235	26	90	307	0	0	72	82	42
RMS_04	4560502	5269542	0	1.184	250	37	55	387	33	7.500	74	-	-
RMS_05	4572086	5266749	0	1.153	145	22	80	638	25	2.500	60	-	-
RMS_06	4575989	5264091	0	847	200	32	90	744	54	50.755	76	-	-
RHN_01	4562506	5270714	0	1.262	335	33	70	339	71	11.577	89	49	23
RHN_02	4568703	5271098	0	1.322	25	34	55	426	22	1.450	85	94	18
RHN_03	4575309	5268428	0	1.427	300	33	85	960	93	2.383	70	61	23
RHN_04	4562367	5271008	0	1.116	30	32	80	358	11	17.214	92	-	-
RHN_05	4568812	5271220	0	1.291	310	27	70	546	93	1.488	90	-	-
RHN_06	4575022	5268464	0	1.387	55	31	70	474	52	7.700	75	-	-
RHS_01	4560805	5269217	0	1.326	220	32	65	584	6	50.682	84	83	24
RHS_02	4569008	5271637	0	1.288	270	34	85	530	58	2.500	73	74	21
RHS_03	4576491	5264456	0	1.328	135	29	75	1.026	62	20.000	63	69	38
RHS_04	4563925	5272439	0	1.356	280	36	90	576	25	2.633	58	-	-
RHS_05	4571981	5266853	0	1.247	125	22	95	1.892	62	2.500	44	-	-
RHS_06	4574188	5265777	0	1.260	295	30	85	627	88	67	68	-	-
RSN_01	4561395	5270401	0	1.434	350	32	45	426	67	4.217	103	60	33
RSN_02	4571083	5271080	0	1.462	40	40	50	546	54	4.716	119	86	25
RSN_03	4577323	5270529	0	1.473	285	23	65	737	10	3.683	59	91	19
RSN_04	4561638	5270460	0	1.367	45	10	65	766	3	9.072	75	-	-
RSN_05	4571698	5270499	0	1.402	355	42	70	156	41	12.027	111	-	-
RSN_06	4574824	5263204	0	1.496	10	21	70	1.055	96	13.750	99	-	-
RSS_01	4560996	5269597	0	1.513	280	27	55	479	0	63.771	71	75	16
RSS_02	4576987	5269614	0	1.482	265	35	45	282	143	5.971	110	81	21
RSS_03	4575886	5264910	1.070	1.519	230	10	10	346	650	66.681	92	79	31
RSS_03_Ersatz	4576076	5265515	0	1.654	245	30	65	405	0	133	90	-	26
RSS_04	4561423	5269390	0	1.539	235	31	45	798	8	1.572	104	-	-
RSS_05	4576324	5268069	0	1.441	260	38	65	406	8	41.407	107	-	-
RSS_06	4576355	5265026	0	1.597	250	18	65	719	43	11.399	98	-	-

Tabelle 1.3 Wesentliche Attribute der Probeflächen der beginnenden Sukzession bzgl. Standort, Bestand, Verjüngung und Artenvielfalt zum Zeitpunkt der Aufnahmen.
Table 1.3 Attributes of study plots in initial early-seral stage concerning site and stand conditions, regeneration and species diversity during survey period.

Probefläche	Koordinaten		BK-Befall [m ²]	Höhe [m ü.NN]	Exposition [°]	Hangneigung [°]	Über-schirmung [%]	Vorrat Bestand [m ³ /ha]	Vorrat Totholz [m ³ /ha]	Verjüngung 0-200 cm [N/ha]	Flora Artenzahl	Fauna Artenzahl	Fungi Artenzahl	
	Rechtswert	Hochwert												
montan	NMN_01	4561701	5270857	4.715	1.165	302	22	0	167	763	42.531	70	101	30
	NMN_02	4567107	5270070	1.801	1.040	45	15	5	0	590	19.479	76	100	16
	NMN_03	4575288	5263812	8.314	750	0	24	5	11	577	46.567	67	92	32
	NMN_04	4567736	5271295	1.489	905	70	23	10	111	335	28.302	77	-	-
	NMN_05	4571957	5267883	11.765	735	25	14	40	20	554	4.516	49	-	-
	NMN_06	4574992	5269057	4.231	1.080	325	28	10	57	459	8.939	101	-	-
schattseitig	NMN_R_01	4567509	5273864	1.783	887	290	17	10	52	19	31.992	95	78	27
	NMN_R_02	4570867	5272580	1.461	1.067	355	34	0	0	51	8.615	77	67	19
	NMN_R_03	4571844	5271337	4.784	1.115	325	17	30	0	82	8.981	81	125	29
	NMN_R_04	4564996	5274045	4.506	918	295	12	5	0	67	5.000	57	-	-
	NMN_R_05	4567797	5273738	1.314	973	35	18	0	0	80	4.906	56	-	-
	NMN_R_06	4571385	5272502	1.632	999	40	30	10	35	45	12.958	92	-	-
sonnseitig	NMS_01	4560283	5271090	1.150	1.074	120	45	20	122	603	10.000	58	92	25
	NMS_02	4574805	5268773	1.761	1.073	280	35	25	213	521	7.500	72	72	28
	NMS_03	4575840	5264103	6.609	813	220	24	10	9	580	9.127	44	92	47
	NMS_04	4560556	5269420	7.929	1.192	235	28	5	5	931	3.817	75	-	-
	NMS_05	4572144	5266817	1.047	1.146	155	34	15	139	1.054	1.250	55	-	-
	NMS_06	4575920	5263906	18.416	760	185	17	0	0	1.125	15.809	70	-	-
hochmontan	NHN_01	4562373	5270687	6.018	1.287	40	15	0	0	919	9.025	93	85	30
	NHN_02	4568493	5271232	17.197	1.350	40	20	10	60	577	5.189	76	75	21
	NHN_03	4575483	5268404	2.202	1.403	40	36	20	265	747	14.127	87	76	26
	NHN_04	4562252	5270862	12.017	1.255	10	35	0	0	858	2.689	67	-	-
	NHN_05	4568872	5271128	1.652	1.349	330	27	15	75	391	377	88	-	-
	NHN_06	4575886	5268076	8.989	1.339	20	32	5	5	839	6.281	96	-	-
sonnseitig	NHS_01	4563177	5271316	1.517	1.381	240	32	10	172	698	8.066	87	108	27
	NHS_02	4568927	5271730	5.731	1.224	290	37	10	25	407	1.450	97	112	18
	NHS_03	4576759	5264501	7.285	1.338	200	26	0	0	880	1.732	77	69	32
	NHS_04	4563819	5272514	1.131	1.266	270	38	20	170	448	3.750	82	-	-
	NHS_05	4571930	5266710	1.187	1.230	110	25	0	0	841	1.250	72	-	-
	NHS_06	4574070	5265908	6.279	1.221	210	32	5	1	777	0	62	-	-
subalpin	NSN_01	4561460	5270371	3.735	1.469	330	25	20	120	410	1.439	79	59	31
	NSN_02	4571115	5271251	2.146	1.434	70	27	45	2	463	19.798	110	98	28
	NSN_03	4577223	5270536	1.438	1.440	290	18	15	0	500	3.577	33	93	24
	NSN_04	4561714	5270364	9.311	1.378	5	34	5	106	1.090	6.477	96	-	-
	NSN_05	4571960	5270653	4.563	1.363	0	33	0	0	1.027	8.097	76	-	-
	NSN_06	4574839	5263302	3.182	1.458	20	30	5	2	1.541	5.000	101	-	-
sonnseitig	NSS_01	4561052	5269461	2.889	1.504	230	40	15	98	394	6.450	95	94	16
	NSS_02	4576990	5269725	1.649	1.466	260	29	5	25	629	5.000	119	102	26
	NSS_03	4575887	5264838	1.183	1.508	245	11	5	17	626	2.275	82	84	33
	NSS_04	4561187	5269258	7.122	1.466	240	20	5	1	483	9.958	109	-	-
	NSS_05	4576260	5268421	2.814	1.419	260	40	10	10	912	4.832	118	-	-
	NSS_06	4576187	5265067	2.523	1.561	215	15	5	5	1.025	0	100	-	-

Tabelle 1.4 Wesentliche Attribute der Probestellen der fortschreitenden Sukzession bzgl. Standort, Bestand, Verjüngung und Artenvielfalt zum Zeitpunkt der Aufnahmen.
Table 1.4 Attributes of study plots in advanced early-seral stage concerning site and stand conditions, regeneration and species diversity during survey period.

Probestelle	Koordinaten		BK-Befall [m ²]	Höhe [m ü.NN]	Exposition [°]	Hangneigung [°]	Überschirmung [%]	Vorrat Bestand [m ³ /ha]	Vorrat Totholz [m ³ /ha]	Verjüngung 0-200 cm [N/ha]	Flora Artenzahl	Fauna Artenzahl	Fungi Artenzahl
	Rechtswert	Hochwert											
AMN_01	4561583	5271034	1.211	1.053	335	26	0	0	408	16.792	76	94	23
AMN_02	4567149	5270080	1.366	1.031	50	8	70	71	351	10.603	70	68	22
AMN_03	4575292	5263908	1.360	704	15	27	70	15	479	44.643	66	59	45
AMN_04	4567766	5271319	1.293	889	50	22	75	82	284	15.764	80	-	-
AMN_05	4571998	5267829	2.027	737	70	11	50	96	808	10.603	56	-	-
AMN_06	4574942	5269032	1.461	1.070	350	21	40	10	262	4.837	99	-	-
AMS_01	4567444	5269605	2.461	1.049	215	7	30	8	381	12.847	93	109	14
AMS_02	4575680	5263932	2.197	725	240	12	50	34	321	17.863	56	89	42
AMS_03	4575770	5264235	1.346	852	230	25	5	2	179	7.010	91	124	39
AMS_04	4560520	5269933	5.883	1.192	265	32	30	124	238	20.680	95	-	-
AMS_05	4572068	5266646	1.526	1.112	145	27	0	0	458	4.361	75	-	-
AMS_06	4575807	5263971	2.757	759	270	23	75	14	277	12.497	81	-	-
AHN_01	4562247	5270890	1.099	1.239	30	36	5	34	798	3.289	77	84	24
AHN_02	4568778	5271148	1.521	1.307	300	21	10	27	772	6.322	101	106	22
AHN_03	4571369	5271294	1.895	1.287	120	24	15	236	447	28.217	84	89	30
AHN_04	4562481	5270788	2.522	1.231	0	29	20	125	243	11.952	100	-	-
AHN_05	4568890	5271049	5.414	1.388	340	24	25	6	596	2.833	81	-	-
AHN_06	4575835	5268112	1.321	1.330	20	37	0	0	660	9.336	96	-	-
AHS_01	4562886	5271453	2.345	1.211	230	34	5	91	268	22.509	94	110	29
AHS_02	4569083	5271529	1.419	1.359	290	36	45	32	703	2.777	110	102	20
AHS_03	4576474	5264607	2.505	1.378	270	32	5	5	767	1.000	91	67	29
AHS_04	4563637	5272046	1.102	1.238	260	35	60	38	254	3.822	104	-	-
AHS_05	4571908	5266821	1.474	1.265	140	33	10	148	519	1.317	86	-	-
AHS_06	4574233	5266024	1.350	1.330	200	29	15	127	497	7.021	88	-	-

Fortschreitende Sukzession
 Störungsflächen < 1 ha
 hochmontan
 montan
 schattseitig
 sonseitig

Tabelle 1.5 Wesentliche Attribute der Probeflächen auf Störungsflächen > 1 ha bzgl. Standort, Bestand, Verjüngung und Artenvielfalt zum Zeitpunkt der Aufnahmen 2012/13.
Table 1.5 Attributes of study plots in gaps > 1 ha concerning site and stand conditions, regeneration and species diversity during survey period 2012/13.

Probefläche	Koordinaten		BK-Befall [m ²]	Höhe [m ü.NN]	Exposition [°]	Hangneigung [°]	Überschirmung [%]	Vorrat Bestand [m ³ /ha]	Vorrat Totholz [m ³ /ha]	Verjüngung 0-200 cm [N/ha]	Flora Artenzahl	Fauna Artenzahl	Fungi Artenzahl
	Rechtswert	Hochwert											
hochmontan	HK_N1	4561004	5270808	24.348	1.164	305	10	36	864	10.377	-	-	-
	HK_O1	4561053	5270737	24.348	1.209	340	28	85	562	10.000	-	-	-
	HK_S1	4561006	5270733	24.348	1.207	350	35	66	395	11.355	-	-	-
	HK_W1	4560954	5270756	24.348	1.183	5	27	208	400	30.734	-	-	-
	HK_M1	4561005	5270760	24.348	1.184	325	28	4	328	10.265	-	-	-
	HK_M2	4561032	5270763	24.348	1.189	350	35	147	350	16.048	-	-	-
subalpin	SK_N1	4561156	5269967	29.664	1.497	325	22	79	456	23.036	-	-	-
	SK_O1	4561230	5269950	29.664	1.528	310	20	137	460	11.332	-	-	-
	SK_S1	4561153	5269826	29.664	1.519	310	18	113	453	25.000	-	-	-
	SK_W1	4561165	5269855	29.664	1.517	330	15	160	752	8.750	-	-	-
	SK_M1	4561205	5269899	29.664	1.530	300	15	73	308	32.755	-	-	-
	SK_M2	4561183	5269874	29.664	1.520	310	12	76	768	14.194	-	-	-
Beginnende Sukzession	SK_M3	4561180	5269852	29.664	1.522	330	18	101	656	8.750	-	-	-
	HW_N1	4570315	5272049	41.540	1.296	5	22	0	696	6.882	-	-	-
	HW_O1	4570465	5272044	41.540	1.280	0	26	5	723	10.213	-	-	-
	HW_S1	4570389	5271918	41.540	1.336	345	12	18	774	5.380	-	-	-
	HW_W1	4570366	5272101	41.540	1.271	20	24	32	433	4.727	-	-	-
	HW_M1	4570415	5272126	41.540	1.255	50	14	0	671	1.711	-	-	-
Störungsflächen > 1 ha schattseitig	HW_M2	4570389	5272099	41.540	1.267	15	22	1	670	7.338	-	-	-
	HW_M3	4570415	5272045	41.540	1.285	0	28	33	571	31.404	-	-	-
	HW_M4	4570389	5271993	41.540	1.307	15	28	14	934	3.049	-	-	-
	HW_M5	4570314	5272025	41.540	1.313	15	35	0	500	16.024	-	-	-
	HW_M6	4570414	5271968	41.540	1.321	350	20	13	633	11.370	-	-	-
	SW_N1	4569787	5271945	19.099	1.391	20	15	108	339	3.544	-	-	-
subalpin	SW_O1	4569835	5271868	19.099	1.418	30	27	0	624	7.405	-	-	-
	SW_S1	4569784	5271768	19.099	1.448	330	20	69	568	20.108	-	-	-
	SW_W1	4569759	5271920	19.099	1.404	5	27	83	593	4.133	-	-	-
	SW_M1	4569811	5271869	19.099	1.425	10	28	137	492	7.349	-	-	-
	HP_N1	4574807	5269090	18.647	985	310	42	169	329	21.627	-	-	-
	HP_O1	4574853	5269065	18.647	1.035	305	35	14	447	61.235	-	-	-
montan	HP_S1	4574834	5268941	18.647	1.087	290	38	253	480	2.826	-	-	-
	HP_W1	4574807	5268992	18.647	1.038	310	40	247	662	14.261	-	-	-
	HP_M1	4574828	5269042	18.647	1.023	315	37	153	860	31.770	-	-	-
	SP_N1	4577002	5269449	27.762	1.423	305	30	113	388	16.221	-	-	-
subalpin	SP_O1	4577176	5269370	27.762	1.520	290	44	5	588	7.858	-	-	-
	SP_S1	4577002	5269372	27.762	1.441	320	25	38	585	30.673	-	-	-
	SP_W1	4576954	5269444	27.762	1.391	305	25	70	329	24.050	-	-	-
	SP_M1	4577025	5269419	27.762	1.436	295	23	13	1.064	6.317	-	-	-

Kapitel 2

Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback

Winter, M.-B., Baier, R., Ammer, C.¹

European Journal of Forest Research (2015) 134: 949-968.



Stadium der fortschreitenden Sukzession mit Jungwuchs aus Gemeiner Fichte und Bergahorn im Wimbachtal, 20 Jahre nach Borkenkäferbefall
(Foto: H. Maltan).

¹ Maria-Barbara Winter war für die Datenaufnahme, die Auswertung der Daten, die Aufbereitung der Ergebnisse und die Erstellung des Manuskripts verantwortlich. Roland Baier und Christian Ammer betreuten Datenauswertung und Manuskripterstellung.

Die Publikation ist hier um deutsche Übersetzungen des Titels und der Über- bzw. Unterschriften von Tabellen und Abbildungen erweitert.

Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle induced spruce dieback

Verjüngungsdynamik und Resilienz unbewirtschafteter Bergwälder in den Nördlichen Kalkalpen nach Absterben der Fichtenaltbestände durch Borkenkäferbefall

Maria-Barbara Winter ^{a,b,*}, Roland Baier ^c, Christian Ammer ^a

^a Department Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany. Email: mbwinter@gmx.de

^b Forest Research Institute of Baden-Württemberg (FVA), Wonnhaldestraße 4, 79100 Freiburg, Germany.

^c Bavarian Office for Forest Seeding and Planting (ASP), Forstamtsplatz 1, 83317 Teisendorf, Germany

* Corresponding author

Abstract

Mountain forests provide many important ecosystem services including protection against avalanche and rock fall. These services often depend on a continuity of forest cover and therefore on ecological stability – resistance and resilience to disturbance. Natural regeneration following large-scale disturbance is an important component of forest resilience but in the mountain forests of the Alps is not well understood. This restricts management decision making, particularly in the face of an increased threat to the currently dominant Norway spruce from the bark beetle (*Ips typographus*). In light of this we analysed bark beetle infestation patterns, forest structure, selected tree regeneration characteristics and species composition on 96 study plots on a chronosequence of bark beetle induced natural forest succession in unmanaged mountain forest ecosystems in southeastern Germany. The most advanced plots were twenty years on from the bark beetle induced dieback of mature Norway spruce and the majority were already quite densely stocked. The regeneration was clustered and was dominated by sycamore maple and Norway spruce. Most notably, the proportion of advance regeneration was negligible with the vast majority of the seedlings having germinated after the disturbance event. The findings suggest that these forests are naturally resilient in terms of regeneration if high browsing intensities do not prohibit the establishment of new seedlings. The bark beetle outbreaks appear to have generated an acceleration of development away from human influenced pure Norway spruce forests towards a more natural species composition. Nevertheless, Norway spruce will remain the dominant species for at least the next generation. These findings are important for managers intending to uphold protective forest functions. The integration of naturally

evolving gaps as elements which diversify environmental conditions on the forest stand level as well as on the landscape scale is recommended for close-to-nature forest management.

Keywords: Natural disturbances, *Ips typographus*, Natural regeneration, Microsite, Forest succession, Berchtesgaden National Park.

Zusammenfassung

Bergwälder erfüllen zahlreiche wichtige Funktionen, u.a. Schutzfunktionen gegenüber Lawinen und Steinschlag. Der Erfüllungsgrad der Waldfunktionen hängt jedoch meist an der dauerhaften Bestockung der Waldbestände und damit an deren ökologischer Stabilität – Widerstandskraft und Resilienz – gegenüber Störungen. Wesentlichster Faktor der Resilienz nach großflächigen natürlichen Störungen ist der Naturverjüngungsprozess. Zeitlicher Verlauf und relevante Einflussgrößen dieses Prozesses sind in den Bergwäldern der Alpen jedoch erst ansatzweise bekannt. Die Wissensdefizite können die forstliche Entscheidungsfindung, insbesondere im Hinblick auf die zunehmende Gefährdung der derzeit dominierenden reinen Fichtenbestände durch Borkenkäferbefall (von *Ips typographus*), erschweren. Diese Studie untersuchte daher die Verbreitungsmuster des Borkenkäferbefalls in den unbewirtschafteten Wäldern des Nationalparks Berchtesgaden im Südosten Deutschlands. Darüber hinaus wurden auf 96 Probeflächen in verschiedenen Entwicklungsstadien vor und nach Borkenkäferbefall Bestandesstrukturen, natürliche Verjüngung und Baumartenzusammensetzung analysiert. Die am weitesten in der natürlichen Sukzession fortgeschrittenen Flächen befanden sich zum Zeitpunkt der Aufnahmen 2012/13 etwa zwanzig Jahre nach dem durch den Borkenkäferbefall ausgelösten Absterben der Fichtenaltbestände und waren bereits überwiegend dicht bestockt. Der vorhandene Jungwuchs trat räumlich geklumpt auf den Probeflächen auf und war von Gemeiner Fichte und Bergahorn dominiert. Wider Erwarten war der Großteil des vorhandenen Jungwuchses erst nach dem Störungsereignis gekeimt. Der Anteil an Vorausverjüngung war verschwindend gering. Die Ergebnisse lassen erkennen, dass diese Wälder natürlicherweise eine hohe Resilienz aufweisen, so lange das Aufkommen des Jungwuchses nicht durch hohe Wildbestände gefährdet wird. Es zeigt sich auch, dass der Borkenkäferbefall die Entwicklung von sekundären Fichtenwäldern hin zu einer naturnaheren Baumartenzusammensetzung beschleunigen kann. Nichts desto trotz wird die Gemeine Fichte auch in den nächsten Baumgenerationen die dominierende Baumart in diesen Beständen sein. Dies sind wichtige Erkenntnisse zum Erhalt der Schutzwaldfunktionen in störungsbeeinflussten Waldgebieten. Wir empfehlen der forstlichen Praxis natürlich entstehende Lücken, die sowohl auf Bestandes- als auch auf Landschaftsebene die Strukturvielfalt erhöhen, soweit aus Forstschutzbelangen möglich, in die naturnahe Waldbewirtschaftung zu integrieren.

Schlagwörter: Natürliche Störungen, *Ips typographus*, Naturverjüngung, Kleinstandort, Waldsukzession, Nationalpark Berchtesgaden

Introduction

Natural disturbances such as strong winds, insect outbreaks and wildfire are a central component of forest dynamics (Attiwill 1994; Franklin et al. 2002; Ellenberg and Leuschner 2010), that have gained increasing importance in European forests during the twentieth century (Schelhaas et al. 2003; Seidl et al. 2014; Kärvelo et al. 2014). Between 1950 and 2000 bark beetle outbreaks alone (Curculionidae: Scolytinae, mainly *Ips typographus* L. and *Pityogenes chalcographus* L.) caused mortality of about 2.9 million m³ wood per year in European forests (Schelhaas et al. 2003). Furthermore, the impact of natural disturbances including bark beetle outbreak, is likely to increase in the coming decades (Seidl et al. 2014). While the reasons are diverse, management-related stand conditions and changing climatic conditions have been determined as key drivers of this development (Seidl et al. 2011). Over much of Europe, many formerly mixed forests were replaced during the 19th and 20th century by homogenous stands consisting purely or predominantly of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst). Especially in the Alps, centuries of intensive timber extraction (e.g. due to salt mining) and intentionally high ungulate populations heavily altered the forest structure and composition (Knott et al. 1988). The majority of these stands have now become more susceptible to disturbances from wind or insect outbreaks than the forests they replaced (Seidl et al. 2011). This is compounded by a changing climate in two ways: Firstly bark beetle habitats are created at higher latitudes and elevations which were previously unsuitable (Krehan and Steyrer 2006; Seidl et al. 2009). In addition, the associated increase in frequency and intensity of extreme weather events such as storms and drought periods (e.g., Frich et al. 2002; Beniston et al. 2007), results in damaged stands which are predisposed to bark beetle outbreak (Hartl-Meier et al. 2014; Overbeck and Schmidt 2012).

Many ecosystem services provided by mountain forests such as protection from erosion and avalanches, carbon sequestration, and timber production, depend on the continuity of stable forest stands (Otto 1994). The stability of an ecosystem in relation to disturbances can be characterized by the concepts of resistance and resilience (Kräuchi et al. 2000; Brang 2001; Dorren et al. 2004). Here resistance is defined as 'staying essentially unchanged despite the presence of disturbing agents' (Grimm and Wissel 1997), while resilience refers to the ability to return to a reference state after a disturbance (Dorren et al. 2004). Various studies have developed ideas to improve the resistance of mountain forests against disturbances such as windthrow, insect calamities or climatic extremes over the last decades (e.g., Papaik and Canham 2006; Bruehlheide and Luginbühl 2009; Höllerl 2009a). However, for the present generation of untended secondary spruce forests these ideas have been of

very limited success. Growing interest is thus directed towards understanding resilience of European mountain forest ecosystems.

Successful regeneration is regarded as a key component of forest resilience (Brang 2001; Höllerl 2009a). On the whole, forest management has proactively supported natural regeneration through strategic thinning, harvesting or hunting measures (Ammer 1996a; Brang 2001; Frehner et al. 2005; Höllerl 2009a; Prietzel 2010; Ammer et al. 2010). It has been shown that successful natural regeneration after large disturbances – being natural in the case of bark beetle infestations or anthropogenic in the case of heavy harvesting activities – strongly depends on the presence of advance regeneration i.e. seedlings being present before the disturbance of the overstorey takes place (Bauer 2002; Rammig et al. 2006; El Kateb et al. 2009; Wild et al. 2014). The rapid large-scale mortality of mature trees during natural disturbance events leads to open, early-seral systems with significant changes in site conditions. These may include higher solar radiation at the forest floor, more extreme temperatures, accelerated nutrient fluxes in the soil, and increased cover and height of the understory vegetation (Roberts 2004; Swanson et al. 2011; Donato et al. 2012). The latter can prohibit or at least delay a successful natural regeneration (Ammer 1996b; Brang et al. 2003; Ammer et al. 2011) and thereby hinder the continuation of important forest functions such as protection against natural hazards. In mountain forests, early establishment of tree species is strongly linked to specific microsites and substrates, namely thick humus layers and decomposed logs or other protected or elevated positions (see Ammer 1998; Brang et al. 2003; Baier et al. 2007). We expect that these “safe sites” gain extended importance under the harsher post-disturbance conditions, such as increased temperature extremes, intensified competition by ground vegetation and snow gliding.

In the European Alps, primary forests are almost non-existent (Ellenberg and Leuschner 2010) and thus opportunities to study the effects of disturbance on the structure, regeneration and stability of natural forests are rare. Many European forests, even those which are now protected, have seen periods of intensive management and often over-utilization (Pechmann 1932; Meister 1969; Knott et al. 1988; Wäldchen et al. 2011). However, it has been shown that under certain conditions they can develop along a trajectory from homogenous secondary stands towards a structure and composition more characteristic of old-growth forests (Meyer 2013). Natural disturbances could even accelerate this process (Müller et al. 2008) if for example, mother trees of mixed species are present and ungulate density allows seedling growth. The time scale of this process and the extent of success in changing stand composition and structure have yet to become clear.

Although most of the stands in presently protected areas have a history of management intervention, they are still valuable in the study of forest development following the transition to

unmanaged status. This is of interest from a scientific point of view as studies focusing on natural dynamics following large-scale disturbances in mountain forests are scarce in the literature to date (Schönenberger 2002; Kupferschmid et al. 2002; Puettmann and Ammer 2007). It may also provide insights for practical forestry. In many cases silvicultural interventions facilitating the conversion of pure secondary forests to mixed, more structured woodlands are shown to be cost-effective (Höllerl 2009b). However, where this is not the case, it is useful to explore how the desired change in stand composition and structure can be achieved using naturally occurring processes.

In view of the above, this study addresses natural succession of pure Norway spruce stands following bark beetle outbreak in the alpine National Park of Berchtesgaden in southeastern Germany. We studied 96 stands all of which had been anthropogenically altered in the past, but had been unmanaged for at least 35 years. We investigated the following three hypotheses:

(I) Site conditions change considerably through bark beetle induced spruce dieback, but do not hinder natural regeneration processes.

(II) Regeneration of forest stands does, however, predominately depend on advance regeneration. Regeneration germinating after a disturbance event is restricted to specific microsites.

(III) Bark beetle induced spruce dieback shifts tree species composition and stand structure from structurally homogeneous pure Norway spruce forests towards a more natural highly structured mixed species forest with resulting landscape heterogeneity.

Materials and Methods

Study area

The Berchtesgaden National Park, founded in 1978, is located in the southeastern corner of Germany in the Northern Limestone Alps (Fig. 2.1). It covers an area of 20,800 ha with an altitudinal gradient from 603 m a.s.l. to 2,713 m a.s.l. (Winter et al. 2015). The mean annual temperature range is +7 °C to -2 °C, and annual precipitation is 1,500-2,600 mm. Mean duration of snow cover increases from approximately 110 days in the valleys to 200 days at 1,500 m a.s.l. and to 270 days at 2,000 m a.s.l. (Spandau 1988). Main soil types are rendzic leptosols of intermediate and shallow soil depths, eutric leptosols (humus layer > 15 to 35 cm) on steep slopes, and chromic cambisols on less steep slopes and in valley bottoms.

The natural forest type in the mid-elevation zones of the region is mixed-montane European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests with Norway spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba* Mill.). In the higher subalpine zones Norway spruce – European larch (*Larix decidua* Mill.) – Swiss stone pine

(*Pinus cembra* L.) forests occur naturally (Köstler and Mayer 1974). Historically, centuries of high demand for timber from the salt mining industry greatly altered the natural composition in all parts of these forests which were accessible by humans. As Norway spruce ensured better timber floating and even burning conditions, the alterations favored pure Norway spruce stands (Knott et al. 1988; Konnert and Siegrist 2000).

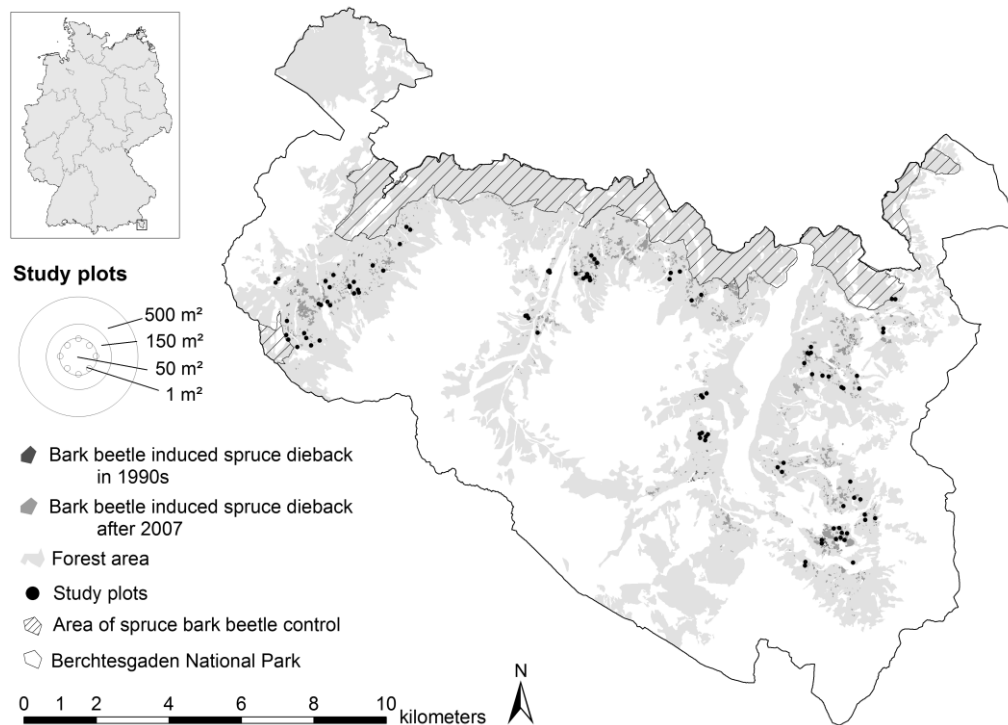


Fig. 2.1 Map of Berchtesgaden National Park showing the spatial distribution of bark beetle gaps and position of the 96 study plots outside the bark beetle management zone. The insert in the upper left indicates the location of the National Park in southeastern Germany. The study plot diagram illustrates the surveying method with main plot (500 m²) and subplots (1 m², 50 m², 150 m²).

Abb. 2.1 Karte des Nationalparks Berchtesgaden mit räumlicher Verbreitung des Borkenkäferbefalls und der Lage der 96 Probeflächen außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung. Die kleine Karte gibt die Lage des Nationalparks an der südöstlichen Grenze Deutschlands an. Die Graphik des Probeflächendesigns verdeutlicht die Aufnahmemethodik mit Gesamtprobefläche (500 m²) und verschiedenen großen Teilflächen (1 m², 50 m², 150 m²).

The total forested area of the National Park is around 8,000 ha (40 %) (Konnert and Siegrist 2000). Approximately 6,000 ha of this forest is situated outside the bark beetle and forest management zone and in this area no manipulation of natural forest dynamics has taken place since 1978. This is in stark contrast to similar managed forests of the region which following bark beetle outbreaks, are subject to heavy salvage logging and when necessary, artificial regeneration measures. Following the winter storms in 1990, around 100 ha of spruce stands in the park were affected by bark beetle (primarily *I. typographus*). This led to nearly 100 % mortality in patches of up to 1 ha in size. Dead

trees were removed only within the bark beetle control zone of 1,900 ha along the border of the National Park in order to protect neighboring private forests from infestation (Fig. 2.1). The outbreak ceased naturally at the end of the 1990s (Nationalpark Berchtesgaden 2001). Unlike to the preceding events, the winter storms *Kyrill* in 2007 and *Emma* in 2008 caused disturbance primarily in the unmanaged zone. They initiated the infestation of approximately 400 ha of spruce forest and areas of heavily infected forest remain to date (Winter et al. 2015).

Study design

This study comprises of a GIS-based study analyzing the spatial distribution of bark beetle infestation and a field study. For the field study we designated and sampled three different stages of forest succession (Fig. 2.2) representing a chronosequence of forest development in unmanaged forests following spruce bark beetle outbreak. The three stages are described in detail by Winter et al. 2015 and are defined as: undisturbed spruce stands with an age of approximately 80-250 years and potential susceptibility to bark beetle infestation (*mature stage*), stands affected by bark beetle within the last five years (*initial early-seral stage*) and stands infested in the 1990s (*advanced early-seral stage*). The early-seral stands sampled had experienced high severity outbreaks leading to 90-100 % mortality of overstorey spruce. Each stage was repeated six times on both north and south facing slopes in three altitudinal zones (montane: 700-1,200 m a.s.l., high montane: 1,200-1,400 m a.s.l. and subalpine: > 1,400 m a.s.l.), with the exception of the advanced early-seral stage which could not be surveyed in the subalpine zone. In total 96 plots (2 stages (mature and initial early-seral) x 3 zones x 2 aspects x 6 replications + 1 stage (advanced early-seral) x 2 zones x 2 aspects x 6 replications) were sampled.

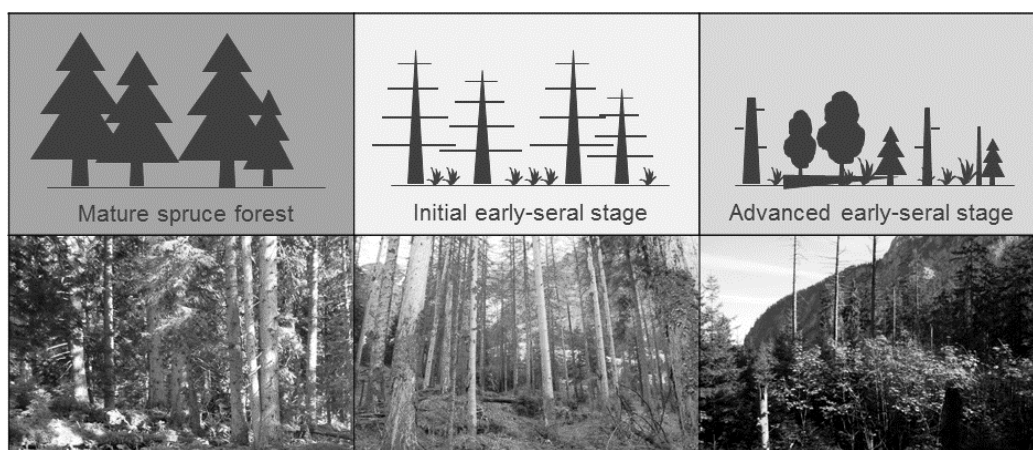


Fig. 2.2 Chronosequence of forest succession before and after bark beetle induced spruce dieback in the Berchtesgaden National Park.

Abb. 2.2 Unechte Zeitreihe der Waldentwicklung vor und nach Absterben des Fichtenbestandes durch Borkenkäferbefall im Nationalpark Berchtesgaden.

The 1990s bark beetle gaps rarely exceeded one hectare in size and therefore only gaps with dimensions of 0.1-1.0 ha were chosen for comparison for the stand-scale study. Plots were selected based on aerial photographs from 1990, 1997, 2009 and 2012, and their status further verified in the field. Circular study plots of 0.05 ha in size were located in the center of bark beetle gaps for the initial and advanced early-seral sites. Study plots for mature spruce stands were located using the National Park forest inventory grid (Konnert and Siegrist 2000), with the criteria of being spruce dominated and as close as possible to the selected bark beetle gaps. The study plots were distributed over the entire spruce-dominated area of the National Park (Fig 2.1).

Data collection

To assess the spatial distribution of the bark beetle gaps in the National Park, all gaps excluding those in the bark beetle management zone were digitized in a GIS-based study and measured using aerial photographs from 1997 and 2012. For the stand scale study, gap age was reconstructed using aerial photographs from the years 1990, 1997, 2009 and 2012. The elevation of each study plot center was extracted from a digital elevation model (DEM) with an error of < 1 m. Aspect and inclination of the plot were measured in the field. Data sampling in the field took place during the vegetation periods 2012 and 2013. Stand structural attributes were measured following a standard forest measurement protocol (Konnert and Siegrist 2000) and included tree bole location, diameter at breast height, and tree height measurements of all trees taller than two meters in height (hereafter referred to as “trees”) on the 0.05 ha study plots (Winter et al. 2015). Existing allometric equations for the region were used to calculate living and dead wood volume (Kennel 1973). Distance to the nearest seed tree was estimated for the main tree species on each study plot up to a distance of 200 m.

The relative amount of direct radiation compared to open field conditions (direct site factor – DSF) was estimated using hemispherical photography. In each plot eight 1 m² fixed position subplots were created and one picture taken on each during overcast sky conditions with a lens height of one meter above ground. The pictures were analyzed using the WinSCANOPY software (Regent Instruments Inc. 2003). The threshold grey scale values separating sky, forest, or slope pixels were defined via calibrated segmentation (Wagner 1998; 2001).

For recording climate attributes, temperature loggers (HOBO U23 Pro v2) were installed in 32 plots (in each two of the six replications per plot category). They were mounted with one sensor in a radiation shield one meter above ground and one sensor five cm below ground and logged air and soil temperature every 30 minutes from June 2012 to October 2014. Days with a difference between minimal and maximal soil temperature of less than 0.2 °C were defined as days with snow cover on the ground. This corresponded very well (Pearson Correlation Coefficient R: 0.92) with the optical

determination of snow days with the soil temperature time series. Type and thickness of humus layer and soil were assessed beside each 1 m² subplot. Within these subplots, mean height of the herb layer was measured and the ground cover was assessed in 5 % classes distinguishing among the following categories: rock, gravel, mineral soil, humus, litter, bark, moss layer, herb layer, dead wood, living wood and branches.

Within each main 500 m² plot, tree regeneration was measured on one of three different subplot sizes in dependence upon its height. Seedlings and saplings up to 20 cm height (hereafter referred to as “small regeneration”) were recorded on the eight 1 m² subplots, saplings between 20 and 50 cm height (hereafter referred to as “medium regeneration”) were recorded on a 50 m² subplot, and saplings between 50 and 200 cm height (hereafter referred to as “large regeneration”) were recorded on a 150 m² subplot (see Fig. 2.1). For each of the regeneration individuals within the three subplot categories further variables were recorded: height, annual height increment of the last five years, diameter at root collar, vitality, visible biotic (including browsing) or abiotic damages, and the substrate on which they were found (e.g., dead wood, litter, herb layer). The age of the regeneration was determined by counting the shoot internodes. In older saplings, and where shoot damages have resulted from terminal browsing this method can lead to imprecise estimates. However more destructive alternatives were not feasible due to the long-term monitoring intention of this study. It has been demonstrated that this method can give rise to an imprecision in tree age estimation of up to 5 years (Batllori and Gutiérrez 2008). In addition, all vascular plants were mapped and assigned cover-abundance scores on the 500 m² plots following the method of Braun-Blanquet (1964).

Seed availability over time was derived from data concerning fructification of the main tree species. For the Austrian part of the Northern Limestone Alps data was available from the Austrian Research Centre for Forests (BFW) (Litschauer 2014) and this conformed to the time series for Germany of Konnert et al. (2014).

Statistical analysis

To assess horizontal stand structure, the aggregation index R of Clark and Evans (1954) was calculated for the spatial distribution of live trees (> 2 m tree height) within each plot. The Cumulative Distribution Function method (Baddeley et al. 2014) was used to correct for edge effects. Values of $R > 1$ indicate a regular/dispersed distribution relative to a wholly random one, while values of $R < 1$ suggest a clustered pattern. Species compositions were calculated for each height class of regeneration and for mature trees as shares of the stem numbers.

The assumption of independence between the three successional stages, the elevation zones and each of the response variables was assessed by means of resampling-based multiple testing (Westfall

and Young 1993). In this procedure the p -values obtained are adjusted for multiple comparisons utilizing a step-down max-T approach (Algorithm 2.8 in Westfall and Young 1993). For each response variable, a post-hoc test (Tukey all-pair comparisons) was applied additionally in order to assess the differences of the rank transformed response variables between each pair of categories.

To assess whether a regeneration individual germinated before or after an episode of bark beetle induced spruce dieback, the age of each individual was linked to the year of the disturbance event at each specific site. In this study, all regeneration individuals and trees that were present before the relevant disturbance event are referred to as advance regeneration.

To compare the tree species composition between advanced early-seral stage plots, samples were ordered by dissimilarity using the Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) technique (Legendre and Legendre 1998). The species abundance matrix differentiates the six most common tree species (*Picea abies*, *Larix decidua*, *Acer pseudoplatanus* L., *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior* L. and *Sorbus aucuparia* L.) and four height classes (0-20 cm, 20-50 cm, 50-200 cm, > 200 cm). Abundances of tree species per height class were log-transformed prior to ordination in order to approach a normal distribution. The NMDS based on rank orders, was calculated with Bray-Curtis distances (Legendre and Legendre 1998), ordering species and sites in a two-dimensional scale. Additionally, the unconstrained ordination graph was overlaid with environmental variables to quantify their impact to the tree species composition. For this purpose, aspect was transformed from the units of degrees to ecologically more meaningful values ranging from 0 (south-south-west) to 2 (north-north-east) following the method of Beers et al. (1966). Ground cover percentage values were transformed using arc-sinus square-root transformation (Sokal and Rohlf 1995) before analysis in order to decrease variations in the center span while emphasizing changes close to the limit (0 or 100).

Browsing is a key threat for regeneration and can interfere significantly with the disturbance-driven processes (Ammer 1996a; Prietzel 2010). In order to include browsing pressure as an independent environmental variable in the analysis, we integrated regeneration data from the second (1995-1997) and third (2010-2012) National Park forest inventories (for method see Konnert and Siegrist 2000). This data included information on the percentage of browsed individuals per inventory plot and inventory period. Using this, a mean browsing percentage was calculated for each study plot by averaging the values of all inventory plots within a 10 ha radius of a plot (around 10 inventory plots). Each plot was subsequently assigned to one of the following 5 browsing classes: 1: 0 %, 2: 0-5 %, 3: 5-15 %, 4: 15-50 %, 5: 50-100 % of tree seedlings/saplings browsed. However, the share of the lesser browsed Norway spruce within the regeneration during the second inventory in the 1990s was much higher than during the third inventory period (most likely due to higher ungulate densities hindering successful regeneration of other species), feigning lower browsing pressure for that period. Taking

only the browsing values of Norway spruce into account did not allow a spatial differentiation of browsing pressure due to the generally low percentages of Norway spruce seedlings browsed. Excluding Norway spruce seedlings obstructed information for the high montane and subalpine zones, where Norway spruce is the dominant species. Due to these limitations, browsing pressure could only be effectively included in the analyses for the current period (forest inventory III: 2010-2012).

To explore relationships among all explanatory variables a correlation matrix was calculated using non-parametric Spearman rank correlation coefficients. Variables that were highly correlated with each other ($r > 0.6$) were eliminated from further analysis to avoid multicollinearity. The remaining environmental variables were fitted onto the NMDS ordination with maximum correlation to the NMDS pattern. A permutation test (100,000 repetitions) was carried out to test the hypothesis of a relationship among the environmental variables and the tree species composition (Oksanen et al. 2012).

All statistical calculations and the creation of figures 2.3 – 2.7 took place in the statistical framework R 3.1.0 using the add-on packages “multcomp” (for general parametric modeling, Hothorn et al. 2013), “spatstat” (for spatial point pattern analysis, Baddeley et al. 2014), “vegan” (for community ecology analyses, Oksanen et al. 2012), and “coin” (for permutation tests, Hothorn et al. 2014). The level of significance for all statistical inferences was defined with $\alpha \leq 0.05$.

Results

Site conditions

The mean bark beetle induced gap size in the unmanaged part of the National Park derived from the aerial photographs in the GIS-based study was 0.07 ha (twofold standard error: ± 0.01 ha) on the 1997 image and 0.29 ha (± 0.04 ha) on the 2012 image. 99 % of the gaps (equals 85 % gap area) were smaller than 0.5 ha in the 1990 infestation period, while 86 % of the gaps (equals 38 % of gap area) were smaller than 0.5 ha on the 2012 image (Fig. 2.3). In total, bark beetle infestation caused the mortality of around 30 ha of forest between 1990 and 1997, and 260 ha between 2007 and 2012 excluding the bark beetle management zone. The assignment of an exact year of infestation to individual gaps was not possible due to a lack of aerial photographs for the years between 1990-1997 and 2007-2012. Gaps were scattered and distributed over almost the entire spruce-dominated forest area (see Fig. 2.1).

On the stand scale, most condition metrics changed significantly with bark beetle induced spruce dieback, but stayed at similar levels over the first 25 years of succession following dieback

(Table 2.1). Crown cover, solar radiation, live tree volume and height of ground vegetation differed significantly between the mature stand and the two early-successional stages at all elevations. Plots affected by bark beetle had lower crown cover and stand volume than the mature plots, significantly higher direct radiation at the forest floor, and increased ground vegetation height. At all elevations litter cover tended to be lower in early-seral stages than in mature stands, but only the high montane zone showed significant differences. Microclimatic conditions did not show any significant differences among the three successional stages. By trend, the post-disturbance stages revealed a longer duration of snow cover and a higher fluctuation of daily air temperature during the vegetation period. There were no significant differences in humus depth (Table 2.1) or proportions of humus types among the three successional stages.

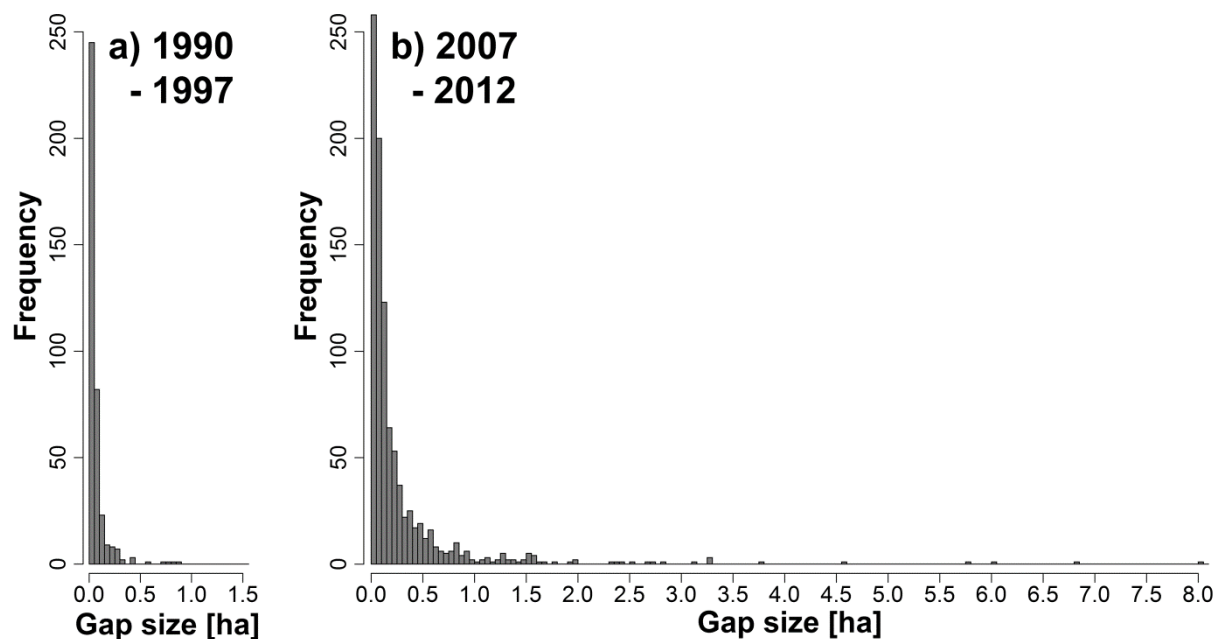


Fig. 2.3 Size frequency distribution of bark beetle gaps outside the bark beetle management zone of the Berchtesgaden National Park originating a) from 1990 to 1997 b) from 2007 to 2012.

Abb. 2.3 Häufigkeitsverteilung der Flächenausdehnung des Borckenkäferbefalls außerhalb des Maßnahmenbereichs Borckenkäferbekämpfung in den Zeiträumen von a) 1990 bis 1997 b) 2007 bis 2012.

Table 2.1 Mean and twofold standard error (*in parentheses*) of structural attributes within plots (0.05 ha) of the three successional stages. Length of vegetation period is defined as days with a mean air temperature > 5 °C. Different lower-case letters indicate significant differences for the structural attributes among the three successional stages and elevations

Tabelle 2.1 Mittelwert und zweifacher Standardfehler (*in Klammern*) der Strukturattribute innerhalb der Probeflächen der drei Sukzessionsstadien. Die Länge der Vegetationsperiode ist als Anzahl Tage mit einer mittleren Lufttemperatur > 5 °C definiert. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede der Strukturattribute zwischen den Sukzessionsstadien und Höhenstufen.

	Crown cover [%]	DSF [%]	Stand volume [m ³]	C & E Index	Snow cover ^a [days]	Vegetation period ^b [days]	Daily temperature fluctuation ^c [°C]	Litter cover [%]	Ground vegetation height [cm]	Humus depth [cm]
Montane				-						
Mature	62 (5.1) a	29 (3.1) a	487 (125) a	0.85 (0.08) a	92 (61) a	208 (11) a	7.7 (0.5) ab	24 (9.6) ab	13 (1.8) a	7 (2.1) a
Initial early-seral	18 (6.5) c	41 (3.5) b	71 (44) b	0.76 (0.20) ab	110 (29) ab	202 (6) ac	8.1 (0.5) ab	21 (11.9) a	16 (4.3) ab	8 (4.7) a
Advanced early seral	37 (12.7) ac	41 (3.2) b	38 (25) b	0.73 (0.11) ab	113 (16) ab	201 (12) ac	9.5 (1.3) b	19 (7.5) a	29 (6.8) bc	5 (2.2) a
High montane										
Mature	62 (4.8) a	27 (2.3) a	695 (249) a	0.88 (0.05) a	124 (12) ab	184 (7) ab	6.0 (0.6) a	45 (10.9) b	10 (1.8) a	11 (3.9) a
Initial early-seral	13 (6.1) c	42 (3.2) b	64 (52) b	0.58 (0.16) b	126 (18) ab	183 (7) ab	7.4 (2.0) ab	26 (8.2) ab	23 (7.0) bc	13 (5.3) a
Advanced early seral	23 (7.9) bc	44 (5.4) b	72 (42) b	0.56 (0.11) b	133 (16) ab	183 (7) ab	7.6 (1.4) ab	12 (4.5) a	30 (8.3) b	10 (3.6) a
Subalpine										
Mature	50 (3.4) ab	28 (3.8) a	565 (147) a	0.73 (0.09) ab	142 (5) ab	161 (8) b	6.6 (0.5) a	26 (6.4) ab	13 (2.1) ac	11 (2.8) a
Initial early-seral	18 (6.0) c	42 (5.2) b	32 (27) b	0.47 (0.16) b	140 (22) b	164 (13) bc	7.6 (0.5) ab	20 (7.7) ab	25 (4.5) b	13 (6.0) a

DSF: Fraction of direct radiation reaching ground; C & E: Clark and Evans Aggregation Index R;

^a Winter 2012/13; ^b 2013; ^c mean daily fluctuation between minimum and maximum temperature (May – September 2013)

For spruce, more than 90 % of the nearest seed trees were found within 50 m of the center of the infested study plots at all elevations (Table 2.2). In contrast, seed trees of silver fir were further than 200 m from the plot in around 50 % of the subalpine and montane plots and in 75 % of the high montane plots. The frequency of closer seed trees increased slightly with elevation for European larch, but decreased with elevation for European beech, European ash and sycamore maple. For rowan, no seed tree was detected within a radius of 200 m for about 40 % of all plots (Table 2.2).

Table 2.2 Distance of nearest seed trees to infested study plots (initial early-seral and advanced early seral stage) separating five distance classes and seven main tree species. Values give the percentage [%] of study plots with seed trees within the given distance class

Tabelle 2.2 Entfernung der nächsten Samenbäume der sieben Hauptbaumarten zu den störungsbeeinflussten Probeflächen der beginnenden und fortschreitenden Sukzession (eingeteilt in fünf Entfernungsklassen). Die Tabellenwerte entsprechen dem Anteil [%] der Probeflächen mit Samenbäumen innerhalb der entsprechenden Entfernungsklasse.

	<i>Picea abies</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Acer pseudopl.</i>	<i>Sorbus auc.</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
Montane							
within plot	42 %	4 %	25 %	33 %	25 %	4 %	0 %
12.6 - 50 m	50 %	13 %	29 %	21 %	38 %	4 %	13 %
50 - 100 m	8 %	13 %	17 %	0 %	13 %	4 %	4 %
100 - 200 m	0 %	17 %	13 %	29 %	4 %	4 %	13 %
> 200 m	0 %	54 %	17 %	17 %	21 %	83 %	71 %
High montane							
within plot	50 %	8 %	33 %	0 %	13 %	0 %	0 %
12.6 - 50 m	42 %	4 %	33 %	25 %	13 %	8 %	0 %
50 - 100 m	8 %	4 %	21 %	13 %	17 %	0 %	0 %
100 - 200 m	0 %	8 %	8 %	8 %	4 %	4 %	0 %
> 200 m	0 %	75 %	4 %	54 %	54 %	88 %	100 %
Subalpine							
within plot	50 %	8 %	25 %	0 %	0 %	0 %	0 %
12.6 - 50 m	42 %	33 %	17 %	17 %	25 %	8 %	0 %
50 - 100 m	8 %	17 %	25 %	0 %	17 %	0 %	0 %
100 - 200 m	0 %	0 %	25 %	17 %	8 %	0 %	0 %
> 200 m	0 %	42 %	8 %	67 %	50 %	92 %	100 %

Germination microsites

While the majority of small regeneration (< 20 cm) in the mature stage plots was found on litter covered microsites (~ 70 %), the importance of moss and dead wood as growing substrate increased in the initial early-seral and advanced early-seral stages (Fig. 2.4). Ground covered with rock or herbs always showed lower regeneration densities than would be expected with equal spatial distribution of regeneration individuals (Fig. 2.4).

Larger saplings may actively affect the substrate they grow in, such as through increased litter production. However, more than 95 % of the medium and large regeneration in each of the successional stages did not grow on special substrates such as dead wood or root plates but on litter or in the moss or herb layers (data not shown).

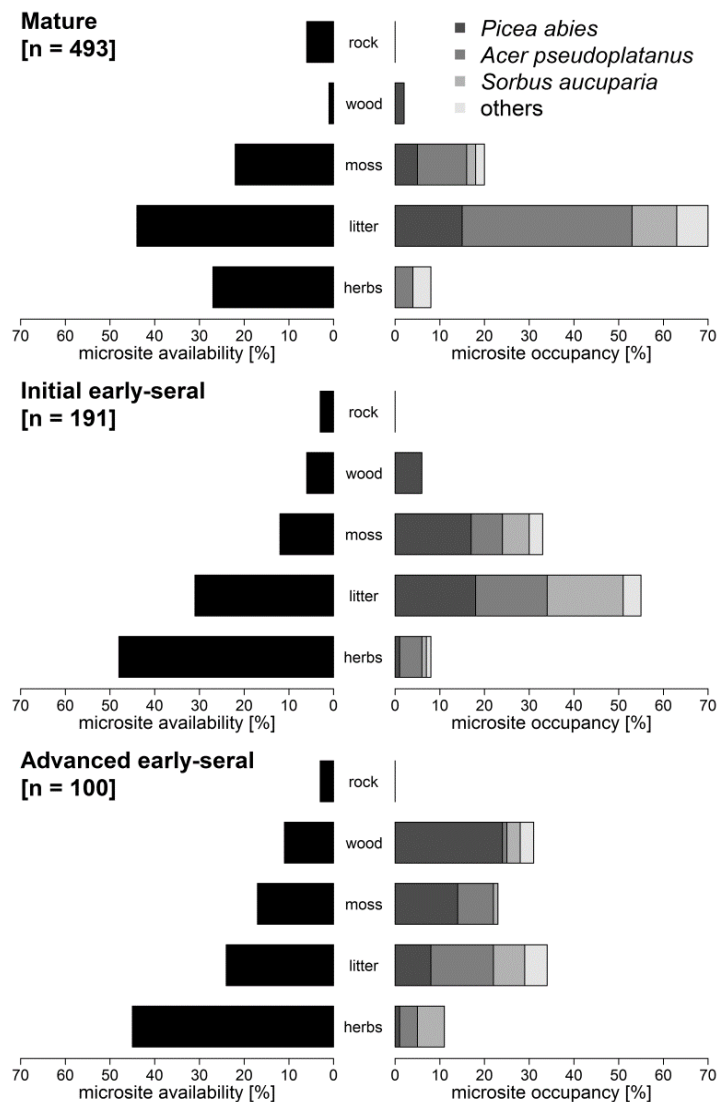


Fig. 2.4 Frequency of microsite availability (relative ground cover) and microsite occupancy for seedlings and saplings (0-20 cm tree height). [n =] gives the number of regeneration individuals included in the analyses. The “others” category includes regeneration individuals of *Larix decidua*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aria* and *Ulmus glabra*. The advanced early-seral stage includes the montane and high montane, but not the subalpine elevations.

Abb. 2.4 Relative Verfügbarkeit bestimmter Mikrostandorte und deren Nutzung als Keimstandort von Keimlingen und Anwuchs (0-20 cm Baumhöhe). [n =] bezeichnet die Anzahl der in die Auswertung integrierten Jungwuchsindividuen. Die Kategorie „others“ beinhaltet Jungwuchsindividuen von *Larix decidua*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aria* und *Ulmus glabra*. Die fortschreitende Sukzession beinhaltet die montane und hochmontane Höhenstufe, nicht aber die subalpine Höhenstufe.

Regeneration density and increment

Regeneration densities were highly heterogeneous among plots, even those of the same successional stage (Fig. 2.5, Table 2.3). Thus, densities of small and medium regeneration were not significantly different among the three successional stages but were generally on a high level with medium densities of up to 10,000 individuals per hectare on the montane plots. Large regeneration was found significantly more frequently in plots in the advanced early-seral stage and showed densities of around 5,000 individuals/ha in the montane zone and 1,000 individuals/ha in the high montane zone, both approximately 20 years after the disturbance event (Fig. 2.5).

Table 2.3 Mean regeneration density [n/ha], twofold standard error (*in parentheses*) and share [%] of the species of large regeneration individuals present in the three successional stages, separated for the altitudinal zones. The “Others” column includes regeneration individuals of *Sorbus aria*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Betula* spp. and *Salix* spp.

Tabelle 2.3 Mittlere Jungwuchsdichten [n/ha], zweifacher Standardfehler (*in Klammern*) und Baumartenanteile [%] des großen Aufwuchses (50-200 cm Baumhöhe) innerhalb der Sukzessionsstadien und Höhenstufen. Die Spalte „Others“ bezieht sich auf Anwuchs der Arten *Sorbus aria*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Betula* spp. und *Salix* spp.

	<i>Picea abies</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Acer pseudopl.</i>	<i>Sorbus auc.</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	Others	All species
Montane									
Mature	317(488) 62 %	0(0) 0 %	6(11) 0 %	83(120) 6 %	50(68) 4 %	6(11) 0 %	6(11) 17 %	128(232) 12 %	594(697) 100 %
Initial early-seral	334(273) 12 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	633(408) 45 %	500(300) 41 %	34(27) 1 %	0(0) 0 %	34(27) 1 %	1534(1034) 100 %
Advanced early seral	2267(1172) 43 %	11(22) 0 %	161(311) 4 %	3150(2949) 32 %	617(514) 10 %	195(225) 5 %	317(449) 4 %	122(101) 2 %	6839(3619) 100 %
High montane									
Mature	444(268) 97 %	6(11) 1 %	0(0) 0 %	17(24) 2 %	6(11) 1 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	472(290) 100 %
Initial early-seral	28(31) 45 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	22(34) 17 %	33(48) 31 %	17(34) 8 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	100(106) 100 %
Advanced early seral	1022(587) 65 %	0(0) 0 %	161(147) 10 %	189(184) 14 %	195(240) 10 %	6(11) 1 %	0(0) 0 %	6(11) 0 %	1578(648) 100 %
Subalpine									
Mature	450(263) 80 %	94(189) 6 %	0(0) 0 %	89(125) 12 %	44(68) 3 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	678(390) 100 %
Initial early-seral	450(413) 67 %	0(0) 0 %	6(11) 1 %	650(1.228) 24 %	200(252) 8 %	0(0) 0 %	0(0) 0 %	11(15) 1 %	1317(1516) 100 %

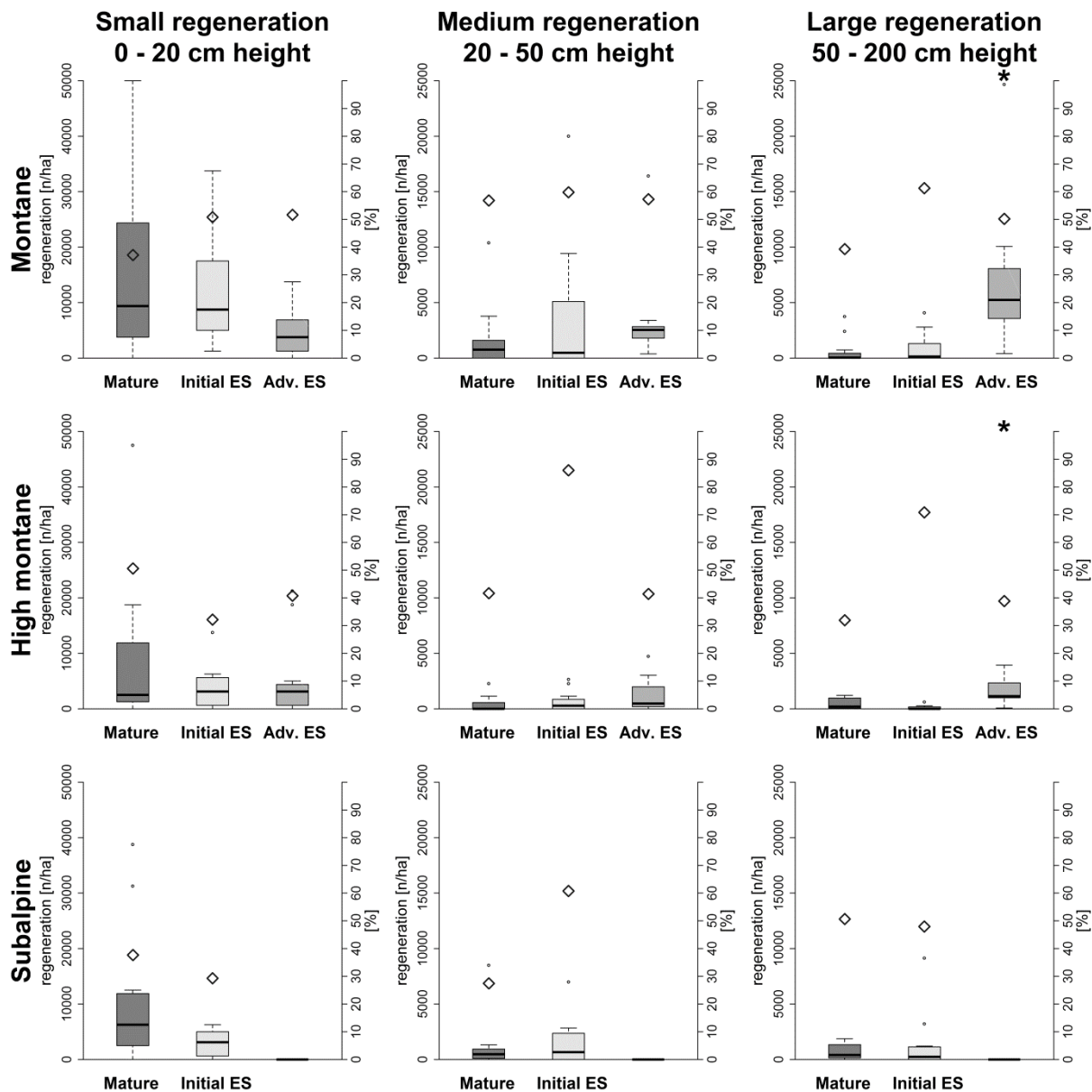


Fig. 2.5 Regeneration densities [n/ha] (boxplots) and mean ratio [%] of regeneration individuals with terminal browsing (rhombi) in the three successional stages (Initial ES: Initial early-seral, Adv. ES: Advanced early-seral) by altitudinal zone and regeneration size. Stars indicate significant differences in regeneration density among the successional stages. There are no significant differences in browsing intensity among the three successional stages.

Abb. 2.5 Jungwuchsdichten [n/ha] (Boxplot) und mittlerer Anteil [%] an Jungwuchsindividuen mit Terminaltriebverbiss (Raute) in den drei Sukzessionsstadien (Mature: Fichtenaltbestand; Initial ES: Beginnende Sukzession; Adv. ES: fortschreitende Sukzession) differenziert nach Höhenstufen und Jungwuchshöhenklassen. Die Sterne markieren signifikante Unterschiede an Jungwuchsdichten zwischen den Sukzessionsstadien. Es bestehen keine signifikanten Unterschiede im mittleren Anteil des Jungwuchses mit Terminaltriebverbiss zwischen den Sukzessionsstadien.

Approximately 50 % of all regeneration sampled had a damaged terminal shoot due to ungulate browsing (Fig. 2.5). There were no significant differences in mean browsing intensity among the three successional stages.

The mean annual height increment of large Norway spruce regeneration was significantly higher on the advanced early-seral stage plots compared to the mature plots in all years (2008-2012) and at all elevations. In most cases Norway spruce regeneration in the initial early-seral stage was not significantly different in mean annual height increment compared to those in the mature stage. The mean annual height increment of large sycamore maple regeneration at montane elevations was higher in both post-disturbance stages than in the mature stage during the past five years while in the high montane elevation it was higher only in years 2010 and 2012. Large rowan regeneration showed significantly higher increments on the early-seral plots in some years, but did not reveal a clear pattern. The height increment of all tree species was significantly correlated with the amount of direct radiation at the forest floor (data not shown).

Species composition and stand structure

Norway spruce, sycamore maple and rowan held the highest shares of the large regeneration (Table 2.3) with densities [n/ha] of all species decreasing with increased elevation. Due to the high between-plot variability, the only significant differences in species share were found in the high montane zone. Here there was a lower proportion of Norway spruce and a higher proportion of European larch in the advanced early-seral stage than in the mature stage. Also notable in the montane zone was that silver fir and European beech accounted for less than 1 % and less than 5% respectively of the regeneration found in the advanced early-seral stage (Table 2.3). In the tree layer at montane and high montane elevations, Norway spruce had a significantly lower mean share in the initial early-seral stage (66 %) and advanced early-seral stage (56 %), than in the mature stage (88 %). In contrast, European ash and rowan slightly increased their proportions along the chronosequence. Sycamore maple had a higher share in the initial early-seral stage (7 %) and advanced early-seral stage (15 %) than in the mature stage (3 %), but due to a large variation this can only be shown by trend ($p = 0.15$).

The NMDS based on rank abundances showed a differentiated pattern of tree species composition among the surveyed sites of the advanced early-seral plots. The non-metric fit of $R^2 = 0.95$, the linear fit of $R^2 = 0.72$ and the stress of 0.22 show a good fit of the ordination procedure in the two-dimensional scale. The sites were ordered to a large extent along two gradients as shown in Figures 2.6 a and 2.6 b: the first of these reaches from the high montane north facing plots to the montane south facing plots and constitutes a thermal gradient (upper left to lower right in Fig 2.6 a). The

second reaches from plots with low regeneration densities to those with very high regeneration densities and constitutes a regeneration density gradient (lower left to upper right in Fig 2.6 b). As shown in Figure 2.6 c, in both the regeneration and the tree layer *Larix* was associated with high montane plots, whereas *Fraxinus* and *Fagus* were associated with south-facing plots of lower elevations. *Acer* and *Sorbus* were most closely linked to those plots with high regeneration densities, and *Picea* fell in the center and did not reveal a clear alignment with either of the two gradients. In Figure 2.6 d the relationship of regeneration densities to overlaid environmental variables of each species is described by the angle and direction of arrows, while the degree of correlation is represented by the arrow length. The distance to the nearest seed trees of *Larix* was correlated with thermal gradient and was negatively linked to elevation and grass cover. The mean height of ground vegetation and the distance to the nearest *Acer* seed trees fell in the opposite direction on the regeneration density gradient. The browsing intensity parameter did not show enough of a correlation with the ordination to be included as an explaining environmental variable on the diagram.

All three successional stages exhibited horizontal clustering of trees within the plot (Clark and Evans value of $R < 1$). However, clustering was significantly more evident in the post-disturbance stages compared to the mature forests, at least in the high montane zone (Table 2.1).

Germination period

The ratio of regeneration individuals that germinated in advance of a disturbance event to those that germinated post-disturbance was significantly lower in the advanced early-seral stage than in the initial early-seral stage (data not shown). In the high montane plots of the advanced early-seral stage about 88 % of the large regeneration germinated after the spruce dieback. In the montane zone this figure was close to 100 % for those individuals measured in 2012/13 (Fig. 2.7). The single older trees in both zones were either Norway spruce of the former secondary tree layer, mature sycamore maple trees or regeneration individuals that germinated shortly before the spruce dieback. At montane elevations, regeneration germination rates increased steadily following the disturbance event with the majority of individuals originating between 2003 and 2006 (7 to 11 years post-disturbance). In contrast, the high montane elevations showed a much more pronounced pulse in germination rate between 2007 and 2009 (12 to 14 years post-disturbance) (Fig. 2.7). The share of Norway spruce in the regeneration increased, by trend, over time.

The mean percentage of regeneration individuals germinating prior to 1993 (before the first infestations) was not significantly different among successional stages. Even in plots of the mature

stage, which were unaffected by the bark beetle infestations, more than 80 % of the regeneration individuals measured in 2012/13 germinated after 1993 (data not shown).

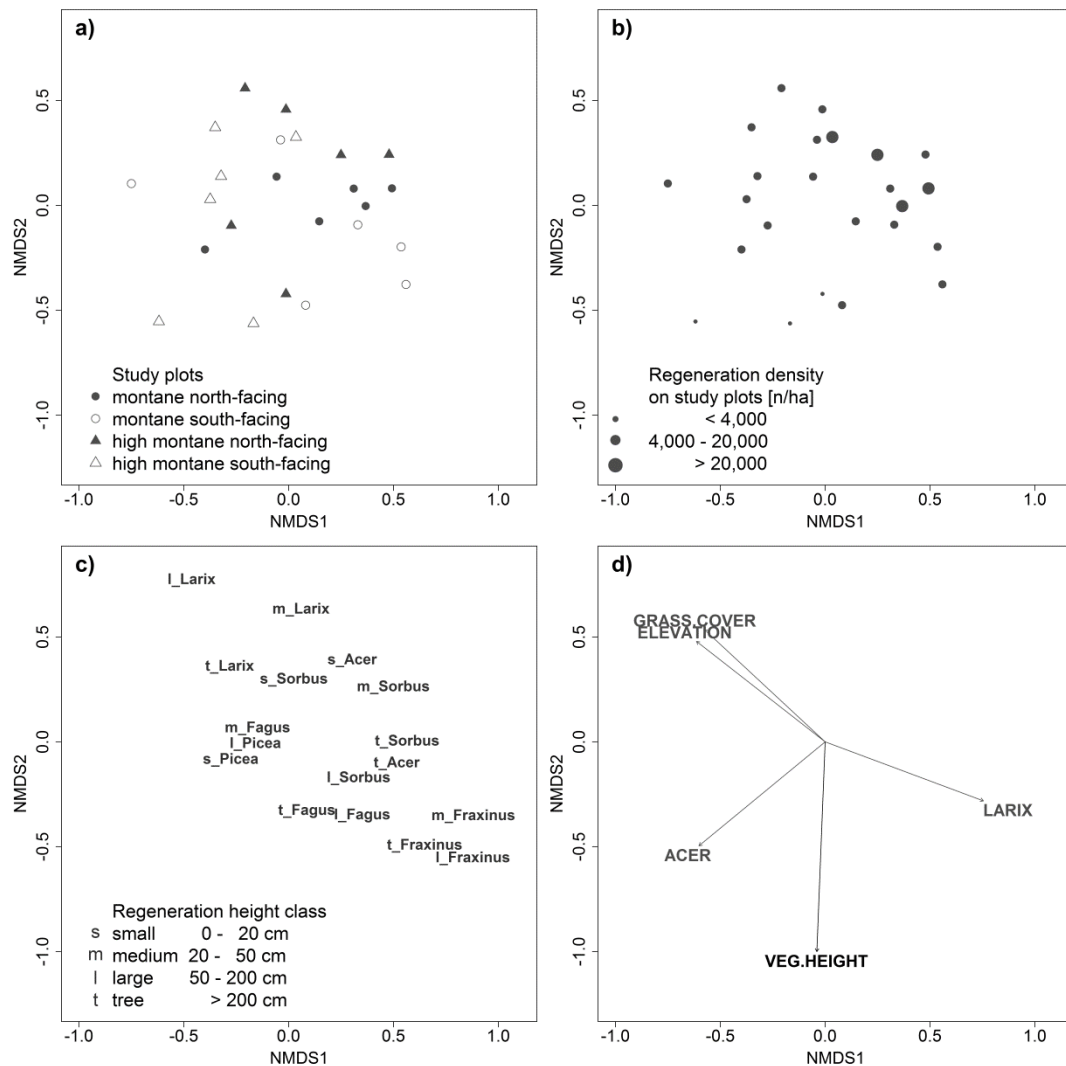


Fig. 2.6 NMDS ordination diagram of study plots (symbols; a & b), tree regeneration (lower case; separating height classes and tree species; c) and environmental variables (upper case; d). The species names in upper case (e.g., LARIX) represent the distance of the nearest seed trees of the species to the study plots. The environmental variable printed in black corresponds significantly to the unconstrained NMDS ($p < 0.05$), those printed in grey represent only trends ($p = 0.10$).

Abb. 2.6 NMDS Ordination der Probeflächen (Symbole; a & b), des Jungwuchses (Kleinbuchstaben; unterschieden nach Höhenklassen und Baumarten; c) und relevanter Umweltparameter (Großbuchstaben; d). Die in Großbuchstaben dargestellten Gattungsnamen (z.B. LARIX) bilden die Entfernung des nächsten potentiellen Samenbaums dieser Art zur Probefläche ab. Der in schwarz dargestellte Umweltparameter korreliert signifikant mit der NMDS Ordination ($p < 0,05$), die in grau dargestellten Umweltparameter korrelieren nur mit einem Signifikanzwert von $p = 0,10$.

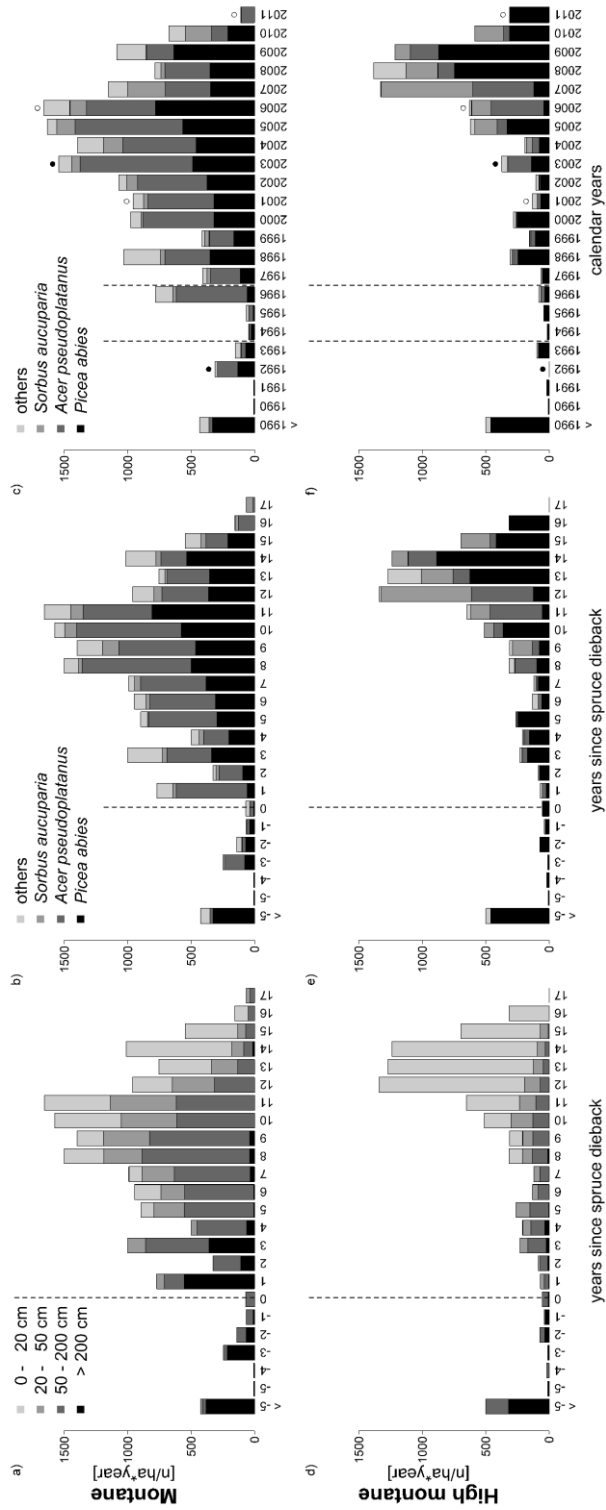


Fig. 2.7 Mean annual regeneration rates [n/ha*year] determined by backward calculation of the age of individuals present in 2012/13 in plots of the advanced early-seral stage. Graph a) and d) display the distribution of regeneration size classes in the montane and high montane zone, graph b) and e) display the tree species composition relative to the disturbance event, while graph c) and f) display the tree species composition relative to calendar years. The vertical dotted lines indicate the year/period of bark beetle infestation. The circles in graph C and F represent fructification years of spruce in the northern Alps (filled circle: full crop, hollow circle: medium crop). Tree species category “others” includes trees of *Larix decidua*, *Abies alba*, *Taxus baccata* L., *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aria*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Betula pubescens* Erh. and *Salix* spp.

Abb. 2.7 Mittlere Verjüngungsraten [n/ha*Jahr], die durch Rückrechnung des Alters der auf den Probestellen der fortschreitenden Sukzession zum Zeitpunkt der Aufnahmen 2012/13 vorhandenen Individuen ermittelte wurde. Graphik a) und d) stellen die Verteilung der Höhenklassen in der montanen und hochmontanen Stufe dar, Graphik b) und e) zeigen die Baumartenverteilung im Verhältnis zum Zeitpunkt des Störungsereignisses und Graphik c) und f) stellen die Baumartenverteilung mit Bezug zum Kalenderjahr der Keimung dar. Die senkrechten gestrichelten Linien zeigen den Zeitpunkt/-raum des Borkenkäferbfalls an. Die Punkte in Graphik c) und f) symbolisieren die Mastjahre der Fichte in den nördlichen Alpen (schwarzer Punkt: Vollmast, weißer Punkt: Teilmast). Die Kategorie „others“ beinhaltet folgende Baumarten: *Larix decidua*, *Abies alba*, *Taxus baccata* L., *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aria*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Betula pubescens* Erh. und *Salix* spp.

Discussion

Our study explored natural regeneration processes in a bark beetle disturbance-driven ecosystem. The findings demonstrate a clear alteration of environmental conditions and forest structures following severe bark beetle outbreaks, namely in reduced cover of living trees, increased light availability, and increased cover and height of ground vegetation. Although regeneration densities were heterogeneous among the study plots, the majority of plots were already relatively densely stocked twenty years after the dieback of the initial mature Norway spruce stands. Regeneration was clustered and dominated by sycamore maple and Norway spruce (Table 2.1 and 2.3, Fig. 2.7). Most notably, the proportion of the advance regeneration was negligible with the vast majority of seedlings germinating after the disturbance event. The findings suggest that in their capacity for regeneration, the studied mountain forests maintain a high degree of resilience in spite of bark beetle outbreaks. It may well be that this form of disturbance generates an acceleration in the transition from pure Norway spruce forests towards a more natural species composition. However, Norway spruce remains the dominant species and this will continue to be the case for the next generation at least. In the following section we discuss in detail the post-disturbance regeneration processes at different elevations.

Site conditions affecting natural regeneration

Our hypothesis that seedlings germinating after a disturbance event will be restricted to so called “safe sites” – specific microsites often at elevated or protracted positions on root plates or dead wood – was only partially reflected in our results. We found that the importance of dead wood as a growing substrate increased from the mature stage to the advanced early-seral stage for spruce regeneration (Fig. 2.4), especially in the high montane zone. Generally though, the vast majority of regeneration mapped 20 years after the spruce dieback did not grow on special substrates. Instead it was found on litter, or in the moss or herb layer. This is in accordance with results from high-elevation forests in British Columbia (Brang et al. 2003) where conifer regeneration on rotten wood exhibited higher germination densities but lower survival rates compared to ground seedbeds. Contrary to this results however, many studies in Central Europe underline the exceptional importance of dead wood for the regeneration process of Norway spruce in low and high mountain ranges (Jehl 2001; Meyer and Petersen 2003; Jonášová and Prach 2004; Kupferschmid and Bugmann 2005; Baier et al. 2007; Keidel et al. 2008). Norway spruce deadwood in our study was 17 to 25 years old and consisted not only of downed logs but also a considerable number of snags. It is well known that in boreal forests standing snags take much longer to decompose than downed logs (Storaunet and Rolstad 2002). Moreover, it may take several decades for a dead Norway spruce to fall and the time between fall and complete decomposition of a log is around 100 years (Storaunet and Rolstad

2002). It has also been shown that the degree of decomposition of Norway spruce wood best for conifer regeneration is reached 30-60 years following the death of a tree (Zielonka 2006). Therefore it seems likely that in our study area the importance of deadwood as a regeneration substrate will increase over the next decades, especially at higher elevations where bark beetle induced gaps are yet to be closed.

Mean height of ground vegetation, extent of grass cover, elevation, and distance to potential seed trees were all identified as main drivers of tree species composition and abundance (Fig. 2.6 a-d). Twenty years after the spruce dieback, the lowest regeneration densities were found at high elevations and in plots with grass dominated ground cover or distinct vegetation layers. This is in accordance with other literature (Baier et al. 2007). Higher elevations are characterized by longer snow cover, shorter vegetation periods (Table 2.1), generally harsher climates, and frequently by worse soil conditions. This leads to challenging conditions for both regeneration and tree growth (Körner 2007; Ellenberg and Leuschner 2010). Successful regeneration is further impeded by dense herb and grass layers which restrain the warm-up of the soil, cover seedlings under the litter layer during winter time, and compete for water, light and nutrients (Ott et al. 1991, Ammer 1996b; Brang 1996; Fischer 1998; Wohlgemuth et al. 2002). This is reflected in our data on germination substrates where herb covered ground always exhibited lower regeneration densities than would be expected with equal spatial distribution of regeneration (Fig. 2.4).

For Norway spruce, seed availability was not identified as an influential environmental variable effecting regeneration abundance in our study. This is highly plausible because 90 % of all infested study plots had a distance to the nearest seed tree of under 50 m (Table 2.2) and mean dispersal distance of spruce seeds is frequently cited as 30-50 m (e.g., Kutter and Gratzner 2006; Cremer et al. 2012). For larch and maple the impact of seed source distance is more significant. However, at least for larch, where the vector of *Larix* is directly opposite that of elevation (Figs. 2.6 c and 2.6 d), this result may only reflect the fact that larch naturally occurs more frequently in higher elevations (Ellenberg and Leuschner 2010). The low correlation of the browsing intensity parameter with tree species ordination is expected to be a result of an inappropriate method rather than representing the real situation. Although our ordination method does not express it for all species, the limited seed availability together with high ungulate densities is expected to be the main restriction to successful regeneration of European beech, sycamore maple, European ash and silver fir in the montane zone (Gill and Beardall 2001, Kutter and Gratzner 2006, Wagner et al. 2010).

We found a significant increase in annual height increment for Norway spruce, sycamore maple and rowan in the early-seral stages compared to the mature stage. This can be largely attributed to the increase in direct radiation available to the regeneration layer and the resultant enhanced growing

conditions for seedlings and saplings (Ammer 1996b; Senn and Schönenberger 2001; Diaci et al. 2005).

Development towards natural stand structures

The main natural forest type at middle elevations of the Northern Limestone Alps is mixed-montane European beech forest with Norway spruce and silver fir and this is also true of the study region (Köstler and Mayer 1974; Walentowski et al. 2006). In the past, high timber demand from the salt mining industry resulted in the loss of natural species composition and promoted pure Norway spruce stands throughout accessible areas (Knott et al. 1988; Konnert and Siegrist 2000). During the last 20 years, bark beetle induced spruce dieback has initiated a return towards mixed mountain forests. In accordance with our hypotheses significantly reduced proportions of Norway spruce were found in both regeneration and tree layers (Table 2.3). However, the proportions of the rather light demanding sycamore maple and rowan are expected to decrease during further succession (Hein et al. 2009; Höllerl and Mosandl 2009). The key species of the natural forest cover – European beech and silver fir – were largely missing. As stated above, we expect this to be due to a lack of seed trees in most stands and in the case of silver fir, compounded by high ungulate densities (Ammer 1996a; Motta 1996; Prietzel and Ammer 2008; Klopčič et al. 2010). It therefore appears that the natural remigration of European beech and silver fir into the stands in increasing proportions will take centuries rather than decades (Küßner 1997; Diaci 2002). Nevertheless the increasing proportion of deciduous trees – sycamore maple, rowan, European beech and European ash – may have already begun to influence stand climate, soil organic layer and habitat conditions. A preceding analysis (Winter et al. 2015) found an increase in species density of the herb and shrub layer and many additional faunistic species groups due to changed forest structures, increased dead wood, and light availability. It may be that the increased proportion of deciduous species has also enhanced this.

Our study clearly supported the hypothesis of increased horizontal structural heterogeneity within the stand following bark beetle outbreak, indicated by the significantly clustered Clark and Evans Aggregation Index in the early-seral stage plots. This spatial pattern is typically attributed to natural old-growth forests (Bauhus et al. 2009). However, there are limitations to the designation of old-growth structures because the distinctly different age structures of mature and early-seral stands makes comparison of long-term structural attributes difficult (Spies and Franklin 1991; Zenner 2000).

The disturbance regime in the Berchtesgaden National Park is driven by a combination of smaller-scale storm damage and bark beetle outbreak and results in a mosaic of standing and lying deadwood areas of different generations and sizes surrounded by undisturbed forest. This creates a forested landscape of exceptionally high structural heterogeneity. The pattern of bark beetle

disturbance is scattered and small-scale when compared to that found in other managed and unmanaged forest areas in Central Europe (e.g., Meyer and Petersen 2003; Lausch et al. 2011) and North America (e.g., Meddens et al. 2012; Meddens and Hicke 2014) (Figs. 2.1 & 2.3). The reasons behind these differences in spatial dispersion and dynamics are still largely unknown. One factor for the apparent resistance to large-scale dispersion of bark beetle in the Berchtesgaden Alps may be the high topographic heterogeneity of the area. Whatever the case, this spatial heterogeneity is recognized as having the potential to significantly improve wildlife habitat and future regulation of natural hazards, insects and pathogens (Turner et al. 2013).

Resilience capacity

Two decades after the bark beetle induced spruce dieback the majority of the montane study plots were already densely stocked with a new tree layer, while at high montane elevations there was only a patchy layer of regeneration (Table 2.3 and Fig. 2.5). Both levels of regeneration density are within the range of what is known from other unmanaged mountain forests in Central Europe following windthrow or bark beetle disturbance (Bauer 2002; Wohlgemuth et al. 2002; Meyer and Petersen 2003; Keidel et al. 2008; Jonášová and Prach 2004; Heurich et al. 2012). As discussed above it is expected that regeneration density will further increase as the decay stage of the fallen stems approaches the optimum for spruce germination (Zielonka 2006). The regeneration densities found support our hypothesis that altered site conditions following the bark beetle induced spruce dieback do not hinder natural regeneration processes.

Contrary to our expectations and the results of other studies (e.g., Bauer 2002; Rammig et al. 2006; El Kateb et al. 2009; Wild et al. 2014), the vast majority of the regeneration measured in 2012/2013 on the plots of the advanced early-seral stage was not composed of advance regeneration, but instead had germinated after the disturbance event (Fig. 2.7). It is possible that the method of age determination by counting shoot internodes may have caused imprecision in tree age estimation of up to 5 years (Batllori and Gutiérrez 2008). However, this does not undermine the finding that the majority of the present regeneration cohorts were established after the disturbance event.

We found high densities of small and medium regeneration even in mature stands (Fig. 2.5). If this situation accurately represents the conditions of the infested stands prior to the bark beetle attack a question arises over the fate of the pre-disturbance seedlings met on these plots. However, we interpret this to show that the conditions for successful establishment of tree seedlings under the canopy of the mature stand twenty years ago were much worse than today due to considerably higher browsing damages. Due to the chronosequence method applied here, losses of seedlings over time could not be detected. However, it is worth noting that the regeneration densities of plots

unaffected by disturbance increased from the second (1995-1997) to the third (2010-2012) National Park forest inventory (unpublished data). Thus we find it likely that enhanced growing conditions have been created by a change in hunting policy and the resulting decrease in ungulate densities. The peaks in germination rates (Fig. 2.7) might also indicate this change. The results support the well-established idea that forest ecosystems are highly resilient following disturbances providing browsing does not prohibit the establishment of new seedlings (Heinze et al. 2011; Pellerin et al. 2010). In our study this appears to be true both with and without the presence of advance regeneration. Globally, high browsing levels are found to simplify forest composition and structure and this in turn may cause reduced resilience to emerging stressors associated with climate change (White 2012). In addition, forests affected in this way are less able to provide ecosystem services such as carbon storage, biological diversity and forest products (Martin et al. 2011; White 2012).

Management implications

European beech and silver fir are currently missing in the non-natural pure spruce stands. The natural remigration of these species is likely to take several tree generations even though they would naturally characterize the majority of the mixed mountain forests. Conversion of these forests to a more natural species composition may become a key management target in part due to the increased recognition of climate change related threats. Forest managers will then need to implement active reintroduction measures in order to establish European beech and silver fir more quickly. In order for this to succeed any strategy must include the appropriate control of ungulate densities.

Most of the bark beetle gaps studied were already quite densely stocked two decades after the dieback of the mature stand. However, in comparison to planting, the natural regeneration process may partly delay establishment and canopy closure. This is particularly the case on high montane sites where germination depends heavily on the presence of deadwood substrate in an advanced state of decay (e.g., Zielonka 2006). The protracted and light dominated early-seral stages have been proven integral to the survival of the full range of organisms and functions associated with canopy-opening disturbances (Müller et al. 2008, Lehnert et al. 2013, Winter et al. 2015). Therefore, forest management could increase structural heterogeneity and enhance biodiversity through a reduction or delay in replanting of disturbed or logged forest sites.

As demonstrated in this study and many previous studies (e.g., Kupferschmid Albisetti et al. 2003; Jonášová and Prach 2004; Baier et al. 2007), the importance of retaining deadwood to support natural regeneration – as nutrient supply, growing substrate and barrier against snow movements – increases with altitude. Leaving snag stands unharvested in Norway spruce mountain forests is likely

to result in effective protection against rock fall and avalanche release for approximately 30 years (Kupferschmid Albisetti et al. 2003). Additionally, a high volume of dead wood enhances biodiversity of saproxylic species (Winter et al. 2015). The high regeneration ability following disturbance is proof of the high resilience of mountain forests. With controlled ungulate densities ensuring that regeneration persists, bark beetle infestations increase structural diversity of the studied mountain forests on both stand and landscape scales. Alongside a natural species composition, this structural diversity is a key part of ensuring resistance against natural disturbances on both scales. For the above reasons, we find that where possible integrating rather than eliminating the evolving forest gaps, deadwood and diversified environmental conditions left following bark beetle outbreak is a viable management option in the Northern Limestone Alps.

Acknowledgements

We are grateful to the numerous forest students who supported the inventory of stand and regeneration attributes in the field in 2012 and 2013. We also thank the Bavarian State Ministry for the Environment and Public Health (StMUG), for funding the research project “Forest dynamics following spruce bark beetle calamities in the National Park Berchtesgaden”. The origin of funding had no effect on the outcomes of this research. Finally, we thank Rob Coventry for very helpful linguistic corrections and two anonymous reviewers for valuable comments on a previous version of this manuscript.

References

- Ammer C (1996a) Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For Ecol Manag* 88 (1-2): 43–53. doi: 10.1016/S0378-1127(96)03808-X
- Ammer C (1996b) Konkurrenz um Licht. Zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. *Forstliche Forschungsberichte München* 158: 1-198
- Ammer C (1998) Die Fichte in der natürlichen Verjüngung des Bergmischwaldes. *AFZ-Der Wald* 8: 396–399
- Ammer C, Vor T, Knoke T, Wagner S (2010) Der Wald-Wild-Konflikt. Analyse und Lösungsansätze vor dem Hintergrund rechtlicher, ökologischer und ökonomischer Zusammenhänge. *Göttinger Forstwissenschaften* 5: 1-184
- Ammer C, Balandier P, Bentsen NS, Coll L, Löff M (2011) Forest vegetation management under debate: an introduction. *Eur J Forest Res* 130: 1–5. doi: 10.1007/s10342-010-0452-6
- Attiwill PM (1994) The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *For Ecol Manag* 63: 247–300. doi: 10.1016/0378-1127(94)90114-7
- Baddeley A, Turer R, Rubak E (2014) Package "spatstat" Spatial Point Pattern analysis, model-fitting, simulation, tests. Online: <http://cran.r-project.org>

- Baier R, Meyer J, Göttlein A (2007) Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *Eur J Forest Res* 126 (1): 11–22. doi: 10.1007/s10342-005-0091-5
- Batllori E, Gutiérrez E (2008) Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *J Ecology* 96: 1275–1288. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01429.x
- Bauer ML (2002) Walddynamik nach Borkenkäferbefall in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. Dissertation, Technische Universität München
- Bauhus J, Puettmann KJ, Messier C (2009) Silviculture for old-growth attributes. *For Ecol Manag* 258: 525–537. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.053
- Beers T, Dress P, Wensel L (1966) Aspect transformation in site productivity research. *J For Res* 64: 691–692
- Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB, Ferro CA, Frei C, Goyette S et al. (2007) Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81: 71–95. doi: 10.1007/s10584-006-9226-z
- Brang P (1996) Ansamungsgunst und Verteilung der Direktstrahlung in schlitzförmigen Bestandesöffnungen zwischenalpiner Fichtenwälder. *Schweiz Z Forstwes* 147 (10): 761–784
- Brang P (2001) Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. *For Ecol Manag* 145: 107–119. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00578-8
- Brang P, Moran J, Puttonen P, Vyse A (2003) Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse-logs. *The Forestry Chronicle* 79 (2): 273–279
- Braun-Blanquet J (1964) Pflanzensoziologie. 3rd edn. Springer, Wien, New York
- Bruehlheide H, Luginbühl U (2009) Peeking at Ecosystem Stability: Making Use of a Natural Disturbance Experiment to Analyze Resistance and Resilience. *Ecology* 90 (5): 1314–1325. doi: 10.1890/07-2148.1
- Clark PJ, Evans FC (1954) Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology* 35 (4): 445–453. doi: 10.2307/1931034
- Cremer E, Ziegenhagen B, Schulerowitz K, Mengel C, Donges K, Bialozyt R et al. (2012) Local seed dispersal in European silver fir (*Abies alba* Mill.): lessons learned from a seed trap experiment. *Trees* 26 (3): 987–996. doi: 10.1007/s00468-012-0676-9
- Diaci J (2002) Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *For Ecol Manage* 161: 27–38 doi: 10.1016/S0378-1127(01)00492-3
- Diaci J, Pisek R, Boncina A (2005) Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *Eur J Forest Res* 124 (1): 29–36. doi: 10.1007/s10342-005-0057-7
- Donato DC, Campbell JL, Franklin JF (2012) Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? *J Veg Sci* 23 (3): 576–584. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01362.x
- Dorren LK, Berger F, Imeson AC, Maier B, Rey F (2004) Integrity, stability and management of protection forests in the European Alps. *For Ecol Manag* 195 (1-2): 165–176. doi: 10.1016/j.foreco.2004.02.057

El Kateb H, Schölch M, Mosandl R (2009) Waldbau-Verfahren für den Bergmischwald Empfehlungen für die Praxis auf wissenschaftlicher Grundlage. *LWF aktuell* 71: 9–11

Ellenberg H, Leuschner C (2010) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Ulmer, Stuttgart

Fischer A (1998) Verjüngung und Wiederbewaldung in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald In: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (1998): Borkenkäferproblematik im Nationalpark Bayerischer Wald. Ergebnisse des internationalen Expertengremiums. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, Grafenau

Franklin JF, Spies TA, van Pelt R, Carey AB, Thornburgh DA, Berg DR et al. (2002) Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *For Ecol Manag* 155 (1-3): 399–423. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00575-8

Frehner M, Wasser B, Schwitter R (2005) Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald Wegleitung für Pflegemaßnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), Bern

Frich P, Alexander LV, Della-Marta P, Gleason B, Haylock M, Klein Tank A, Peterson T (2002) Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Climate Research* 19: 193–212. doi: 10.3354/cr019193

Gill RMA, Beardall V (2001) The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74: 209–218. doi:10.1093/forestry/74.3.209

Grimm V, Wissel C (1997) Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323–334. doi: 10.1007/s004420050090

Hartl-Meier C, Dittmar C, Zang C, Rothe A (2014) Mountain forest growth response to climate change in the Northern Limestone Alps. *Trees* 28: 819–829. doi: 10.1007/s00468-014-0994-1

Hein S, Collet C, Ammer C, Le Goff N, Skovsgaard JP, Savill P (2009) A review of growth and stand dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for Silviculture. *Forestry* 82 (4) 361–385. doi:10.1093/forestry/cpn043

Heinze E, Boch S, Fischer M, Hessenmöller D, Klenk B, Müller J et al. (2011) Habitat use of large ungulates in northeastern Germany in relation to forest management. *For Ecol Manag* 261: 288–296. doi: 10.1016/j.foreco.2010.10.022

Heurich M, Baierl F, Zeppenfeld T (2012) Waldentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald in den Jahren 2006 bis 2011. Ergebnisse der Luftbildauswertung und Hochlageninventur. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. Berichte aus dem Nationalpark 8/12

Höllerl S (2009a) Auswirkungen von waldbaulichen Maßnahmen auf die Stabilität (Resistenz und Elastizität) von Fichtenreinbeständen in der Bergmischwaldstufe der Bayerischen Alpen. Forstliche Forschungsberichte München 207: 1-268

Höllerl S (2009b) Berücksichtigung finanzieller Aspekte bei waldbaulichen Entscheidungen - eine Fallstudie für reine Fichtenbestände in der Bergmischwaldzone. *Forstarchiv* 80: 4–14

Höllerl S, Mosandl R (2009) Der Bergahorn im Bergmischwald – unübertroffen in seinem Verjüngungspotential. *LWF Wissen* 62: 24-29

Hothorn T, Bretz F, Westfal P, Heiberger RM, Schuetzenmeister A (2013). Package "multcomp" Simultaneous Inference in General Parametric Models. Online: <http://cran.r-project.org>

Hothorn T, Hornik K, van de Wiel, MA, Zeileis A (2014) Package "coin" Conditional Inference Procedures in a Permutation Test Framework. Online: <http://cran.r-project.org>

Jehl H (2001) Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (2001): Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. Wissenschaftliche Reihe 14

Jonášová M, Prach K (2004) Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering* 23 (1): 15–27. doi: 10.1016/j.ecoleng.2004.06.010

Kärvemo S, Rogell B, Schroeder M (2014) Dynamics of spruce bark beetle infestation spots: Importance of local population size and landscape characteristics after a storm disturbance. *For Ecol Manag* 334: 232–240. doi: 10.1016/j.foreco.2014.09.011

Keidel S, Meyer P, Bartsch N (2008) Regeneration eines naturnahen Fichtenwaldökosystems im Harz nach großflächiger Störung. *Forstarchiv* 79: 187–196

Kennel E (1973) Bayerische Waldinventur 1970/71 Inventurabschnitt 1: Großrauminventur Aufnahme- und Auswertungsverfahren. Forschungsberichte der Forstlichen Forschungsanstalt München 11

Klopčič M, Klemen J, Boncina A (2010) Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: are red deer an important factor? *Eur J Forest Res* 129: 277–288. doi: 10.1007/s10342-009-0325-z

Knott H, Bernhart A, Feulner M (1988) Geschichte der Salinenwälder von Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 12

Konnert V, Siegrist J (2000) Waldentwicklung im Nationalpark Berchtesgaden von 1983 bis 1997. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 43

Konnert M, Schneck D, Zollner A (2014) Blühen und Fruktifizieren unserer Waldbäume in den letzten 60 Jahren. *LWF Wissen* 74: 37-45

Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol Evol* 22 (11): 569–574. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.006

Köstler J, Mayer H (1974) Gutachten über die künftige Behandlung des Waldes im Alpenpark Berchtesgadener Land. München

Kräuchi N, Brang P, Schönenberger W (2000) Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *For Ecol Manag* 132: 73–82. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00382-0

Krehan H, Steyrer G (2006) Klimaänderung – Schadorganismen bedrohen unsere Wälder. *BFW-Praxisinformation* (10): 15–17

Kupferschmid AD, Bugmann H (2005) Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *For Ecol Manag* 205 (1-3): 251–265. doi: 10.1016/j.foreco.2004.10.008

Kupferschmid AD, Schönenberger W, Wasem U (2002) Tree regeneration in a Norway spruce snag stand after tree die-back caused by *Ips typographus*. *For Snow Landsc Res* 77 (1/2): 149–160

Kupferschmid Albisetti AD, Brang P, Schönenberger W, Bugmann H (2003) Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. *The Forest Chronicle* 79 (2): 247-252

Küßner R (1997) Secondary succession processes in spruce (*Picea abies*) stands of the eastern Erzgebirge - possibilities for silvicultural control and their relevance for an ecologically based forest conversion. *Forstwiss Cbl* 116 (2): 359-369

Kutter M, Gratzler G (2006) Neue Methoden zur Abschätzung der Samenverbreitungsdistanzen von Waldbäumen am Beispiel der Verbreitung von *Picea abies*, *Abies alba* und *Fagus sylvatica*. *Austrian Journal of Forest Science* 123 (3): 103–120

Lausch A, Fahse L, Heurich M (2011) Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *For Ecol Manage* 261: 233-245. doi: 10.1016/j.foreco.2010.10.012

Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam

Lehnert LW, Bässler C, Brandl R, Burton PJ, Müller J (2013) Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *J Nature Conserv* 21 (2): 97–104. doi: 10.1016/j.jnc.2012.11.003

Litschauer R (2014) Untersuchungen zur Samenproduktion österreichischer Waldbäume. BFW. Online: <http://bfw.ac.at/020/2259.html>. Assessed 20 October 2014

Martin TG, Arcese P, Scheerder N (2011) Browsing down our natural heritage: Deer impacts on vegetation structure and songbird populations across an island archipelago. *Biological Conservation* 144: 459–469. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.033

Meddens AJH, Hicke JA (2014) Spatial and temporal patterns of Landsat-based detection of tree mortality caused by a mountain pine beetle outbreak in Colorado, USA. *For Ecol Manage* 322: 78-88. doi: 10.1016/j.foreco.2014.02.037

Meddens AJH, Hicke JA, Ferguson CA (2012) Spatiotemporal patterns of observed bark beetle-caused tree mortality in British Columbia and the western United States. *Ecological Applications* 22 (7): 1876-1891

Meister G (1969) Überlegungen zur künftigen Betriebsgestaltung im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstwiss Centralbl* 88: 202-230

Meyer P (2013) Wie schnell werden Wirtschaftswälder zu Urwäldern? *AFZ-Der Wald* 24: 11–13

Meyer P, Petersen R (2003) Regeneration naturnaher Fichtenwälder nach großflächigen Störungen - Beispiele aus dem Harz. *Forst und Holz* 58 (13/14): 401–406

Motta R (1996) Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *For Ecol Manag* 88 (1-2): 93–98. doi: 10.1016/S0378-1127(96)03814-5

Müller J, Bußler H, Goßner M, Rettelbach T, Duelli P (2008) The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers Conser.* 17 (12): 2979–3001. doi: 10.1007/s10531-008-9409-1

Nationalpark Berchtesgaden (2001) Nationalparkplan. Nationalpark Berchtesgaden

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB et al. (2012) Package "vegan" Community Ecology Package. Online: <http://cran.r-project.org>

Ott E, Lüscher F, Frehner M, Brang P (1991) Verjüngungsökologische Besonderheiten im Gebirgsfichtenwald im Vergleich zur Bergwaldstufe. *Schweiz Z Forstwes* 142 (11): 879–904

Otto H-J (1994) Waldökologie. Ulmer, Stuttgart

Overbeck M, Schmidt M (2012) Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany). *For Ecol Manag* 266: 115–125. doi: 10.1016/j.foreco.2011.11.011

Papaik MJ, Canham CD (2006) Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. *Journal of Ecology* 94: 1011–1026. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01153.x

Pechmann H von (1932) Beiträge zur Geschichte der Forstwirtschaft im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstwiss Centralbl* 54: 605-622, 645-661, 693-709, 721-734.

Pellerin M, Saïd S, Richard E, Hamann J-L, Dubois-Coli C, Hum P (2010) Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *For Ecol Manag* 260: 429–437. doi: 10.1016/j.foreco.2010.04.031

Prietzl J (2010) Schutzwälder der Nördlichen Kalkalpen: Verjüngung, Mikroklima, Schneedecke und Schalenwild. Protection forests in the Northern Limestone Alps: stand regeneration, microclimate, snow cover and ungulates. *Swiss Forestry Journal* 161 (1): 12–22. doi: 10.3188/szf.2010.0012

Prietzl J, Ammer C (2008) Montane Bergmischwälder der Bayerischen Kalkalpen: Reduktion der Schalenwildichte steigert nicht nur den Verjüngungserfolg, sondern auch die Bodenfruchtbarkeit. *Allg Forst- u J-Ztg* 179 (5/6): 104–112

Puettmann KJ, Ammer C (2007) Trends in North American and European regeneration research under the ecosystem management paradigm. *Eur J Forest Res* 126 (1): 1–9. doi: 10.1007/s10342-005-0089-z

Rammig A, Fahse L, Bugmann H, Bebi P (2006) Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *For Ecol Manag* 222 (1-3): 123–136. doi: 10.1016/j.foreco.2005.10.042

Regent Instruments Inc (2003) WinScanopy 2003b for hemispherical image analysis. Québec. Online: <http://www.regentinstruments.com>

Roberts MR (2004) Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Can J Bot* 82 (9): 1273–1283. doi: 10.1139/B04-091

Schelhaas M-J, Nabuurs G-J, Schuck A (2003) Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology* 9: 1620–1633. doi: 10.1046/j.1529-8817.2003.00684.x

Schönenberger W (2002) Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first ten years after the 1990 storm Vivian. *For Snow Landsc Res* 77 (1/2): 61–80

Seidl R, Schelhaas M-J, Lindner M, Lexer MJ (2009) Modeling bark beetle disturbances in a large scale forest scenario model to assess climate change impacts and evaluate adaptive management strategies. *Reg Environ Change* 9: 101–119. doi: 10.1007/s10113-008-0068-2

- Seidl R, Schelhaas M-J, Lexer MJ (2011) Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology* 17 (9): 2842–2852. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x
- Seidl R, Schelhaas M-J, Rammer W, Verkerk PJ (2014) Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change* 4: 806–810. doi: 10.1038/NCLIMATE2318
- Senn J, Schönenberger W (2001) Zwanzig Jahre Versuchsaufforstung Stillberg: Überleben und Wachstum einer subalpinen Aufforstung in Abhängigkeit vom Standort. *Schweiz Z Forstwes* 152 (6): 226–246
- Sokal RM, Rohlf FJ (1995) *Biometry*. Freeman, New York
- Spandau L (1988) *Angewandte Ökosystemforschung im Nationalpark Berchtesgaden*. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 20
- Spies TA, Franklin JF (1991) The structure of natural young, mature, and old-growth Douglas-fir forests. In: Ruggiero LF, Aubry KB, Carey AB, Huff MH (Eds.) *Wildlife and Vegetation of Unmanaged Douglas-fir Forests*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-285: 91–110
- Storaunet KO, Rolstad J (2002) Time since death and fall of Norway spruce logs in lod-growth and selective cut boreal forest. *Can J For Res* 32: 1801-1812. doi: 10.1139/X02-105
- Swanson ME, Franklin JF, Beschta RL, Crisafulli CM, DellaSalla DA, Hutto RL et al. (2011) The forgotten stage of forest succession: early successional ecosystems on forest sites. *Front Ecol Environ* 9: 117–125. doi: 10.1890/090157
- Turner MG, Donato DC, Romme WH (2013) Consequences of spatial heterogeneity for ecosystem services in changing forest landscapes: priorities for future research. *Landscape Ecol* 28: 1081-1097. doi: 10.1007/s10980-012-9741-4
- Wäldchen J, Schulze ED, Mund M, Winkler B (2011) Der Einfluss politischer, rechtlicher und wirtschaftlicher Rahmenbedingungen des 19. Jahrhunderts auf die Bewirtschaftung der Wälder im Hainich-Dün-Gebiet (Nordthüringen). *Forstarchiv* 82: 35-47 doi: 10.2376/0300-4112-82-35
- Wagner S (1998) Calibration of grey values of hemispherical photographs for image analysis. *Agric For Meteorol* 90 (2): 103–117. doi: 10.1016/S0168-1923(97)00073-7
- Wagner S (2001) Relative radiance measurements and zenith angle dependent segmentation in hemispherical photography. *Agric For Meteorol* 107: 103–115. doi: 10.1016/S0168-1923(00)00232-X
- Wagner S, Collet C, Madsen P, Nakashizuka T, Nyland RD, Sagheb-Talebi K (2010) Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *For Ecol Manage* 259: 2172–2182. doi:10.1016/j.foreco.2010.02.029
- Walentowski H, Ewald J, Fischer A, Kölling C, Türk W (2006) *Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns Ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz*. 2nd edition. Geobotanica Verlag, Freising
- Westfall P, Young S (1993) *Resampling-based Multiple Testing*. John Wiley & Sons, New York
- White MA (2012) Long-term effects of deer browsing: Composition, structure and productivity in a northeastern Minnesota old-growth forest. *For Ecol Manag* 269: 222–228. doi: 10.1016/j.foreco.2011.12.043

Wild J, Kopecký M, Svoboda M, Zenáhlíková J, Edwards-Jonášová M, Herben T, Vandvik V (2014) Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *J Veg Sci* 25 (6): 1327–1340. doi: 10.1111/jvs.12189

Winter M-B, Ammer C, Baier R, Donato DC, Seibold S, Müller J (2015) Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *For Ecol Manag* 338: 32-45. doi: 10.1016/j.foreco.2014.11.019

Wohlgemuth T, Kull P, Wüthrich H (2002) Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *For Snow Landsc Res* 77 (1/2): 17–47

Zenner EK (2000) Do residual trees increase structural complexity in Pacific Northwest coniferous forests? *Ecological Applications* 10 (3): 800-810. doi: 10.2307/2641046

Zielonka T (2006) When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *J Veg Sci* 17: 739–746. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02497

Kapitel 3

Multi-taxon alpha diversity following severe bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase

Winter, M.-B., Ammer, C., Baier, R., Donato, D.C., Seibold, S., Müller, J. ¹

Forest Ecology and Management (2015) 338: 32–45.



Stadium der beginnenden Sukzession mit blühendem Fuchsschem Greiskraut (*Senecio ovatus*) im Watzmannkar, zwei Jahre nach Borkenkäferbefall (Foto: H. Maltan).

¹ Maria-Barbara Winter war für die Datenaufnahme, die Auswertung der Daten, die Aufbereitung der Ergebnisse und die Erstellung des Manuskripts verantwortlich. Christian Ammer, Roland Baier, Daniel Donato, Sebastian Seibold und Jörg Müller betreuten Datenauswertung und Manuskripterstellung.

Die Publikation ist hier um deutsche Übersetzungen des Titels und der Über- bzw. Unterschriften von Tabellen und Abbildungen erweitert.

Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase

Alpha-Diversität nach Borkenkäferbefall: Langjähriges Andauern einer struktur- und artenreichen frühsukzessionalen Phase

Maria-Barbara Winter^{a,b,*}, Christian Ammer^b, Roland Baier^a, Daniel C. Donato^c, Sebastian Seibold^{d,e}, Jörg Müller^{d,e}

^a Berchtesgaden National Park Administration, Doktorberg 6, 83471 Berchtesgaden, Germany. (Email: mbwinter@gmx.de, roland.baier@npv-bgd.bayern.de, Tel: +49 8652 9686131)

^b Department of Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany. (Email: christian.ammer@forst.uni-goettingen.de)

^c Washington State Department of Natural Resources, PO Box 47014, Olympia, WA, USA. (Email: daniel.donato@dnr.wa.gov)

^d Bavarian Forest National Park Administration, Freyunger Straße 2, 94481 Grafenau, Germany. (Email: sebastian-seibold@gmx.de, joerg.mueller@npv-bw.bayern.de)

^e Terrestrial Ecology Research Group, Department of Ecology and Ecosystem Management, Center for Food and Life Sciences Weihenstephan, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Germany

* Corresponding author

Abstract

Early-successional forest ecosystems developing after natural disturbances, such as fire, windthrow or insect outbreaks, can support high diversity of habitat structures, species and processes. However, the specific structural and multi-taxon responses that best define a distinct early-seral pre-forest phase, and the longevity of that phase, remain important research questions. To address these questions, we assessed stand structural heterogeneity and species density of various taxa across three biological kingdoms in the initial early-seral period (~3 years after severe bark beetle outbreak), advanced early-seral period (~17-25 years after severe bark beetle outbreak) and mature spruce forests in unmanaged montane/high-montane ecosystems in Southeastern Germany. We evaluated

the hypothesis that changes in structural heterogeneity and increases in diversity would peak in the initial stage and attenuate toward mature forest conditions by 17-25 years as the tree canopy closed.

We found a clear change in forest structural heterogeneity following the outbreak – most prominently in reduced cover and more clustered patterning of live trees, increased light availability, increased cover of shrubs and herbs, and high volume of dead wood. Most of these structural changes were not ephemeral after outbreaks, but remained high or even increased after multiple decades, suggesting persistence of early-seral heterogeneity well into succession.

Biodiversity as measured by species density and rarefaction curves showed variable responses to early-seral conditions depending on taxon and functional group. While some groups either showed no significant change with disturbance (e.g., most epigeic associated with the ground surface), or initially peaked after disturbance before declining quickly (e.g., saproxylic beetles specializing on fresh deadwood), several key groups showed maximum diversity in the advanced early-seral stage (e.g., herbs, herbivores, pollinators) – indicating that the timeframe over which increases occurred tended to be on the order of decades rather than years.

Our findings suggest that in unmanaged forests after bark beetle attack, a structurally complex phase prior to tree canopy closure can last several decades, and that many aspects of early-seral biodiversity and ecosystem function only fully develop given this extended time period. Where management of montane forests includes objectives for sustaining biodiversity, accommodating the protracted early-seral stage is important to supporting the full range of organisms and functions associated with canopy-opening disturbances.

Keywords: Homologous precocity; Structural heterogeneity; Arthropods; Vascular plants; Wood-decaying fungi; Berchtesgaden National Park

Zusammenfassung

Frühsukzessionale Waldökosysteme, die sich nach natürlichen Störungen, wie Feuer, Sturm oder Insektenbefall entwickeln, bergen oft eine Vielfalt an Prozessen, Habitatstrukturen und Arten. Die spezifischen Strukturen, die das frühe Sukzessionsstadium charakterisieren, der Effekt der Veränderungen auf verschiedene Artengruppen und der Zeithorizont, innerhalb dessen dieses Stadium dominiert, sind jedoch noch weitgehend unbekannt. Zur Bearbeitung dieser Fragestellungen wurden sowohl Bestandesstrukturen, als auch die Artenzahlen verschiedener Artengruppen von Pflanzen, Tieren und Pilzen in folgenden Entwicklungsstadien unbewirtschafteter Bergwälder der montanen/hochmontanen Höhenstufe in Südost-Deutschland untersucht: unbefallene sekundäre Fichtenaltbestände, Bestände der beginnenden Sukzession (ca. 3 Jahre nach Borkenkäferbefall) und

Bestände der fortschreitenden Sukzession (17-25 Jahre nach Borkenkäferbefall). Nach unserer Hypothese sind ein Anstieg der strukturellen Heterogenität und eine Zunahme der Artenvielfalt in der beginnenden Sukzession zu erwarten, die aber bereits in der fortschreitenden Sukzession durch Schließen des Kronendachs wieder zurückgehen.

Die Bestandesstrukturen zeigten deutliche Veränderungen durch den Befall. Im Wesentlichen waren dies: geringere Überschirmung und größere Klumpung des lebenden Bestandes, größerer Strahlungsgenuss am Waldboden, größere Deckung der Kraut- und Strauchschicht und hohe Totholzvorräte. Die meisten strukturellen Veränderungen waren jedoch nicht nur kurzfristig nach dem Befall vorzufinden, sondern zeigten auch zwei Jahrzehnte nach der Störung noch zunehmende oder erhöhte Werte, und deuten damit ein Andauern dieser frühsukzessionalen Vielfalt in die weitere Sukzession an.

Artenzahlen und Artenakkumulationskurven, als Messgrößen der Biodiversität, zeigten je nach Art und funktioneller Gruppe unterschiedliche Reaktionen auf die frühsukzessionalen Verhältnisse. Während bei manchen funktionellen Gruppen keine Veränderungen (besonders bei den bodenbesiedelnden Arten), oder nur ein kurzfristiger Anstieg mit anschließendem Rückgang (wie bei den auf frisch abgestorbenes Totholz spezialisierten Käferarten) zu beobachten waren, zeigten einige wichtige Gruppen die höchsten Artenzahlen im Stadium der fortschreitenden Sukzession (z.B. Gefäßpflanzen, Pflanzenfresser und Bestäuber). Dies deutet darauf hin, dass bei Artengruppen, die von dem Störungsereignis profitieren, nicht nur mit einem Anstieg der Artenzahlen über einige Jahre, sondern eher über mehrere Jahrzehnte zu rechnen ist.

Unsere Ergebnisse deuten an, dass die strukturreiche Phase in unbewirtschafteten Wäldern nach Borkenkäferbefall mehrere Jahrzehnte bis zum Schließen des Kronendachs andauern kann, und dass viele Aspekte der frühsukzessionalen Biodiversität und der Ökosystemfunktionalität sich nur vollständig entwickeln können, wenn dieser ausgedehnte Zeitraum auch zur Verfügung steht. Wo die Bewirtschaftung der Bergwälder auch den Erhalt der Biodiversität zum Ziel hat, ist es wesentlich, die vollständige Entwicklung der frühsukzessionalen Phasen zuzulassen, um das gesamte Spektrum der Organismen und Funktionen zu unterstützen, die auf diese offenen bis lückigen Bedingungen nach Störungen angewiesen sind.

Schlagwörter: Waldentwicklungsstadien, Strukturelle Heterogenität, Arthropoden, Gefäßpflanzen, Totholzbesiedelnde Pilze, Nationalpark Berchtesgaden

Introduction

Early-successional forest ecosystems have previously been considered as a short phase of stand initiation that plays only a minor role in ecosystem functioning and biodiversity (Bormann and Likens 1979, Franklin et al. 2002). However, young forest stands developing after natural disturbances, such as fire, windthrow or insect outbreaks, can support high diversity of habitat structures, species and processes – as such, this “forgotten stage of forest succession” has recently received much greater attention (Swanson et al. 2011). According to the habitat heterogeneity hypothesis, species diversity is positively correlated with habitat complexity (e.g., Tews et al. 2004, McElhinny et al. 2005). Indeed, in a recent extensive meta-analysis, Stein et al. (2014) showed a positive relationship between environmental heterogeneity and species richness across taxa, biomes and spatial scales. Thus, the high structural complexity characteristic of some early-seral post-disturbance forests (Donato et al. 2012) should also host high species diversity, as has been shown for insect communities after windthrow (Bouget and Duelli 2004).

The structural diversity of early-seral stands after disturbances is composed of legacies including dead wood derived from the pre-disturbance stand, the spatial and temporal variability of tree regeneration, and the co-dominance of diverse vegetation components including shrubs, herbs, and trees (Zenner 2005, Swanson et al. 2011, 2014). Structural variations in the initial successional stages may influence both biodiversity and forest development pathways over the longer term. According to the hypotheses posed by Donato et al. (2012), the rate and pattern of tree canopy closure following stand-replacing disturbances is a key factor: dense and synchronous tree establishment truncates the diverse early-seral phase quickly (‘conventional pathway’), while sparse or protracted tree establishment allows structurally diverse conditions to develop (‘analogous precocity pathway’ due to certain structural similarities to old forests) and, if tree canopy closure never occurs, this diversity may persist throughout succession to the old-growth stage (‘homologous precocity pathway’). These alternative pathways relate to the crucial question of longevity of the early-seral phase, which has conservation implications for species dependent on these ephemeral patches within larger landscapes (Swanson et al. 2014). Thus far, there have been few direct empirical tests of how various types of biodiversity develop and persist for multiple decades in early-seral forest communities – particularly the degree to which such biodiversity may indicate the persistence of structural complexity farther into succession than suggested by traditional models, which tend to focus solely on the conventional pathway of rapid uniform stand development (Donato et al. 2012).

Along with wildfire and windthrow, bark beetles (Curculionidae, Scolytinae) are one of the most important drivers of natural disturbances in forest ecosystems of the Northern Hemisphere. Between 1950 and 2000, bark beetles, mainly *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*, caused mortality

in about 2.9 million m³ of timber per year in European forests (Schelhaas et al. 2003). With changing climatic conditions, bark beetle activity is likely to increase when, under mild spring and dry summer conditions, species such as *I. typographus* and *P. chalcographus* are able to build up large populations even in high-elevation mountain forests (Krehan and Steyrer 2006, Jönsson and Barring 2011). Following large-scale bark beetle disturbances, tree canopy closure and live phytomass are diminished significantly due to the dieback of mature trees, leading to higher solar radiation to the ground, more extreme temperatures, increased cover and height of the understory and often accelerated nutrient fluxes in the soil (Sousa 1984, Roberts 2004, Swanson et al. 2011). At the same time, large amounts of dead wood are created (Donato et al. 2013). If no forest management such as salvage logging or planting is applied, this early-seral stage is likely to support light-, nutrient-, dead-wood- and flower-demanding species of arthropods and fungi, as well as disturbance-indicating autotrophs (Müller et al. 2008, 2010).

Biodiversity response can be measured in terms of alpha or beta diversity, reflecting, respectively, the number of species within a site or the differences in species composition among sites (Whittaker et al. 2001). In this study we focused on the alpha diversity response of several functional groups to canopy-opening by bark beetle outbreaks in the Alpine Berchtesgaden National Park, Germany. We assessed stand structure and species density of various taxa in mature spruce forests (no or only endemic beetle activity), initial early-seral vegetation (~ 3 years after severe bark beetle outbreak) and advanced early-seral vegetation (~ 17-25 years after severe bark beetle outbreak) in unmanaged montane and high montane forests. We tested the following hypothesis: relative to mature forests, changes in structural heterogeneity and increases in compositional diversity following disturbance are strongest in the initial early-seral stage, and attenuate to intermediate levels by ~ two decades (i.e., return toward pre-disturbance condition, consistent with a closed-canopy pathway) (Fig. 3.1). An alternative hypothesis states that structural heterogeneity and compositional diversity could remain elevated for several decades if an open-canopy pathway is followed for an extended period (Fig. 3.1). Our findings are then discussed in the context of management implications following severe beetle outbreaks in mountain forests.

Methods

Study area

The Berchtesgaden National Park, founded in 1978, is located in the south-eastern corner of Germany in the Northern Limestone Alps and covers an area of 20,800 ha (Fig. 3.2). With an altitudinal gradient from 603 m a.s.l. in the *Königssee* valley to 2,713 m a.s.l. at the top of the *Watzmann* massif, the mean annual temperature ranges from +7 °C to -2 °C. Annual precipitation

values vary between 1,500 and 2,600 mm. The mean duration of snow cover increases from approximately 110 days in the valleys to 200 days at 1,500 m a.s.l. and 270 days at 2,000 m a.s.l. (Spandau 1988). The main soil types are rendzic leptosols of intermediate and shallow soil depth, eutric leptosols (humus layer > 15 cm - 35 cm) on steep slopes and chromic cambisols on less steep slopes and in the valleys.

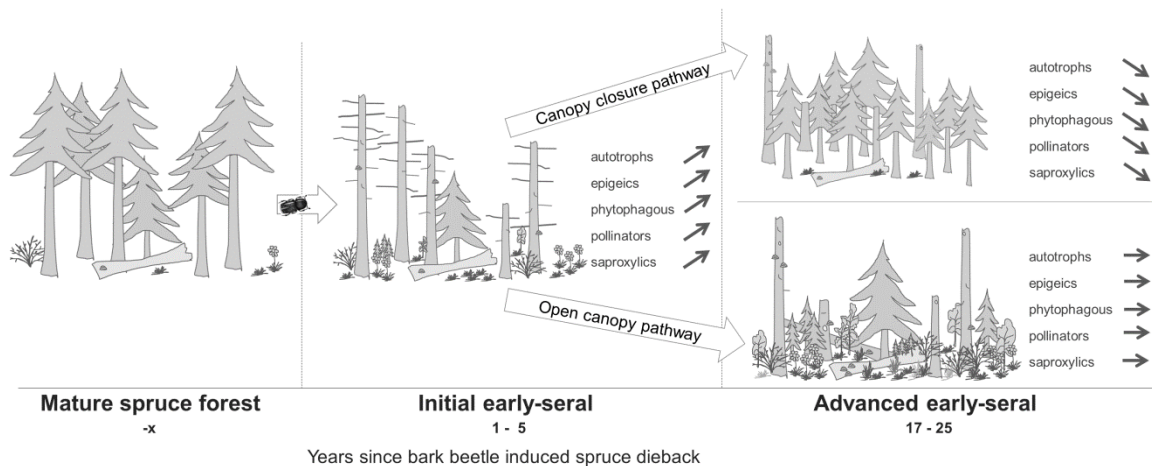


Fig. 3.1 Expected key structural elements and effects on alpha-diversity of different functional groups at three stages of forest succession before and after bark beetle induced spruce dieback.

Abb. 3.1 Erwartete Schlüsselstrukturen und Auswirkungen auf die Alpha-Diversität verschiedener funktioneller Gruppen in drei Entwicklungsstadien vor und nach Absterben von Fichtenaltbeständen durch Borkenkäferbefall.

The natural zonation of forest types in the region are mixed-montane European beech (*Fagus sylvatica*) forests with Norway spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba*) at middle elevations, followed by Norway spruce – European larch (*Larix decidua*) – Swiss stone pine (*Pinus cembra*) forests in the subalpine zone (Köstler and Mayer 1974). As a result of a high demand for wood for salt mining in the past, the natural composition of these forests was heavily altered by humans over centuries at accessible sites, favoring pure Norway spruce stands (Knott et al. 1988, Konnert and Siegrist 2000).

In contrast to managed forests characterized by active control, salvage logging and, when necessary, regeneration measures after bark beetle outbreaks, no manipulation of natural forest dynamics has been taking place on approximately 6,000 ha of forest in the core zone of the National Park since 1978. Following the winter storms *Vivian* and *Wiebke* in 1990, around 100 ha of spruce stands were affected by spruce bark beetles (primarily *I. typographus*) between 1990 and 1997, consisting of nearly 100 % mortality in patches of up to 1 ha in size. Dead trees were removed only within the bark beetle control zone of 1,900 ha at the border of the National Park in order to protect neighboring

private forests from bark beetle infestation (Fig. 3.2). The outbreak ceased naturally at the end of the 1990s (Nationalpark Berchtesgaden 2001). Contrary to the preceding events, the winter storms *Kyrill* in 2007 and *Emma* in 2008 caused the most disturbance in the core zone, where no management takes place. Since then, approximately 400 ha of spruce stands have been infested by bark beetles.

Study design

No investigations of forest dynamics have been conducted in the National Park following the disturbances that occurred in the 1990s. Therefore no true time series analyses can yet be performed to study successional processes. Instead, we sampled three different stages of forest succession for this study, representing a chronosequence of unmanaged forests that characterize natural dynamics following spruce bark beetle attack. The three stages are: undisturbed secondary spruce stands that are approximately 80-250 years old and potentially susceptible to bark beetle infestation (*mature stage*), stands affected by bark beetles within the last five years (*initial early-seral stage*) and stands infested in the 1990s (*advanced early-seral stage*). Each stage was replicated six times in each of two altitudinal zones (montane and high montane) and on both south- and north-facing slopes, for a total of 72 plots (3 stages x 2 zones x 2 aspects x 6 replications).

As the size of the 1990s bark beetle gaps rarely exceeded one hectare, only gaps with dimensions of 0.1 – 1.0 ha were chosen for comparison for this stand-scale study. Plots were selected using aerial photographs from 1990, 1997, 2009 and 2012, which were verified in the field. Circular study plots 0.05 ha in size were located in the center of bark beetle gaps for the initial and advanced early-seral sites. Mature spruce stands were represented by study plots located on those grid points of the National Park forest inventory (Konnert and Siegrist 2000) that were spruce-dominated and closest to the selected bark beetle gaps. Half of the study plots (category 1) were investigated in detail, with structural attributes and all diversity characteristics. On the study plots of category 2, only structural attributes and vascular plants were recorded, due to time and resource constraints. Study plots of both categories were distributed over the entire spruce-dominated area of the National Park (Fig 3.2). Study plots were selected among areas of known disturbance history regardless of apparent structural or compositional appearances, as such metrics of plant composition and forest structure were, like the animal and fungal metrics, true response variables.

Data collection

Stand structural attributes including live standing and dead wood volume were measured following standard forest measurement procedures on all study plots (Konnert and Siegrist 2000), including tree bole location, diameter at breast height and tree height measurements of all trees taller than two meters in height. Existing allometric equations for Bavaria were used to calculate living stand

and dead wood volume (Kennel 1973). The decay stage of dead wood was recorded in the field using a six-category classification scheme ranging from 0 (dying) to 5 (mostly decayed). Gap age was reconstructed and gap size was measured using aerial photographs. The relative amount of direct radiation compared to open field conditions (direct site factor – DSF) was estimated with hemispherical photography, taking eight pictures per plot during overcast sky conditions at fixed positions with a lens height of one meter above ground. The pictures were analyzed using the WinSCANOPY software (Regents Instruments Inc 2003). The threshold grey scale values separating sky, forest, or slope pixels were defined via calibrated segmentation (Wagner 1998, 2001).

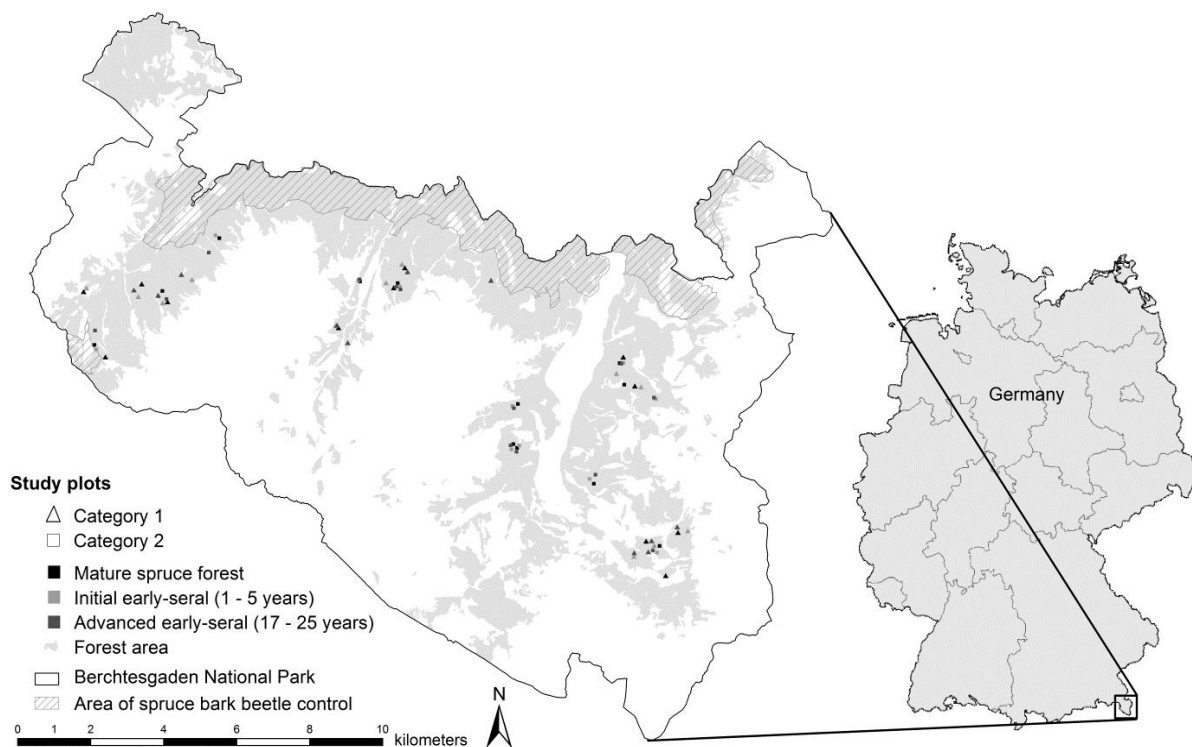


Fig. 3.2 Study area, Berchtesgaden National Park in South-Eastern Germany, showing the distribution of forest area and the location of the 72 study plots.

Abb. 3.2 Das Untersuchungsgebiet mit Ausdehnung der Waldfläche und Lage der 72 Probeflächen im Nationalpark Berchtesgaden im Südosten Deutschlands.

Vascular plants were mapped once on each of the 72 study plots in May to July 2012 or May to July 2013, by mapping all species and the area they cover in different layers on the plot (herb layer, shrub layer, tree layer) in seven cover classes, following the method of Braun-Blanquet (1964). Arthropods were sampled on the 36 category 1 study plots during the growing season of 2012 (May-September) using two pitfall traps and one flight interception trap per plot. The pitfall traps consisted of a 0.5 l plastic cup sunk into the ground, with rim leveled with the soil surface. Approximately 10 cm above the cup, a transparent plastic roof was attached to exclude rain water and to prevent a dilution or overflow of the preservative. The flight interception traps were constructed with a crossed pair of

transparent plastic shields (40 x 60 cm, with yellow tape at the lower end to attract flower-visiting species), a funnel with sampling jar at the bottom, and a plastic roof at the top. They were hung between two trees with an upper height of 1.3 m. Both trap types were filled with 2 % copper-sulfate solution as a killing and preserving agent. The traps were emptied monthly during the growing season and specimens of the different taxonomic groups (Coleoptera, Arachnida, Collembola, Heteroptera, Aculeata (without Formicidae), and Mollusca) were determined to the species level by external specialists. Wood-decaying fungi were sampled on the 36 category 1 study plots during a three-week period in August and September 2013. The macroscopic survey of fruiting bodies was standardized per plot to 90 minutes. First, the proportion of each dead wood substrate (tree, snag, log, stump, branches) was estimated per plot, followed by the sampling of each dead wood substrate representative to its occurrence on the plot, with as many objects as possible within the time frame. The fungi found were identified to species level in the field or in the laboratory.

Statistical analysis

The taxonomic groups were sorted into functional groups, depending on their main ecological features. The functional species groups assigned were autotrophs (primary producers; in our case: vascular plants), epigeics (organisms whose activities are concentrated above the soil surface), phytophagous (those that consume live plant matter), pollinators (vectors for pollen between plants or plant populations) and saproxylics (those dependent on dead wood) (Table 3.1). Beetle species present in several functional groups (e.g., *Stenurella melanura*, whose larvae develop in rotten wood and adults feed on pollen and nectar) were considered in each of the respective functional groups.

To assess horizontal stand structure, the aggregation index R of Clark and Evans (1954) was calculated for the spatial distribution of live trees within each plot, using the Cumulative Distribution Function method (Baddeley et al. 2014) to correct for edge effects. Values of $R > 1$ indicate a regular/dispersed distribution relative to random, while values of $R < 1$ suggest clustering of the trees on the plot relative to random. The mean tree height and the range between the first (Q_1) and the third (Q_3) quartile of tree heights per plot were calculated to analyze differences in vertical stand structure among the three successional stages. The cover of vegetation layers, given as percentage, was transformed with arc-sine square-root transformation before analysis (Sokal and Rohlf 1995).

The assumption of independence between the three succession stages and each of the structural response variables was assessed by means of resampling-based multiple testing (Westfall and Young, 1993). The p -values obtained by this procedure are adjusted for multiple comparisons utilizing a step-down max-T approach (Algorithm 2.8 in Westfall and Young, 1993). For each response variable,

a post-hoc test (Tukey all-pair comparisons) was applied additionally in order to assess the differences of the rank-transformed response variables between each pair of categories.

In order to use the same diversity measure for trap data (faunistic species groups) as for mapping data (vascular plants and wood-decaying fungi), species densities, which are the number of species per specified collection unit (here: study plot) (Magurran 2004), were used as a measure of alpha diversity in this study. Species densities, being count data, were tested with quasi-poisson models and a post-hoc test for differences among the successional stages, altitudinal zones and aspects. In a parallel analysis, we standardized the number of species observed to the number of individuals (for the abundance dataset of fauna), respectively records (for the presence-absence dataset of flora and fungi), sampled, using rarified species accumulation curves (Gotelli and Colwell 2001). We also calculated the inverse Simpson index ($1/D$) following Jost (2006), and compared it between the three successional stages; those results are not shown as they did not differ substantially from the analysis of species densities. Associations between structural, floristic, faunistic and fungal attributes were analyzed by calculation of Spearman's rank correlation coefficients (Sokal and Rohlf 1995).

To detect and describe associations between individual species and specific successional stage(s) an Indicator Species Analysis (Dufrêne and Legendre 1997) was calculated for all species of flora, fauna and fungi. This method produces an indicator value (IV) for each species by combining information on the concentration of species abundance in a particular stage and the constancy of occurrence of a species in a particular stage. Constancy describes the ratio of plots where the species is present; abundance depicts the sum of individuals (for fauna und fungi), or the area covered in m^2 for flora (calculated from the mean value of the Braun-Blanquet cover classes) of plots of a given successional stage. Indicator values were computed for each species in each stage and tested for statistical significance via 10,000 permutations. Species composition of vascular plants was analyzed additionally by calculating mean cover-weighted indicator values of light (L) and nutrients (N) per plot (Ellenberg and Leuschner 2010) and by evaluating the proportion of the plot area covered by plant species of different forest habitats (closed forest, forest gaps and edges, open area; Schmidt et al. 2011).

All statistical calculations were performed in statistical framework R 3.1.0 using the add-on packages "vegan" (for community ecology analyses; Oksanen et al. 2012), "multcomp" (for general parametric modeling; Hothorn et al. 2013), "spatstat" (for spatial point pattern analysis; Baddeley et al. 2014), "indicspecies" (for statistical analysis of relationship between species and groups of sites; De Cáceres and Jansen 2014) and "coin" (for permutation tests; Hothorn et al. 2014). The level of significance for all statistical inferences was defined with $\alpha \leq 0.05$.

Results

In total we identified 587 species of arthropods and mollusks (23,944 specimens), 262 species of wood-decaying fungi (1,317 records) and 326 vascular plant species (5,444 records, Table 3.1).

Table 3.1 Studied species groups within the observed functional groups with species density and abundance. Species density is the number of species, and abundance is the total number of individuals detected across the study for fauna and fungi, and the number of records for flora.

Tabelle 3.1 Untersuchte Artengruppen innerhalb der funktionellen Gruppen mit Artenzahlen und Abundanzen. *Species density* gibt die Anzahl an Arten wider, *abundances* stellt die Anzahl der Individuen (von Tieren und Pilzen) bzw. Kartierungen (von Pflanzen) dar, die innerhalb dieser Studie erfasst wurden.

Functional group	Species group	Species density	Abundance
autotrophs	herb layer	287	4,627
	shrub layer	20	412
	tree layer	19	405
epigeics	epigeic beetles	108	6,260
	spiders	129	3,919
	mollusks	47	2,152
	springtails	21	6,872
phytophagous	phytophagous beetles	104	2,477
	true bugs	24	131
pollinators	pollinating beetles	37	244
	pollinating Aculeata	28	124
saproxylics	saproxylic beetles of early decay stages	49	1,516
	saproxylic beetles of advanced decay stages	91	526
	wood-decaying fungi	262	1,317

Stand structure

Most metrics of stand structure changed significantly with beetle disturbance, but then stayed at similar levels over the first 25 years of succession (Table 3.2). Solar radiation to the ground, live tree stand volume, horizontal stand heterogeneity (Clark and Evan aggregation index), vertical stand heterogeneity (tree height distribution) and herb cover differed significantly between the mature stand and the two early-successional stages. Shrub coverage did not differ between mature forests and the initial early-seral stage, but was significantly higher in the advanced early-seral stage. Tree cover remained lower than that of mature stands even after multiple decades since outbreak. Stands affected by bark beetles had lower stand volume and more uniform vertical stand structure than the mature plots, but had significantly higher direct radiation at the forest floor, dead wood volume and

horizontal heterogeneity (Table 3.2). All three successional stages indicated clustering of the trees on the plot with values of $R < 1$, but the clustering was significantly more evident in the post-disturbance stages compared to the mature forests.

The initial early-seral stage was characterized by an abundance of relatively sound (fresh) dead wood, advanced early-seral stage stands contained mainly well decayed wood, and mature forests contained the most even distribution of all stages of decay (albeit with much lower volumes) (Table 3.2). Relative direct radiation to the ground was positively correlated to dead wood volume (Spearman rank correlation index 0.69, $p = 0.000$) and the cover and height of herbs and shrubs (Table 3.3), but negatively correlated to live tree stand volume (-0.79 , $p = 0.000$), Clark and Evans aggregation index R (-0.53 , $p = 0.003$) and tree height (-0.46 , $p = 0.01$). The cover of the tree layer was strongly linked with other attributes expected to influence habitat conditions. We found negative correlations between tree cover and the amount of direct radiation to the ground (-0.66 , $p = 0.000$), herb cover (-0.4 , $p = 0.029$), and understory vegetation height (-0.44 , $p = 0.016$), but a positive correlation with the ground coverage of litter (0.49 , $p = 0.006$).

Autotrophs

Several characteristics of the vascular plant community changed with disturbance and continued to diverge from, rather than return toward, those of mature forests over the first 25 years after beetle outbreak (Fig. 3.3). In post-disturbance stands, the species density of the herb layer was higher than on the mature plots. Species density of shrub species did not differ between mature forests and the initial early-seral stage, but was significantly higher in the advanced early-seral stage (Fig. 3.3). Also the mean cover of insect-pollinated plant species was significantly higher in the advanced early-seral stage, compared to the mature spruce forests (data not shown). Tree species density was very low (median = 2) and did not differ significantly among the successional species (Fig. 3.3). Rarefaction curves indicate that the number of plant species represented by a given number of individuals was initially unchanged by beetle outbreak, but later increased by the advanced early-seral stage to greater than either of the other two conditions (Fig. 3.4).

Elevation or aspect did not change the overall pattern of species density of autotrophs across successional stages. Similarly, species density did not differ significantly between north- and south-facing slopes. Significantly higher species densities occurred, however, on high montane sites (median = 83 species) compared to montane sites (median = 70 species).

Table 3.2 Median and standard deviation (in parentheses) of the structural attributes within plots (0.05 ha) of the three successional stages.**Tabelle 3.2** Median und Standardabweichung (in Klammern) der strukturellen Attribute innerhalb der Probeflächen der drei Entwicklungsstadien.

Successional stage	DSF [%]	Stand volume [m ³]	Dead wood volume [m ³]	Decay stage (6 classes)	C & E Index	Tree height [m]	Range tree height Q ₁ :Q ₃ [m]	Cover herb layer [%]	Cover shrub layer [%]	Cover tree layer [%]
Mature spruce forest	23 (6.50) a	358.80 a	30 (32.40) a	3.5 (0.89) a	0.85 (0.11) a	17.2 (7.28) a	10.8 (3.46) a	46.5 (14.63) a	11.0 (10.02) a	63.0 (8.30) a
Initial early-seral	42 (9.60) b	23 (81.28) b	651 (215.40) b	2.0 (0.45) b	0.69 (0.27) b	11.8 (6.58) b	6.8 (6.04) ab	63.0 (16.01) b	14.0 (10.96) a	18.0 (11.00) b
Advanced early-seral	44 (14.84) b	33 (61.50) b	428 (203.03) b	3.1 (0.43) a	0.70 (0.20) b	4.3 (7.21) b	2.0 (5.37) b	72.0 (25.22) b	45.0 (25.22) b	28.5 (19.38) b

Different letters indicate significant differences for the structural attributes between the three successional stages

DSF: fraction of direct radiation reaching ground; C & E: Clarke and Evans Aggregation index R; Q₁:Q₃: Range between first and third quartile of tree heights

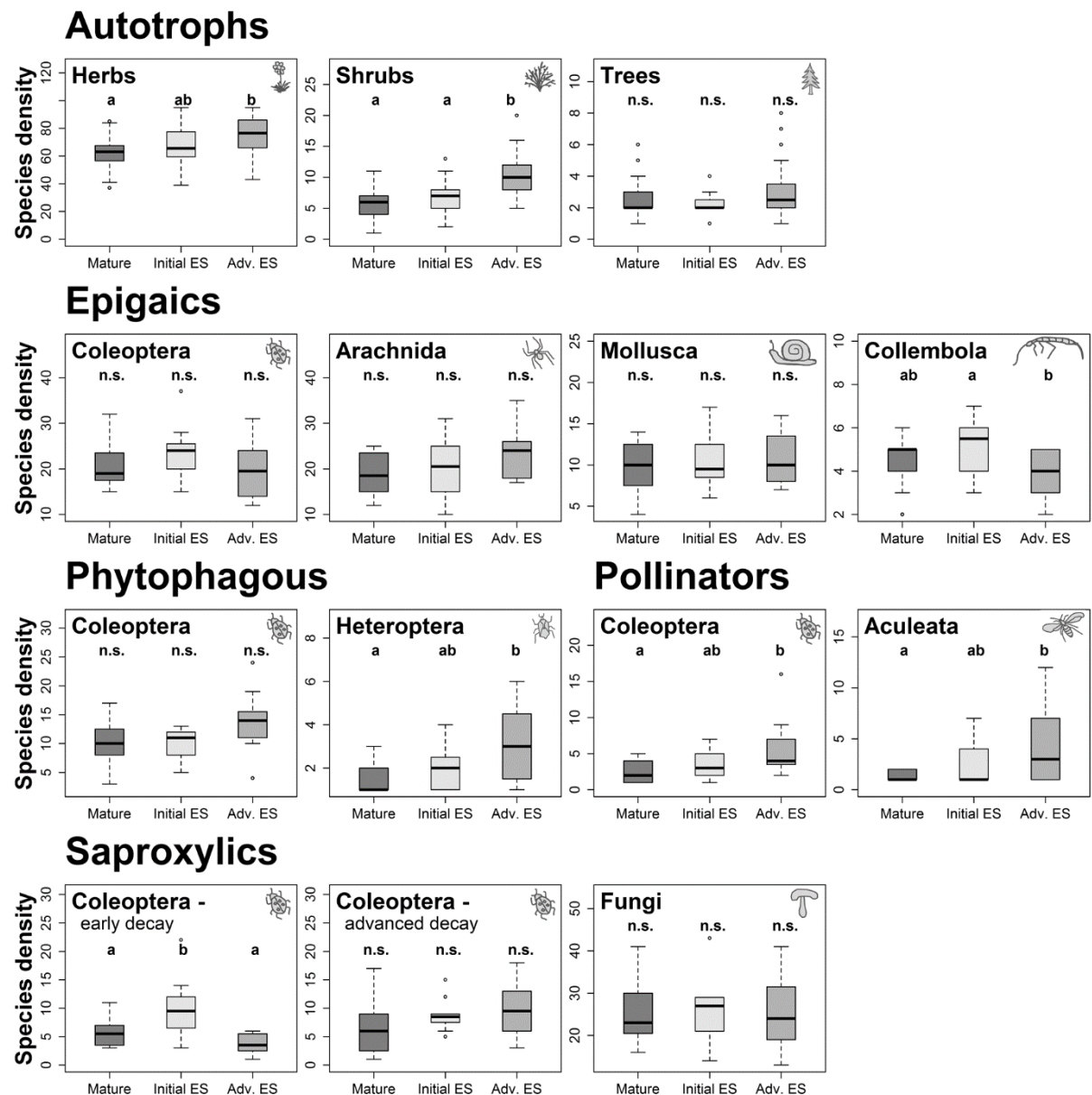


Fig. 3.3 Species density of functional species groups in the three successional stages (Initial ES: Initial early-seral, Adv. ES: Advanced early-seral). Different letters above the boxplots indicate significant differences.

Abb. 3.3 Artenzahlen der funktionellen Artengruppen in den drei Entwicklungsstadien (Mature: Fichtenaltbestand, Initial ES: beginnende Sukzession, Adv. ES: fortschreitende Sukzession). Unterschiedliche Kleinbuchstaben oberhalb der Boxplots kennzeichnen signifikante Unterschiede.

The species composition of vascular plants shifted towards assemblages preferring more nutrient-rich site conditions during the first 25 years of post-disturbance succession. The cover-weighted mean Ellenberg-indicator-value for nutrients (N) showed significantly higher numbers on the advanced early-seral plots (median (sd) = 5.4 (0.94)) than on the mature plots (4.2 (0.79)), with the initial early-seral plots being in the middle without significant differences (4.8 (0.92)). Mean light-indicator values did not differ among the three stages (data not shown). However, the mean area covered with plant species commonly associated with forest gaps and forest edges (according to the

list of forest species of Schmidt et al. (2011)) was significantly different between the different stand types, shifting from 5 % (sd = 3.78) in the mature stage to significantly higher in the initial (13 % (8.33)) and the advanced early-seral stands (19.5 % (12.60)). Similarly, the indicator species analyses revealed more nutrient and light demanding indicator species of autotrophs in the post-disturbance stages, compared to the mature forest stands, combined with an overall increase in the number of indicator species detected with ongoing succession (Table 3.4). No significant differences appeared in the number of red-listed plant species present on the plots of the three successional stages (data not shown).

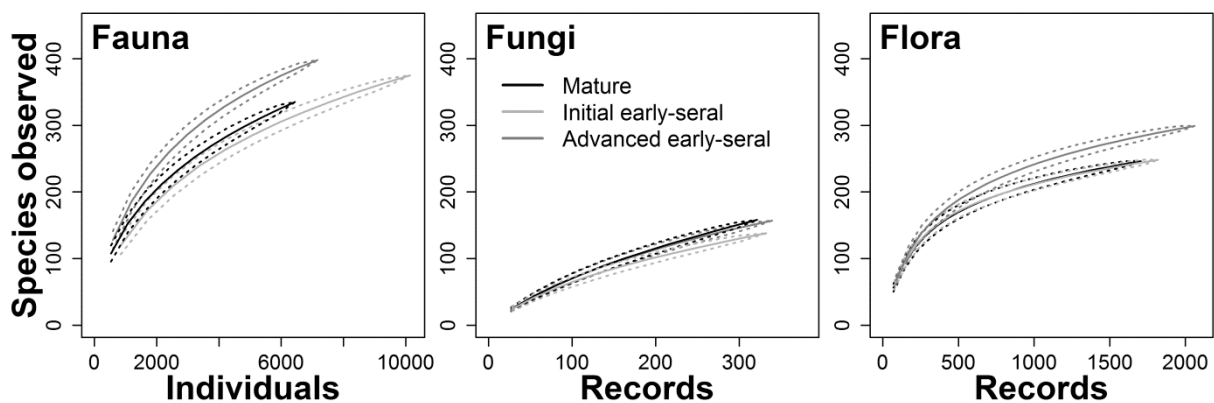


Fig. 3.4 Rarefaction curves of fauna (combined studied functional groups), fungi and flora. Dotted lines indicate upper and lower bound of confidence interval. Curves of fauna are based on abundances; curves of fungi & flora are generated with presence-absence data.

Abb. 3.4 Arten-Akkumulationskurven von Tieren (Kombination der untersuchten funktionellen Gruppen), Pilzen und Pflanzen. Die gestrichelten Linien kennzeichnen die untere und obere Grenze des Konfidenzintervalls. Die Kurven der Tiere basieren auf Abundanzdaten, die Kurven von Pilzen und Pflanzen auf Präsenz-Absenz-Daten.

Fauna and Fungi

Fauna and fungi showed variable trends with successional stage. Most epigeic species groups did not show significant differences in species density among the three successional stages. However, the highest species density of springtails (*Collembola*) was found on the initial early-seral plots (Fig. 3.3). For phytophagous species and pollinators, we found a significant increase in species densities from mature to both the early-successional stages for true bugs (*Heteroptera*), pollinating beetles and pollinating bees and wasps (*Aculeata*; Fig. 3.3). Species density of all studied groups of saproxylics, including fungi, tended to peak during the initial early-seral phase, but only the saproxylic beetles (*Coleoptera*) that prefer relatively undecayed dead wood showed significant differences (Fig 3.3).

Table 3.3 Spearman rank correlation matrix on structural, floristic, faunistic and fungal attributes.
Tabelle 3.3 Rang-Korrelationsmatrix (nach Spearman) der Struktur-, Pflanzen-, Tier-, und Pilzattribute.

	Autotrophs		Epigeics				Phytophagous			Pollinators		Saproxylics				
	DSF ^a	Herbs ^b	Herbs	Shrubs	Ground veg. ^c	Trees	Coleoptera	Arachnida	Mollusca	Collembola	Coleoptera	Heteroptera	Coleoptera	Aculeata	Coleoptera	
Herbs ^b		0.58***														
Shrubs ^b	0.44*	0.38*														
Ground vegetation ^c	0.66***	0.74***	0.51**													
Herbs	0.21	0.46*	0.26	0.20												
Shrubs	0.46*	0.44*	0.78***	0.52**	0.42*											
Trees	0.36	0.22	0.24	0.24	-0.15	0.18										
Coleoptera	0.19	0.22	-0.11	0.01	0.33	-0.03	-0.04									
Arachnida	0.59***	0.47**	0.35	0.44*	0.31	0.31	0.27	0.51**								
Mollusca	0.11	0.26	0.07	0.44*	-0.02	0.03	0.14	0.00	0.22							
Collembola	-0.25	-0.34	-0.40*	-0.51**	-0.12	-0.28	-0.04	0.02	-0.33	-0.09						
Coleoptera	0.39*	0.17	-0.01	0.01	0.18	-0.09	0.15	0.47**	0.46**	-0.06	-0.02					
Heteroptera	0.47**	0.54**	-0.03	0.40*	0.33	0.05	-0.16	0.21	0.31	0.20	-0.21	0.40*				
Coleoptera	0.49**	0.42*	0.01	0.56**	0.02	0.19	-0.01	0.11	0.18	0.04	-0.34	0.17	0.41*			
Aculeata	0.43*	0.45*	0.26	0.43*	0.18	0.45*	0.05	0.00	0.28	-0.35	-0.54**	-0.05	0.30	0.51**		
Coleoptera ^d	-0.30	-0.19	0.06	-0.12	-0.07	0.13	0.25	-0.12	-0.18	-0.30	0.14	-0.31	-0.24	-0.22	0.07	
Coleoptera ^e	0.02	-0.12	-0.21	-0.23	-0.24	-0.25	0.23	-0.26	-0.10	0.01	0.15	0.30	0.10	0.25	-0.11	
Fungi	-0.01	-0.15	-0.15	0.00	-0.49**	-0.05	0.05	-0.54**	-0.42*	-0.05	0.20	-0.22	-0.25	0.23	0.08	
																0.36*

Signif. codes: <0.05 * <0.01 ** <0.001 ***; ^a fraction of direct radiation reaching ground [%]; ^b cover [%]; ^c height [cm]; ^d preferring early decay; ^e preferring advanced decay. Species without superscripts ^{a-c} denote species densities.

The indicator species analysis revealed a preference of the majority of saproxylic indicator species to the initial early-seral stage, but for the epigaic and pollinating indicator species to the advanced early-seral stage. The few indicator species of the phytophagous were largely evenly distributed among the successional stages (Table 3.4). Rarefaction curves indicated a minor decrease in overall fauna species per number of individuals in the initial early-seral phase, followed by a significant increase in advanced early-seral stands relative to both other conditions (Fig. 3.4). The rarefaction response for fungi was largely the same across successional stages (Fig. 3.4). There were no significant differences in species density of functional groups between montane and high montane elevations, nor between north- and south-facing slopes; elevation or aspect also did not change the shape of the species density trend among the successional stages. None of the functional groups of faunistic and fungal species showed significant differences in the presence of red-listed species among the different successional stages (data not shown).

Interactions between forest structure, vascular plants and functional groups of fauna and fungi

Spearman rank correlations between structural attributes and functional groups showed significant positive relationships between direct radiation to the ground and the species density of phytophagous and pollinating species (Table 3.3). Measures of horizontal and vertical stand structure (Clark & Evans R and tree height distribution) did not show significant correlations to species densities of the functional groups (data not shown). Likewise, no significant correlation was apparent between the species density of autotrophs and those of the phytophagous species groups. However, the true bugs, pollinating beetles, bees and wasps showed significant positive correlations with the cover and height of the herb layer. Significant negative correlation coefficients occurred between the epigeic springtails and shrub cover and height of vascular plants (Table 3.3).

Discussion

This study of bark beetle-induced forest succession showed a clear change in forest structural heterogeneity following severe outbreaks – most prominently in reduced cover and more clustered patterning of live trees, increased light availability at the surface, increased cover of shrubs and herbs, and high volume of dead wood. Perhaps most notably, most of these structural changes were not ephemeral after outbreaks; rather, they remained high or even higher after multiple decades of succession, suggesting persistence of early-seral heterogeneity well into succession. The data largely support the alternative hypothesis of prolonged development of early-seral diversity during an extended open-canopy period. Biodiversity as measured by species density showed variable responses to early-seral conditions depending on species and functional group, but for some of the most responsive groups (e.g., pollinators and insect-pollinated plants), the timeframe over which

increases occurred tended to be on the order of decades rather than years. These findings suggest that a structurally complex phase prior to tree canopy closure can be a multi-decade period, and that this extended period of open conditions allows for full development of early-seral diversity and ecosystem function. In the following sections we discuss the responses of different functional groups among the successional stages, and then synthesize these with observed structural changes and implications for ecosystem development.

Increasing diversity of vascular plants

Summed across all vegetation layers, these data showed a significant increase in species density of vascular plants during the first 25 years of bark beetle-induced forest succession, and a change in the species composition towards light- and nitrogen-demanding plant species (Fig. 3.4, Table 3.4). It is known that the species density of ground vegetation can increase with increasing light conditions (Ammer 1996) and that the improved light availability in the early-seral stage promotes light-demanding species (Lehnert et al. 2013).

Even small-scale disturbances causing only minor changes in light and soil conditions can result in considerable changes in ground-layer vegetation in mountain spruce forests (Holeska 2003). Increased mineralization rates during the first years after bark beetle-induced spruce dieback locally increase nitrogen (NO_3^-) release (Huber 2005), which in turn promotes nitrophilous plant species (depending, in part, on soil pH; Sayer and Reif 1998, Ewald et al. 2011). Other studies have shown that the presence of soil-surface disturbances, such as pit-and-mound topography created by uprooted trees, may be even more important in creating diverse microsites for vegetation establishment and growth (Kupferschmid Albisetti 2003, Ewald et al. 2011, Fischer and Fischer 2012, Fischer et al. 2012).

Differences among successional changes might have been even more pronounced in this study, if the percent cover of plant species were mapped on the plots, instead of the cover-abundance scores of the Braun-Blanquet classification. Mapping the true percent cover of all individual plant species on 0.05 ha large study plots is, however, prone to estimation errors. For this reason, the more conservative method of the Braun-Blanquet classification was applied.

Table 3.4 Affinity between individual species and successional stage using indicator species analysis (Dufréne and Legendre 1997). Constancy and abundance values are bolded for the strongest associations.

Tabelle 3.4 Affinität einzelner Arten zu den drei Entwicklungsstadien; berechnete durch Indikatorarten-Analyse (Dufréne and Legendre 1997). Fett gedruckte Konstanz- und Abundanzwerte kennzeichnen die Zuordnung zum jeweiligen Entwicklungsstadium.

	Constancy ^a [%]		Abundance ^b [n]		IV	P	Ecology
	Mature	Initial	Mature	Initial			
Autotrophs							
Herbs							
<i>Homogyne alpina</i>	71	58	380	245	130	0.60	●, acidic sites
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	67	33	240	105	150	0.57	●, -
<i>Rubus saxatilis</i>	50	29	280	85	80	0.56	●
<i>Neottia nidus-avis</i>	42	13	100	25	25	0.52	●, moderate acidic sites
<i>Corallorhiza trifida</i>	21	0	55	0	0	0.46	●, spruce-fir forests
<i>Mycelis muralis</i>	67	100	230	805	350	0.76	○, +
<i>Fragaria vesca</i>	88	100	395	1,075	875	0.68	○, +
<i>Epilobium montanum</i>	33	79	95	325	280	0.61	●, Early succession flora on mull
<i>Galeopsis speciosa</i>	0	4	0	15	15	0.50	+
<i>Moehringia trinervia</i>	0	33	0	105	70	0.45	●, +
<i>Athyrium filix-femina</i>	88	88	390	525	1,405	0.78	●
<i>Geranium robertianum</i>	29	50	90	210	545	0.77	●, +
<i>Phegopteris connectilis</i>	33	42	135	155	370	0.72	●, geophyte, +
<i>Senecio ovatus</i>	75	96	315	645	1,080	0.71	●, Early-successional flora +
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	42	38	220	280	1,110	0.70	●, tall forb community, +
<i>Urtica dioica</i>	13	79	40	545	630	0.67	+
<i>Lysimachia nemorum</i>	63	75	225	670	700	0.66	●, +
<i>Dryopteris carthusiana</i>	38	54	135	260	445	0.63	●, -
<i>Polystichum aculeatum</i>	63	50	200	135	250	0.61	●, +
<i>Veronica chamaedrys</i>	25	54	75	200	360	0.60	○, forest edges & meadows
<i>Poa nemoralis</i>	21	46	55	140	255	0.56	○, in light forests
<i>Eupatorium cannabinum</i>	8	38	25	105	200	0.53	●, moisture indicator, +
<i>Circaea alpina</i>	4	38	15	215	340	0.52	●, geophyte, +
<i>Hypericum perforatum</i>	0	0	0	0	65	0.46	○, pioneer plant
<i>Stellaria nemorum</i>	4	0	15	0	165	0.44	●, +, on moist mull
<i>Festuca gigantea</i>	0	4	0	15	60	0.42	○, +, in wet forests
<i>Molinia arundinacea</i>	0	0	0	0	80	0.41	○, humus-poor forests
Shrubs							
<i>Rubus idaeus</i>	67	79	170	625	1,185	0.76	●, Early-successional flora +
<i>Rubus fruticosus</i>	13	42	40	155	1,050	0.65	Early-successional flora +
<i>Sambucus racemosa</i>	13	63	30	555	630	0.61	●, Early successional flora +
<i>Salix appendiculata</i>	4	0	10	0	55	0.42	○, pioneer after disturbances
<i>Salix caprea</i>	4	0	10	0	55	0.42	○, forest-pioneer, +
Trees							
<i>Picea abies</i>	100	92	100	345	1,980	0.83	●, high montane & subalpine regeneration, often on dead wood
<i>Betula pubescens</i>	0	0	0	0	35	0.41	●, pioneer on humus-rich sites

Table 3.4 continued

Tabelle 3.4 Fortsetzung

	Constancy ^a [%]		Abundance ^b [n]		IV	P	Ecology
	Mature	Initial	Mature	Initial			
Epigaics							
Coleoptera							
<i>Ocypus brevipennis</i>	75	33	8	9	0.65	0.020	carnivorous, montane – alpine
<i>Carabus silvestris</i>	83	92	75	681	0.74	0.021	montane, carnivorous
<i>Athous subfuscus</i>	92	100	92	295	0.73	0.046	carnivorous phytophagous
Arachnida							
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	83	100	58	84	0.70	0.040	on forest litter
<i>Trachosa terricola</i>	33	50	83	11	0.68	0.021	O, open & dry habitats
<i>Centromerus sylvaticus</i>	0	0	33	0	0.58	0.024	on forest litter
Mollusca							
<i>Arianta arbustorum</i>	83	100	100	51	0.78	0.010	O, mesophile, meadows, hedges & moist forests
<i>Monachoides incarnatus</i>	67	75	92	18	0.76	0.005	in hedges & moist forests
<i>Petasina unidentata</i>	100	100	100	198	0.72	0.029	in tall forb communities (<i>Petasites</i>) of mountain forests, endangered
Phytophagous							
Coleoptera							
<i>Otiorynchus sensitivus</i>	67	8	25	15	0.69	0.006	colline – subalpine, at Pinacea
<i>Ampedus nigrinus</i>	17	17	75	2	0.73	0.003	●, xylophage ^d
Heteroptera							
<i>Stenodema holsata</i>	8	58	25	1	0.61	0.029	polyphage at Poacea
<i>Palomena prasina</i>	0	0	33	0	0.58	0.025	polyphage, prefers deciduous trees
Pollinators							
Coleoptera							
<i>Pidonia lurida</i>	8	17	58	1	0.66	0.013	mesophile, larvae xylophage (e.g., <i>Picea</i> , <i>Fagus</i>), adults polylectic
Aculeata							
<i>Bombus wurflenii</i>	0	0	33	0	0.58	0.027	O, polylectic (e.g., <i>Vaccinium</i> , <i>Lamium</i>), most nests underground
<i>Hylaeus confusus</i>	0	0	33	0	0.58	0.027	O, polylectic, reproduction often in dead wood or dry <i>Rubus</i> twines
Saproxyls							
Coleoptera ^c							
<i>Hylurgops glabratus</i>	50	17	0	7	0.62	0.018	●, xylophage (<i>Picea</i> , <i>Pinus</i>), in dead wood close to ground
<i>Dryocoetes autographus</i>	100	100	75	100	0.86	0.002	O - ●, xylophage (mostly <i>Picea</i>)
<i>Hylastes cunicularius</i>	92	100	75	123	0.85	0.002	O - ●, xylophage (mostly <i>Picea</i>)
<i>Rhizophagus dispar</i>	0	50	8	0	0.67	0.003	●, carnivore, antagonist of bark beetle
Coleoptera ^d							
<i>Agathidium nigripenne</i>	17	67	8	2	0.72	0.002	●, mycetophagous on <i>Fagus</i> , locally at coniferous wood
<i>Ampedus nigrinus</i>	17	17	75	2	0.73	0.003	●, xylophage ^d & arbicole
<i>Pidonia lurida</i>	8	17	58	1	0.66	0.013	mesophile, larvae xylophage (e.g., <i>Picea</i> , <i>Fagus</i>), adults polylectic

Table 3.4 continued

Tabelle 3.4 Fortsetzung

	Constancy ^a [%]		Abundance ^b [n]		IV	P	Ecology
	Mature	Initial	Mature	Initial			
Saproxylics							
Fungi							
<i>Exidiopsis calcea</i>	100	67	25	13	3	0.002	Generalist, mainly on spruce
<i>Tomentella terrestris</i>	50	0	8	6	1	0.009	Generalist, ecto-mycorrhiza, ^d
<i>Amylostereum areolatum</i>	83	50	33	13	5	0.045	mountain species on <i>Picea</i> , often on logs and stumps
<i>Trichaptum abietinum</i>	75	100	67	51	16	0.000	Coniferous wood, ^e
<i>Exidia pithya</i>	58	83	50	11	8	0.002	Mainly on <i>Picea</i> ; logs & branches on the ground
<i>Peniophora pithya</i>	8	75	25	1	6	0.003	Coniferous wood, grows also under relatively dry conditions
<i>Stereum sanguinolentum</i>	50	83	50	9	10	0.023	Generalist on coniferous wood, ^e
<i>Phlebiopsis gigantea</i>	0	33	0	0	0	0.023	Generalist coniferous wood, ^e
<i>Fomitopsis pinicola</i>	58	92	100	14	30	0.002	Generalist, typical for bark beetle killed spruce
<i>Antrrodia serialis</i>	8	50	75	1	6	0.013	Mainly <i>Picea</i> but also other coniferous wood, often lying dead wood

Species preferring: ○ light, ● half shade, ● shade, + nutrient rich, - nutrient poor conditions.

References: Flora (Oberdorfer 2001), Fauna (Böhme 2001, Möller 2009), Funga (Breitenbach and Kränzlin 1986, Eriksson and Ryvarden 1987, Ryvarden and Gilbertson 1993)

^a the ratio of plots where the species was present [%]. The flora dataset includes 24 plots per stage (category 1 & 2), the dataset of fauna and fungi 12 plots per stage (only category 1).

^b the sum of individuals (for fauna und fungi), or the sum of area covered, calculated from the arc-sine square-root transformed mean value of the Braun-Blanquet cover classes for flora [m²].

^c preferring early decay; ^d preferring advanced decay

Weak response of epigeic insects

Our hypothesis that epigeic species density would increase in early-seral stands relative to mature forests was largely unsupported. The diversity of epigeic beetles tended to peak in the initial early-seral stage, but the differences were not statistically significant. Kenter et al. (1998) found higher species densities and abundances of epigeic beetles (Carabidae and Staphilinidae) on windthrown sites, due to higher structural diversity compared to adjacent mature spruce stands.

Species and specimen numbers declined with increasing cover of vegetation and successional development of plant species composition (Kenter et al. 1998), with the Carabidae returning almost completely to composition characteristics of an undisturbed community within six years (Fischer et al. 1998).

Species density of spider assemblages is known to increase with decreasing tree canopy cover (Vierling et al. 2011), but increasing plant species density (Mrzljak and Wiegler 2000). Both conditions (low tree cover and high plant diversity) can be found in our early-seral stages. Although we observed a trend of increasing species density of spiders over early succession, this trend was not significant.

Attributes known to positively affect species density of mollusks include temperature, tree age and canopy height, dead wood of advanced decay and the presence of wood-decaying fungi, density of plant species and habitat structure (Barker and Mayhill 1999, Aubry 2005, Müller et al. 2005, 2009, Rieger et al. 2010). While our mature spruce stands are represented by greater tree ages and canopy heights, but lower dead wood volumes and plant species density, the early-seral stages show the opposite conditions (see Table 3.2 and Fig. 3.3). This might explain why no significant differences in mollusk species density can be found in our study. It is, however, consistent with results from calcareous windthrown sites in Southwestern Germany, where no differences in species density of mollusks among the disturbed sites and adjacent mature spruce forests were observed (Spelda et al. 1998).

Springtails have been shown to positively respond to inputs of dead wood and litter (Ulyshen et al. 2011), but might also benefit from a richer herb layer (Salamon et al. 2008). In our study the species density of springtails peaked in initial early-seral stands, which are characterized by higher volume of dead wood and litter needle-fall of the dead spruce trees. The increasing height of the ground vegetation is, however, negatively correlated with the species density of springtails (see Table 3.3) and might be, together with the diminished amount of coniferous litter, an explanation for the decline of the species density of springtails in the advanced early-seral stage.

Increases in phytophagous and pollinating species

Phytophagous species density remained similarly diverse in the initial early-seral stage relative to mature forests, and then increased to the highest level in advanced early-seral conditions. The preference of pollinators for the advanced early-seral stage was shown by both an increase in species density and a majority of indicator species (Fig. 3.3, Table 3.4). Of the studied functional groups in our study, phytophagous and pollinating species were among the main positive responses following spruce overstory dieback. This trend is likely associated with high ecosystem-averaged specific leaf area (SLA) that can develop in early-seral communities due to co-dominance of broadleaf and conifer species, which in turn can support more secondary production by consumers (Campbell and Donato 2014). This relationship between primary and secondary ecosystem production is also evident in the parallel increases in pollinators and insect-pollinated plant species. In addition, interior forest edges as created by bark beetle gaps are known hotspots of insect biodiversity, including beetles, true bugs, Aculeata and lacewings (Müller et al. 2007). The improved light availability favors light-demanding plant species alongside insect species of various taxa and life histories (Lehnert et al. 2013).

Short-term window for saproxylic species

The increasing amount of spruce dead wood and the opening of the canopy by bark beetles have positive effects on the abundance of host-generalist and conifer-specialist guilds of saproxylic beetles, among them red-list species (Müller et al. 2008, 2010). Due to decreasing amounts of nutrients in decaying woody debris, the attractiveness of dead wood (especially coniferous wood; Saint-Germain et al. 2007) to saproxylic beetles decreases over time (Kopf and Funke 1998). Consistent with these previous studies, we found the highest numbers of saproxylic beetles preferring wood of early decay stages in the initial early-seral stage following the availability of fresh dead wood. By the advanced early-seral stage, dead wood has further decayed beyond the habitat suitability for those species, but probably not conceivably enough for those beetles depending on dead wood of advanced decay stages.

Species density of wood-decaying fungi is known to increase with the amount and diversity of coarse woody debris (Sippola et al. 2004, Küffer and Senn-Irlet 2005, Lonsdale et al. 2008, Bässler et al. 2012). Studies on windthrow areas in Southwestern Germany (Honold and Oberwinkler 1998, 1999) revealed that only combined methods such as mapping fruiting bodies while also extracting and cultivating wooden samples for species identification over several years will reliably detect an increase of species density over succession. Their results could not be achieved by only evaluating fruiting bodies and may explain why we could not find differences between successional stages in fungal diversity. Being strongly weather-dependent, it is likely that the majority of fungal species

colonizing dead wood did not build fruiting bodies during the survey period. The non-saturating rarified species accumulation curves (Fig. 3.4) suggest that the sampling effort undertaken did not yet cover the whole of the fungal community in the present spruce forest ecosystems.

Relation between faunal and floristic diversity

Results from this study demonstrate some of the key linkages between floristic and faunal diversity in post-disturbance ecosystems. Herbaceous layers are important to ecosystem functioning (e.g., for nutrient cycling and energy flow; Roberts 2004), and their rapid appearance after disturbances (Halpern 1989) can catalyze biological activity early in succession, resulting in organic matter turnover and mixing with the mineral soil fraction (Lüscher 2002). Additionally, increased diversity of resources (e.g., vascular plants) can support an increased diversity of fauna (e.g., phytophagous consumers; Siemann et al. 1998). Our findings for phytophagous species, whose species density increased with that of the herb layer, support this theory. The density of phytophagous species was, however, influenced more by phytomass (measured as mean cover and height of the herb layer) rather than by plant diversity – perhaps due to the high SLA and primary-secondary production chain of early-seral stands, as described by Campbell and Donato (2014). Another key relationship between flora and fauna involves pollination: the majority of the shrub species present in our study are insect-pollinated species (e.g., *Lonicera* spp., *Sambucus* spp.), and the positive link between increased shrub diversity and increased diversity of pollinators illustrates a key mechanism that underpins diverse food webs in well-developed early-seral vegetation (i.e., the advanced early-seral stage).

Development and persistence of biodiversity and structural complexity

This chronosequence spanning the first twenty-five years of succession after bark beetle disturbance shows that various functional groups respond differently to structural changes of the forest. While some groups showed no response to disturbance at all, for others diversity and/or abundance peaked in the initial early-seral phase relative to mature forests then decreased within 25 years, while others continued to increase during the first 25 years of succession. Faunal groups that peaked in species density during the first years were all related to coniferous litter or fresh dead wood and likely benefited from direct inputs from dying trees. Faunal groups that continued increasing for multiple decades included phytophagous and pollinating species that benefited from increasingly abundant and diverse shrub and herb vegetation that developed over time. We note that our sampling effort did not lead to saturation of the rarified species accumulation curves (especially not for fungi), probably due to the generally high gamma diversity in the National Park area (Falkner 1997). Nevertheless, the significantly distinct shapes of the rarefaction curves validate that the higher species densities of fauna (accumulated over all studied functional groups) and flora were not

biased by unequal numbers of specimens collected. Expanding the study to other species groups of producers (e.g., bryophytes or lichens) and consumers (e.g., birds or small mammals) would have offered a more comprehensive picture of the relationship among forest structure and species density, but these were beyond the resources and scope of the current study.

A principal aim of this study was to evaluate the degree to which the diverse structure and function, for which early-seral forest ecosystems are now recognized (Swanson et al. 2011), may persist beyond the first decade after disturbance. The main hypothesized driver of such persistence is delayed canopy closure of the tree layer, which would allow greater surface light availability, co-dominance of diverse life forms, and continued structural complexity farther into succession (Donato et al. 2012). Norway spruce forests present an especially interesting test of this theory, because stand re-establishment is driven by an advance regeneration layer of spruce, which is often abundant in these forests and is left intact by bark beetles (e.g., Wild et al. 2014). With this head start, the tree canopy could conceivably close much faster than in other systems or disturbances (e.g., fire) that can be characterized by protracted tree establishment (e.g., Freund et al. 2014). Despite this, we found that several indicators of early-seral structural heterogeneity persisted into the third decade after canopy-removing disturbance. Relative to mature forests, tree cover remained low and spatially clustered (i.e., leaving more gaps), light penetration to the understory remained greater, diversity and abundance of shrubs and herbs had become higher, and dead wood was still abundant. Taken together, these patterns indicate that a structurally complex early-seral period can last for several decades, even in systems driven by advance regeneration. The fact that some faunal groups paralleled these patterns suggests that persistent structural complexity indeed supports related aspects of biodiversity (e.g., Tews et al. 2004, McElhinny et al. 2005).

A remaining question is how much longer these open-canopy conditions may continue into the middle stages of succession and beyond. The stands we studied could represent analogous precocity, such that impending canopy closure will reduce structural heterogeneity for a period (like the mature stands we sampled) until analogous complexity eventually reappears in an old-growth stage following canopy self-thinning; or they could represent homologous precocity if canopy closure is spatially variable and structural complexity is maintained throughout succession (Donato et al. 2012). The fact that stand structure at 25 years was still diverging from, or at least not converging with, mature forest structure suggests the possibility for a more open-canopy pathway that could maintain structural complexity. Nevertheless, our chronosequence was necessarily restricted to the first 25 years following outbreaks, as no unmanaged mid-seral stages were available to sample. Thus it will be essential to survey such middle stages in future studies, especially the relative frequency, timing, and structural influence of tree canopy closure among naturally disturbed and unmanaged sites.

Management implications

Where conservation of biodiversity is a prime management objective, the “benign neglect strategy” (Müller et al. 2010) – i.e., no intervention after bark beetle outbreaks – can be an effective approach to maintaining diverse forest structures on a large scale, supporting habitat heterogeneity and subsequently biodiversity. As shown in this study in Berchtesgaden National Park, uncontrolled bark beetle infestations shifted previously human influenced, far-from-nature spruce forests into closer-to-nature forest structures within a very short time span. These examples demonstrate the conservation potential of a benign-neglect strategy to transfer anthropogenic forests into a more close-to-nature state (e.g., concerning tree species composition and dead wood resources). Furthermore, strict large-scale nature reserves such as national parks, in which such natural processes are encouraged to operate, can be of high conservation value even in cultural landscapes like Central Europe when the conditions of forests before park establishment are not close-to-nature.

Results from this study suggest there are benefits to management measures that support the structures we quantified, at both stand and landscape scales, as far as economically feasible. Forest management could enhance biodiversity by at least partly retaining (the best undebarked) dead wood to support saproxylic species or by delaying planting of disturbed or logged forest sites. These measures would lengthen regeneration periods for climax tree species to support the variety of species preferring more open habitat conditions, and increase forest stand heterogeneity over time and space. This might be especially applicable for remote mountain forests, where wood production is often not the main objective and management activities can be costly, but heterogeneous and diverse forest stands are a prime objective.

Finally, natural disturbances and succession also may play a role in managed forests. Silvicultural systems should be considered that identify and determine areas in which natural disturbances (e.g., bark beetle, windthrow events) enhance forest functions and benefits (e.g., higher biodiversity) with minimal or manageable effects on neighboring commercial woodlands.

Acknowledgements

We are grateful to the experts determining the faunistic samples to species level: Alexander Szallies (Coleoptera), Martin Goßner (Heteroptera), Theo Blick (Arachnida, Araneae), Christoph Muster (Arachnida, Opiliones & Pseudoscorpiones), Jörg Salamon (Collembola), Johannes Voith (Aculeata) and Christian Strätz (Mollusca). We thank Peter Karasch and Andreas Gminder for mapping the wood-decaying fungi and Fritz Eder and many forest students who supported the vegetation mapping and the inventory of stand and regeneration attributes in the field. The project “Forest dynamics following spruce bark beetle calamities in the National Park Berchtesgaden” was funded by

the Bavarian State Ministry for the Environment and Public Health (StMUG). Finally, the helpful comments of the two anonymous referees on the manuscript are gratefully acknowledged.

References

Ammer, C., 1996. Konkurrenz um Licht – zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. *Forstliche Forschungsberichte München* 158.

Aubry, S., Magnin, F., Bonnet, V., Preece, R.C., 2005. Multi-scale altitudinal patterns in species richness of land snail communities in south-eastern France. *J. Biogeogr.* 32: 985-998. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01275.x>.

Baddeley, A., Turner, R., Rubak, E., 2014. Package “spatstat”. Spatial Point Pattern analysis, model-fitting, simulation, tests. Online: <http://cran.r-project.org>.

Barker, G.M., Mayhill, P.C., 1999. Patterns of diversity and habitat relationships in terrestrial mollusc communities of the Pukeamaru Ecological District, northeastern New Zealand. *J. Biogeogr.* 26: 215-238. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00267.x>.

Bässler, C., Müller, J., Svoboda, M., Lepšová, 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. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-011-0159-0>.

Böhme, J., 2001. Phytophage Käfer und ihre Wirtspflanzen in Mitteleuropa - Ein Kompendium. Bioform, Heroldsberg.

Bormann, F.H., Likens, G.E., 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York, US.

Bouget, C., Duelli, P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Conserv.* 118 (3): 281–299. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.009>.

Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie. 3. Ed. Springer, Wien, New York.

Breitenbach, J., Kränzlin, F., 1986. Pilze der Schweiz. Band 2 Nichtblätterpilze. Verlag Mykologia, Luzern.

Campbell, J.L., Donato D.C., 2014. Trait-based approaches to linking vegetation and food webs in early-seral forests of the Pacific Northwest. *For. Ecol. Manag.* 324: 172-178. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.020>.

Clark, P.J., Evans, F.C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445–453. <http://dx.doi.org/10.2307/1931034>.

De Cáceres, M., Jansen, F., 2014. Package “indicpecies”. Studying the statistical relationship between species and groups of sites. Online: <http://cran.r-project.org>.

Donato, D.C., Campbell, J.L., Franklin, J.F., 2012. Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? *J. Veg. Sci.* 23 (3): 576–584. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01362.x>.

Donato, D.C., Harvey, B.J., Romme, W.H., Simard, M., Turner, M.G., 2013. Bark beetle effects on fuel profiles across a range of stand structures in Douglas-fir forests of Greater Yellowstone. *Ecol. Appl.* 23(1): 3-20.

- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67: 345-366. <http://dx.doi.org/10.2307/2963459>
- Ellenberg, H., Leuschner, C., 2010. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Eriksson, J., Ryvarden, L., 1987. *The Corticiaceae of North Europe. Part 1-8. Fungiflora*, Oslo.
- Ewald, J., Jehl, H., Braun, L., Lohberger, E., 2011. Die Vegetation des Nationalparks Bayerischer Wald als Ausdruck von Standort und Walddynamik. *Tuxenia* 31: 9–38.
- Falkner, G., 1997. Introduction to the malacological excursion to the Berchtesgaden National Park. *Heldia* 4 (5): 185–187.
- Fischer, A., Fischer, H.S., 2012. Individual-based analysis of tree establishment and forest stand development within 25 years after wind throw. *Eur. J. Forest Res.* 131 (2): 493–501. <http://dx.doi.org/10.1007/s10342-011-0524-2>.
- Fischer, A., Fischer, H.S., Lehnert, U., 2012. Avalanches creating high structural and floristic diversity in mountain mixed forests in the Alps. *Biodivers. Conserv.* 21 (3): 643–654. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-011-0204-z>.
- Fischer, A., Honold, A., Reif, A., Funke, W., Bücking, W., 1998. Die Sturmwurf-Biozönosen in der Startphase der Bestandesentwicklung. In: Fischer (Ed.): *Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf*. Ecomed, Landsberg. pp. 357–374.
- Franklin, J.F., Spies, T., Van Pelt, R., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecol. Manag.* 155: 399-423. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8).
- Freund, J.A., Franklin, J.F., Larson, A.J., Lutz, J.A., 2014. Multi-decadal establishment for single-cohort Douglas-fir forests. *Can. J. For. Res.* 44 (9): 1068-1078. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfr-2013-0533>
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4 (4) 379-391. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>.
- Halpern, C.B., 1989. Early-successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70(3):704-720. <http://dx.doi.org/10.2307/1940221>.
- Holeska, J., 2003. Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecol.* 168: 57–67. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1024457303815>.
- Honold, A., Oberwinkler, F., 1998. Pilze im Totholz. In: Fischer (Ed.): *Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf*. Ecomed, Landsberg. pp. 214–226.
- Honold, A., Oberwinkler, F., 1999. Sukzession saprophytischer und parasitischer Pilze im Fichtentotholz. Ed. v. *Spezielle Botanik / Mykologie Universität Tübingen, Botanisches Institut*.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfal, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A., 2013. R Package ‘multcomp’. Simultaneous Inference in General Parametric Models. Online: <http://cran.r-project.org>.
- Hothorn, T., Hornik, K., van de Wiel, M.A., 2014. R Package ‘coin’. Conditional Inference Procedures in a Permutation Test Framework. Online: <http://cran.r-project.org>.

Huber, C., 2005. Long lasting nitrate leaching after bark beetle attack in the highlands of the Bavarian Forest National Park. *J. Environ. Qual.* 34 (5): 1772. <http://dx.doi.org/10.2134/jeq2004.0210>.

Jönsson, A.M., Bärning, L., 2011. Future climate impact on spruce bark beetle life cycle in relation to uncertainties in regional climate model data ensembles. *Tellus* 63A: 158–173. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0870.2010.00479.x>.

Jost, L., 2006. Entropy and Diversity. *OIKOS* 113 (2): 363-375. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>.

Kennel, E., 1973. Bayerische Waldinventur 1970/71. Inventurabschnitt 1: Großrauminventur Aufnahme- und Auswertungsverfahren. *Forstliche Forschungsberichte München* 11.

Kenter, B., Bellmann, H., Spelda, J., Funke, W., 1998. Makrofauna - Zoophage der Streu und der Bodenoberfläche. In: Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Ecomed, Landsberg. pp. 259–279.

Knott, H., Bernhart, A., Feulner, M., 1988. Geschichte der Salinenwälder von Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. *Forschungsbericht* 12.

Konnert, V., Siegrist, J., 2000. Waldentwicklung im Nationalpark Berchtesgaden von 1983 bis 1997. Nationalpark Berchtesgaden. *Forschungsbericht* 43.

Kopf, A., Funke, W., 1998. Xylobionte Arthropoden. In: Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Ecomed, Landsberg. pp. 282–291.

Köstler, J.N, Mayer, H., 1974. Gutachten über die künftige Behandlung des Waldes im Alpenpark Berchtesgadener Land. München.

Krehan, H., Steyrer, G., 2006. Klimaänderung – Schadorganismen bedrohen unsere Wälder. *BFW-Praxisinformation* 6.

Küffer, N., Senn-Irlet, B., 2005. Influence of forest management on the species richness and composition of wood-inhabiting basidiomycetes in Swiss forests. *Biodivers. Conserv.* 14 (10): 2419–2435. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-004-0151-z>.

Kupferschmid Albisetti, A.D., 2003. Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. Swiss Federal Institute of Technology Zürich. Zürich (Dissertation).

Lehnert, L.W., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P.J., Müller, J., 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *J. Nature Conserv.* 21 (2): 97–104. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jnc.2012.11.003>.

Lonsdale, D., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *Eur. J. Forest Res.* 127 (1): 1–22. <http://dx.doi.org/10.1007/s10342-007-0182-6>.

Lüscher, P., 2002. Humus dynamics and changes in rooting patterns in windthrow areas. *For. Snow Landsc. Res.* 77 (1/2): 49–59.

Magurran, A.E., 2004. Measuring biological diversity. *Blackwell Publishing*, Malden, United States of America.

- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J., 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecol. Manag.* 218 (1-3): 1–24. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.034>.
- Möller, G., 2009. Struktur- und Substratbindung holzbewohnender Insekten, Schwerpunkt Coleoptera – Käfer. Freie Universität Berlin. Berlin (Dissertation).
- Müller, J., Strätz, C., Hothorn, T., 2005. Habitat factors for land snails in acid beech forests with a special focus on coarse woody debris. *Eur. J. Forest Res.* 124: 233-242. <http://dx.doi.org/10.1007/s10342-005-0071-9>.
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Gruppe, A., Jarzabek-Müller, A., Preis, M.I., Rettelbach, T., 2007. Forest edges in the mixed-montane zone of the Bavarian Forest National Park – hot spots of biodiversity. *Silva Gabreta* 13 (2): 121–148.
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T., Duelli, P., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers. Conserv.* 17 (12): 2979–3001. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-008-9409-1>.
- Müller, J., Bäessler, C., Strätz, C., Klöcking, B., Brandl, R., 2009. Molluscs and climate warming in a low mountain range national park. *Malacologia* 51(1): 89-109.
- 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 (11): 2559–2569. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.024>.
- Mrzljak, J., Wiegleb, G., 2000. Spider colonization of former brown coal mining areas – time or structure dependent? *Landscape and Urban Planning* 51: 131-146. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00104-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00104-3).
- Nationalpark Berchtesgaden, 2001. Nationalparkplan. Nationalpark Berchtesgaden.
- Oberdorfer, E., 2001. Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R. B. et al., 2012. R Package ‘vegan’. Community Ecology Package. Online: <http://cran.r-project.org>.
- Regents Instruments Inc, 2003. WinScanopy 2003b for hemispherical image analysis. Québec. Online: <http://www.regentinstruments.com>.
- Rieger, A., Schmidberger, G., Stelz, V., Müller, J., Strätz, C., 2010. Ökologische Analyse der Molluskenfauna im Nationalpark Bayerischer Wald. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 9: 65-78.
- Roberts, M.R., 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Can. J. Bot.* 82 (9): 1273–1283. <http://dx.doi.org/10.1139/B04-091>.
- Ryvarden, L., Gilbertson, R.L., 1993. European Polypores. Part 1 & 2. Fungiflora, Oslo.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., Buddle, C.M., 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography* 30:737–748. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05080.x>

- Salamon, J.-A., Scheu, S., Schaefer, M., 2008. The Collembola community of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Pedobiologia* 51 (5-6): 385–396. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.10.002>.
- Sayer, U., Reif, A., 1998. Entwicklung der Vegetation im überregionalen Vergleich. In: Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. *Ecomed*, Landsberg. pp. 146–168.
- Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Schuck, A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Glob. Change Biol.* 9: 1620–1633. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.00684.x>.
- Schmidt, M., Kriebitzsch, W.-U., Ewald, J., 2011. Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. Bundesamt für Naturschutz (BfN). Bonn. *BfN-Skripten* 299.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *Am nat* 152 (5): 738–750. <http://dx.doi.org/10.1086/286204>.
- Sippola, A.-L., Similä, M., Mönkkönen, M., Jokimäki, J., 2004. Diversity of polyporous fungi (Polyporaceae) in northern boreal forests: Effects of forest site type and logging intensity. *Scand. J. For. Res.* 19 (2): 152–163. <http://dx.doi.org/10.1080/02827580410026294>.
- Sokal, R. M., Rohlf, F. J., 1995. Biometry. *Freeman*, New York.
- Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353–391. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002033>.
- Spandau, L., 1988. Angewandte Ökosystemforschung im Nationalpark Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. *Forschungsbericht* 20.
- Spelda, J., Müller, K.H, Funke, W., 1998. Makrofauna - Saprophage der Streu und der Bodenoberfläche. In: Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. *Ecomed*, Landsberg. pp. 249–258.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* 17: 866-880. <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12277>.
- Swanson, M. E., Franklin, J. F., Beschta, R. L., Crisafulli, C. M., DellaSalla, D. A., Hutto, R. L. et al., 2011. The forgotten stage of forest succession: early successional ecosystems on forest sites. *Front. Ecol. Environ.* 9: 117–125. <http://dx.doi.org/10.1890/090157>.
- Swanson, M.E., Studevart, N.M., Campbell, J.L., Donato, D.C., 2014. Biological associates of early-seral pre-forest in the Pacific Northwest. *Forest Ecol. Manag.* 324: 160-171. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.046>.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbötger, K., Wichmann M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31: 79–92.
- 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 and exotic earthworms. *Pedobiologia* 54 (5-6): 261-265. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2011.05.001>.
- Vierling, K.T, Bässler, C., Brandl, R., Vierling, L.A, Weiß, I., Müller, J., 2011. Spinning a laser web: predicting spider distributions using LiDAR. *Ecol. Appl.* 21 (2): 577–588. <http://dx.doi.org/10.1890/09-2155.1>.

Wagner, S., 1998. Calibration of grey values of hemispherical photographs for image analysis. *Agric. For. Meteorol.* 90:103–117. [http://dx.doi.org/10.1016/S0168-1923\(97\)00073-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0168-1923(97)00073-7).

Wagner, S., 2001. Relative radiance measurements and zenith angle dependent segmentation in hemispherical photography. *Agric. For. Meteorol.* 107:103–115. [http://dx.doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00232-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00232-X).

Westfall, P., Young, S., 1993. Resampling-based Multiple Testing. John Wiley & Sons, New York.

Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28: 453-470. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x>.

Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Edwards-Jonášová, M., Herben, T., 2014. Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *J. Veg. Sci.* 25 (6): 1327-1340. <http://dx.doi.org/10.1111/jvs.12189>.

Zenner, E.K., 2005. Development of tree size distributions in Douglas-fir forests under differing disturbance regimes. *Ecol. Appl.* 15 (2): 701-714. <http://dx.doi.org/10.1890/04-0150>.

Kapitel 4

High spatial heterogeneity of early-seral forest ecosystems affects diversity of producers, consumers and decomposers differently

Winter, M.-B., Bässler, C., Bernhardt-Römermann, M., Krah, F., Schaefer, H., Seibold, S., Müller, J. ¹

Journal of Vegetation Science (eingereicht)



*Mosaik verschiedener
Entwicklungsstadien und
Strukturen auf Landschaftsebene
in Fischunkel am Obersee
(Foto: M.B. Winter)*

¹ Maria-Barbara Winter war für die Datenaufnahme, die Auswertung der Daten, die Aufbereitung der Ergebnisse und die Erstellung des Manuskripts verantwortlich. Claus Bässler, Markus Bernhardt-Römermann, Franz-Sebastian Krah, Hanno Schaefer und Sebastian Seibold lieferten die phylogenetischen und funktionellen Informationen der Arten. Jörg Müller betreute Datenauswertung und Manuskripterstellung.

Die Publikation ist hier um deutsche Übersetzungen des Titels und der Über- bzw. Unterschriften von Tabellen und Abbildungen erweitert.

High spatial heterogeneity of early-seral forest stands affects diversity of producers, consumers and decomposers differently

Hohe räumliche Heterogenität in frühsukzessionalen Waldbeständen beeinflusst die Vielfalt von Produzenten, Konsumenten und Destruenten unterschiedlich

Maria-Barbara Winter, Claus Bäessler, Markus Bernhardt-Römermann, Franz-Sebastian Krah, Hanno Schaefer, Sebastian Seibold & Jörg Müller

Winter, M.-B. (corresponding author, mbwinter@gmx.de)^{1,2},

Bäessler, C. (claus.baessler@npv-bw.bayern.de)³,

Bernhardt-Römermann, M. (markus.bernhardt@uni-jena.de)⁴,

Krah, F.-S. (f.krah@mailbox.org)⁵,

Schaefer, H. (hanno.schaefer@tum.de)⁵,

Seibold, S. (sebastian-seibold@gmx.de)^{3,6},

Müller, J. (joerg.mueller@npv-bw.bayern.de)^{3,6}

¹Georg-August-Universität Göttingen, Department Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany.

²Forest Research Institute of Baden-Württemberg (FVA), Wonnhaldestraße 4, 79100 Freiburg, Germany;

³Bavarian Forest National Park Administration, Freyunger Straße 2, 94481 Grafenau, Germany;

⁴Friedrich-Schiller-Universität Jena, Institute of Ecology, Dornburger Straße 159, 07743 Jena, Germany;

⁵Technische Universität München, Department of Ecology and Ecosystem Management, Plant Biodiversity Research Group, Emil-Ramann Straße 2, 85354 Freising, Germany;

⁶Technische Universität München, Department of Ecology and Ecosystem Management, Terrestrial Ecology Research Group, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Germany

Abstract

Questions: Following disturbances, early-seral stages of forests provide a variety of structures and habitats. Whether this variety of structures is a short-term phenomenon or influences forest succession for several decades or even longer is not known. We tested the hypotheses that after spruce dieback induced by bark beetle infestation, a high spatial heterogeneity of stand structures on the landscape scale will persist in advanced early-seral stages and that diversity measures of different species groups and trophic levels will reflect this heterogeneity.

Location: Berchtesgaden National Park, Bavaria, south-eastern Germany

Methods: We assessed alpha and beta diversity of forest stands by analysing stand structure and species composition, phylogenetic diversity and functional diversity of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles on a chronosequence of unmanaged, montane/high-montane forests consisting of mature undisturbed spruce stands, stands belonging to an initial early-seral stage and an stands in an advanced early-seral stage.

Results: The stands of the advanced early-seral stage were characterized by a high spatial heterogeneity of structural attributes such as crown cover, regeneration density and spatial distribution of tree bole location. Thereby they resembled the hypothesized complex early-seral forest. During succession, both beta diversity of species composition and phylogenetic beta diversity of saproxylic beetles increased, whereas the species composition of wood-inhabiting fungi changed only slightly and beta diversity decreased. Although alpha diversity of vascular plants was highest in the advanced early-seral stage, heterogenization of stand structures did not lead to significant changes in species composition or beta diversity at the landscape scale. The mosaic of the three successional stages led to gamma diversity values of the study area exceeding those of the single stages for fungi and beetles, but not for plants.

Conclusions: Our findings support the hypothesis of continuing structural heterogeneity in advanced early-seral stages at local and regional scales and indicate that this spatial diversity might shape unmanaged mountain forests – at least at higher altitudes – even longer than the studied two decades. Successional patterns of species groups colonizing the stand habitats did not follow patterns of structural elements uniformly, but correlated differently with single structural attributes.

Keywords Early-seral ecosystems; Natural disturbances; Beta diversity; Structural heterogeneity; Phylogenetic diversity; Functional diversity; Vascular plants; Wood-inhabiting fungi; Saproxylic beetles; Northern Limestone Alps; Berchtesgaden National Park

Zusammenfassung

Fragen: Fröhsukzessionale Stadien nach natürlichen Störungen können durch eine Vielfalt an verschiedenen Strukturen und Habitaten geprägt sein. Es ist allerdings noch unklar, ob es sich bei dieser Strukturvielfalt um ein temporäres Phänomen handelt, oder ob die Vielfalt mehrere Jahrzehnte überdauern und evtl. noch längerfristig die weitere Walddynamik prägen wird. Nach unserer Hypothese werden auch die Bestandesstrukturen eines fortgeschrittenen fröhsukzessionalen Stadiums nach großflächigem Borkenkäferbefall noch durch eine hohe räumliche Heterogenität auf Landschaftsebene geprägt sein, und Diversitätsmaße verschiedener Artengruppen und Trophiestufen werden diese räumliche Strukturheterogenität widerspiegeln.

Untersuchungsgebiet: Nationalpark Berchtesgaden, Bayern, Südost-Deutschland

Methoden: Analyse von Alpha- und Beta-Diversität von räumlicher Bestandesstruktur und Artenzusammensetzung, phylogenetischer und funktioneller Vielfalt von Gefäßpflanzen, totholzbesiedelnden Pilzen und totholzbesiedelnden Käfern anhand einer unechten Zeitreihe (*chronosequence*) von Fichtenaltbeständen über das beginnende zum fortgeschrittenen fröhsukzessionalen Stadium in unbewirtschafteten montanen/hochmontanen Bergwäldern.

Ergebnisse: Das fortgeschrittene fröhsukzessionale Stadium war durch eine große räumliche Heterogenität der Strukturmerkmale, wie Überschirmungsgrad, Jungwuchsdichten und räumliche Stammverteilung geprägt und ähnelte damit den in der Hypothese erwarteten komplexen fröhsukzessionalen Wäldern. Während die totholzbesiedelnden Käfer vergleichbar, mit einer Änderung und Ausweitung der Artenzusammensetzung und einer zunehmenden Beta-Diversität im Verlauf der Sukzession reagierten, spiegelten die totholzbesiedelnden Pilze die Veränderungen zwar durch eine partielle Verschiebung der Artenzusammensetzung wider, zeigten aber überwiegend abnehmende Beta-Diversitäts-Werte. Die Gefäßpflanzen wiesen die höchste Alpha-Diversität im fortgeschrittenen fröhsukzessionalen Stadium auf. Die räumliche Heterogenisierung der Bestandesstrukturen führte jedoch nicht zu signifikanten Veränderungen von Artenzusammensetzung oder Beta-Diversität auf Landschaftsebene. Das räumliche Mosaik der drei Sukzessionsstadien im Untersuchungsgebiet führte für die totholzbesiedelnden Pilze und Käfer zu einer Gamma-Diversität, die jene der einzelnen Sukzessionsstadien übertraf.

Schlussfolgerung: Die Ergebnisse unterstützen die Hypothese einer anhaltenden strukturellen Heterogenität im fortgeschrittenen fröhsukzessionalen Stadium auf lokaler und regionaler Ebene und liefern Hinweise, dass diese räumliche Diversität die Entwicklung der unbewirtschafteten Bergwälder – zumindest in höheren Lagen – noch deutlich über die untersuchten zwei Jahrzehnte hinaus prägen

wird. Die diese Habitate nutzenden Artengruppen spiegelten diese Entwicklung nicht einheitlich wider, sondern wiesen unterschiedlich starke Korrelationen zu den verschiedenen Strukturelementen auf.

Schlagwörter Frühsukzessionale Ökosysteme; Natürliche Störungen; Beta-Diversität; Strukturelle Heterogenität; Phylogenetische Vielfalt; Funktionelle Vielfalt; Gefäßpflanzen; Totholzbesiedelnde Pilze; Totholzbesiedelnde Käfer; Nördliche Kalkalpen; Nationalpark Berchtesgaden

Nomenclature Wisskirchen & Haeupler (1998) for vascular plants, MycoBank Database for wood-inhabiting fungi (<http://www.mycobank.org/>, assessed on 20 January 2016), Schmidl & Bußler (2004) for saproxylic beetles.

Abbreviations NMDS = Non-metric multidimensional scaling, $R = R$ aggregation index of Clark & Evans (1954).

Introduction

Early successional stages following large-scale forest disturbances, such as wild fires, insect infestations and storms, have been recently recognized as valuable phases of forest biodiversity (Swanson et al. 2011, 2014, Donato et al. 2012, Beudert et al. 2015). Compared to mature pre-disturbance stands, early-seral stands considerably differ in biotic and abiotic stand conditions. For example higher solar radiation at ground level, more extreme temperatures and accelerated nutrient fluxes in the soil were reported (Sousa 1984, Roberts 2004, Swanson et al. 2011). The structural diversity of these stands is determined by legacies from the pre-disturbance phase that include dead wood and co-dominating diverse vegetation such as herbs, shrubs and trees (Zenner 2005, Swanson et al. 2011, 2014).

Early-seral stands not only have an increased structural heterogeneity but also show an increased species diversity (Bouget & Duelli 2004, Campbell & Donato 2014, Swanson 2014, Beudert et al. 2015). The latter finding may at least be partly explained by the habitat heterogeneity hypothesis, which states that habitat heterogeneity is positively correlated with species diversity (e.g. Tews et al. 2004, McElhinny et al. 2005, Stein et al. 2014). The greater diversity in early-seral stands compared to that of mature pre-disturbed forest stands has most often been observed as an increase in species density or species richness at the alpha-diversity level, which indicates improved conditions for the surveyed species on a temporal scale (Bouget & Duelli 2004, Müller et al. 2008, Campbell & Donato 2014). In our earlier investigation of the 20-year development of various functional groups of flora, fauna and fungi after a bark beetle-induced spruce dieback, we found a significant increase in species density at the alpha-diversity level over time – especially of taxa dependent on light, nutrients or

dead wood (Winter et al. 2015a). At the same time, structural attributes and regeneration densities varied greatly among plots of the same successional stage (Winter et al. 2015b), as did diversity attributes (Winter et al. 2015a). This within-stage variation, as a measure of beta diversity, i.e. spatial heterogeneity on a landscape scale, is regarded as a key attribute that drives further regional successional patterns (Donato et al. 2012).

Donato et al. (2012) hypothesized that the rate and pattern of tree canopy closure following stand-replacing disturbances determine the direction of further forest succession: (i) dense and synchronous tree establishment truncates the diverse early-seral phase quickly (*conventional pathway*), (ii) sparse or protracted tree establishment allows structurally diverse conditions to develop (*analogous precocity pathway* due to certain structural similarities to old forests), and (iii) lack of tree canopy closure causes this diversity to persist throughout succession to the old-growth stage (*homologous precocity pathway*). An understanding of successional patterns and possible alternative pathways that determine the occurrence and longevity of an early-seral phase after a natural forest disturbance is crucial for conservation management of naturally disturbed forests. The capacity of species to survive in communities within a given environment is defined to a large extent by traits inherited through the evolution of lineages (Graham et al. 2009, Ndiribe et al. 2014). The analysis of functional and phylogenetic structures of species assemblages thus provides a method to test the diversity of structural attributes used by the species groups studied (Cadotte et al. 2011).

This study focuses on the change in beta diversity of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles after canopy opening caused by bark beetle outbreaks in the alpine Berchtesgaden National Park, Germany. We assessed stand structure, species composition, phylogenetic and functional diversity of species assemblages in mature spruce forests (no or only endemic beetle activity), initial early-seral vegetation (~3 years after severe bark beetle outbreak) and advanced early-seral vegetation (~20 years after severe bark beetle outbreak) in unmanaged montane and high montane forests. As members of different trophic levels the three investigated taxonomic groups are expected to react variously on the stand-replacing disturbance: while vascular plants as primary producers respond mainly on the evolved gap conditions with e.g., increased light availability (Ammer 1996, Lehnert et al. 2013, Winter et al. 2015a), saproxylic fungi as decomposers and saproxylic beetles who predominantly act as consumers benefit primarily of the dead wood legacies of the preceding spruce stand (Saint-Germain et al. 2007, Müller et al. 2008, 2010, Bässler et al. 2012, Winter et al. 2015a). The analysis of the selected species groups, driving major ecosystem functions, together with the stand structural attributes is assumed to enable a comprehensive insight into the ecology of early-seral stages and successional pathways. We expected that the bark beetle-induced spruce dieback would lead to heterogenization of spatial stand structure on local and

landscape scale and that intensified competition would increase beta diversity of species composition as well as phylogenetic and functional characteristics in the initial early-seral stage. We expected that this increased beta diversity of structure and species would still persist in an advanced early-seral stage (Fig. 4.1). Such a pattern could indicate a continuity of spatial diversity in the advanced early-seral stage on a landscape scale, which would support the *homologous precocity pathway* hypothesized by Donato et al. (2012) and would point to the importance of this stage for maintaining species biodiversity in forest ecosystems. Additionally we expected a high species gamma diversity when combining the three successional stages, representing a heterogeneous mosaic of different structures in the study area.

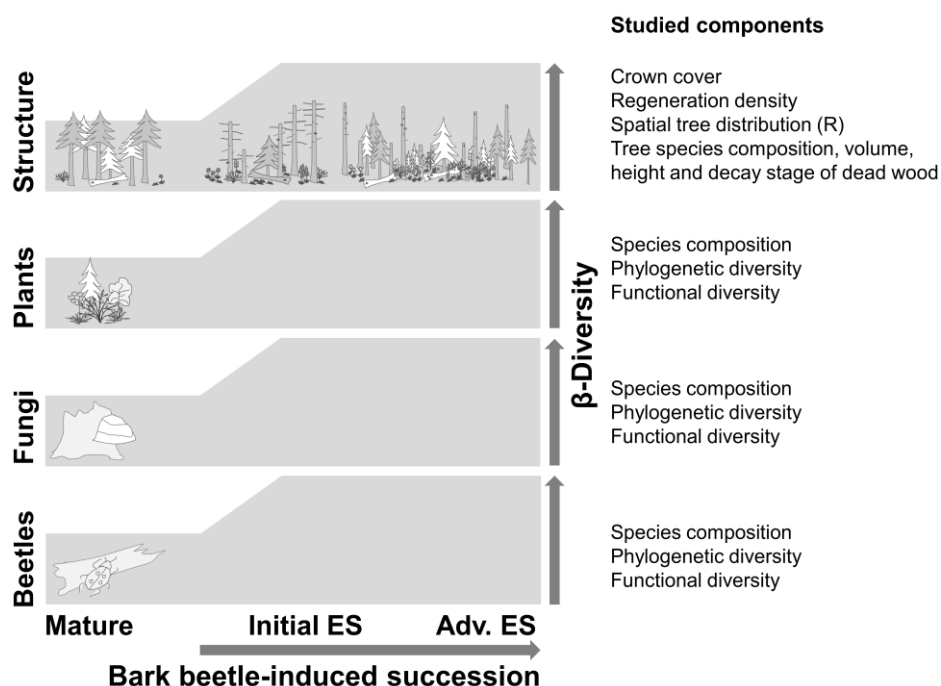


Fig. 4.1 Hypothesized changes in beta diversity of stand structural elements, vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles at three stages of bark beetle-induced forest succession. Mature: mature spruce forest, Initial ES: initial early-seral stage, Adv. ES: advanced early-seral stage. Beta diversity is defined in this study as heterogeneity (calculated as mean pairwise distance) among plots of the same successional stage on landscape scale and can therefore be a measure of structures as well as of species.

Abb. 4.1 Erwartete Veränderungen der Beta-Diversität von Bestandesstrukturen, Gefäßpflanzen und totholzbesiedelnden Pilzen und totholzbesiedelnden Käfern im Verlauf der von Borkenkäferbefall beeinflussten Waldsukzession. Mature: Fichtenaltbestand, Initial ES: beginnende Sukzession, Adv. ES: fortschreitende Sukzession. Beta-Diversität wird in dieser Studie als Heterogenität zwischen den Probeflächen eines Sukzessionsstadiums auf Landschaftsebene verstanden und als mittlere paarweise Distanz berechnet. Es ist damit sowohl ein Maß für die räumliche Heterogenität von Strukturen als auch von Artengemeinschaften.

Materials and methods

Study area

Berchtesgaden National Park, founded in 1978, is located in south-eastern Germany in the Northern Limestone Alps and covers an area of 20 800 ha (Fig. 4.2) with an altitudinal gradient from 603 to 2713 m a.s.l. (Nationalpark Berchtesgaden 2001). The mean annual temperature ranges from +7 to –2 °C. Annual precipitation values vary between 1500 and 2600 mm (Spandau 1988). The natural forest type in the mid-elevation zones of the region is mixed-montane European beech (*Fagus sylvatica*) forests with Norway spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba*, Köstler & Mayer 1974). Historically, centuries of high demand for timber from the salt mining industry greatly altered the natural tree species composition in all accessible parts of these forests (von Pechmann 1932). As Norway spruce ensured better timber floating and burning conditions, the alterations favoured pure Norway spruce stands (Knott et al. 1988; Konnert & Siegrist 2000). Following the winter storms in 1990, about 100 ha of spruce stands in the park were affected by bark beetle (primarily *Ips typographus*). This led to nearly 100% mortality in patches of up to 1 ha in size (Winter et al. 2015b). The outbreak ceased naturally at the end of the 1990s (Nationalpark Berchtesgaden 2001). Unlike the preceding events, the winter storms *Kyrill* in 2007 and *Emma* in 2008 primarily disturbed the unmanaged zone. The storms initiated bark beetle infestation of approximately 400 ha of spruce forest, which lasted until 2014 (Winter et al. 2015b).

Study design

For this study, we sampled three different stages of forest succession (Fig. 4.1), which represent a chronosequence of unmanaged forests that characterize natural dynamics following spruce bark beetle attack. The three stages are defined according to Winter et al. (2015a): undisturbed secondary spruce stands that are 80–250 years old and potentially susceptible to bark beetle infestation (*mature stage*), stands affected by bark beetles within the last five years (*initial early-seral stage*) and stands infested 17–25 years ago in the 1990s (*advanced early-seral stage*). Each stage was sampled on six different plots in two altitudinal zones (montane: 700–1200 m a.s.l.; high montane: 1200–1400 m a.s.l.) on both south- and north-facing slopes. The study comprised a total of 72 plots (3 stages × 2 zones × 2 aspects × 6 replicate plots).

In the initial and advanced early-seral stage sites, circular study plots (0.05 ha) were located in the centre of forest gaps resulting from bark beetle attack. In mature stage spruce stands, study plots (0.05 ha) were located on grid points of the national park forest inventory grid (Konnert & Siegrist 2000) in areas dominated by spruce and closest to selected forest gaps resulting from bark beetle

attack (for details, see Winter et al. 2015a). The study plots were distributed over the entire spruce-dominated area of the national park (Fig 4.2). The plots of each triple of the three different successional stages are located close to each other, and there are no significant differences in spatial distribution among the three successional stages. The mean distances (\pm twofold standard error) among the plots of one stage are: in the mature stage 7748 m (\pm 539), in the initial early-seral stage 7648 m (\pm 576) and in the advanced early-seral stage 7292 m (\pm 539).

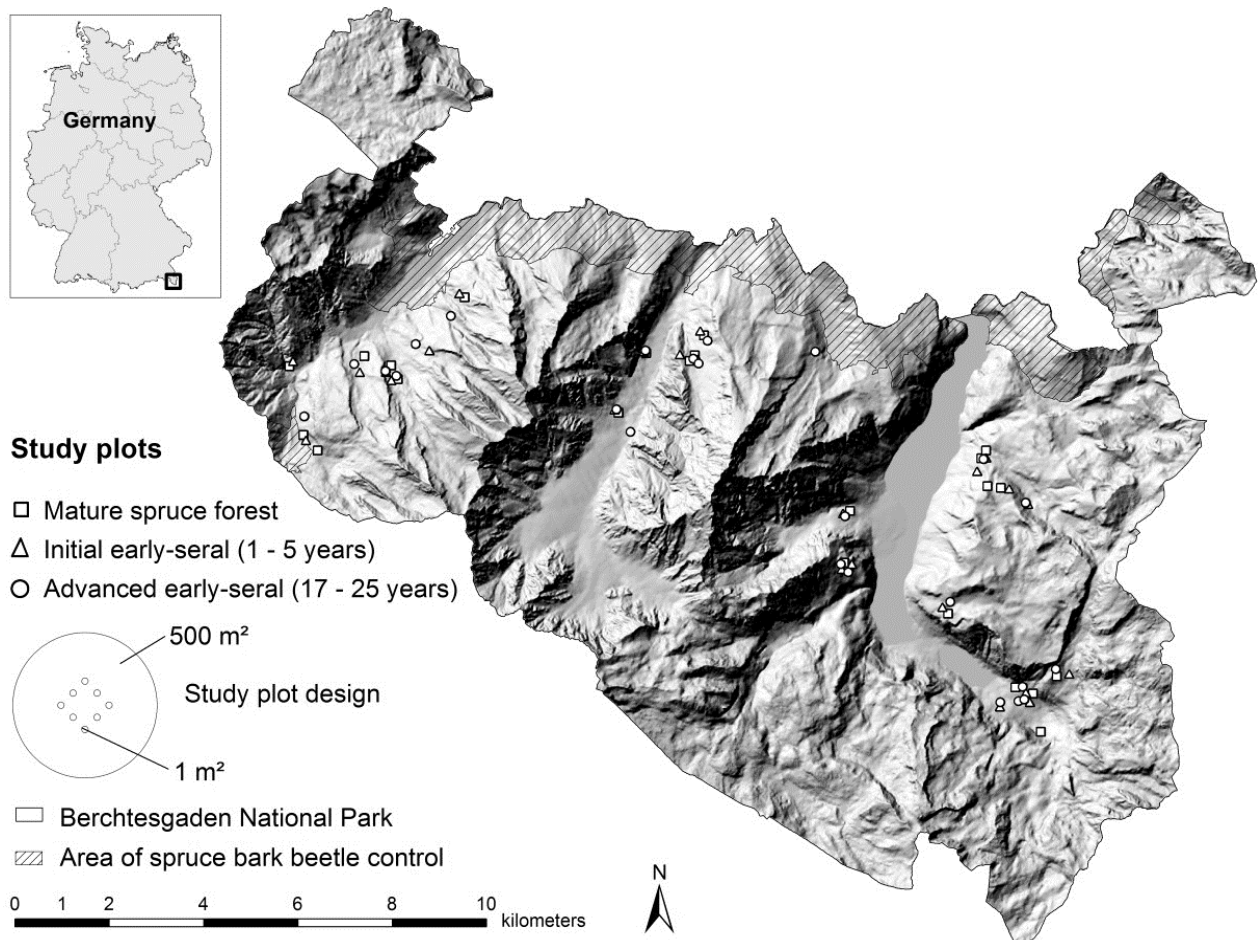


Fig. 4.2 Topographical map of Berchtesgaden National Park showing the position of the 72 study plots in the spruce-dominated areas of the park. The map insert in the upper left indicates the location of the national park in south-eastern Germany. The study plot design illustrates the surveying method with main plots of 0.05 ha and eight subplots of 1 m².

Abb. 4.2 Topographische Karte des Nationalparks Berchtesgaden mit der Lage der 72 Probeflächen in den fichtendominierten Gebieten des Parks. Die kleine Karte gibt die Lage des Nationalparks an der südöstlichen Grenze Deutschlands an. Die Graphik des Probeflächendesigns verdeutlicht die Aufnahmemethodik mit 0.05 ha Gesamtprobefläche und acht 1 m² Kleinkreisen.

Data collection

Sampling took place during the vegetation periods in 2012 and 2013 (Winter et al. 2015a). On 36 of the 72 study plots (3 replicate plots per combination of stage, zone and aspect), structural attributes, vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles were recorded. On the other 36 plots, only structural attributes and vascular plants were recorded. Stand structural attributes were measured following standard forest measurement procedures (Konnert & Siegrist 2000) and included crown cover within the plot, tree bole location, diameter at breast height, and height of all trees taller than 2 m on the study plots; regeneration parameters were measured on subplots (for details, see Winter et al. 2015b).

Vascular plants were mapped once on each of the 72 study plots in May–July 2012 or May–July 2013 following the method of Braun-Blanquet (1964). Each 0.05 ha study plot was mapped separately from its eight associated subplots (Fig. 4.2, small graph). Wood-inhabiting fungi were sampled on 36 study plots during a three-week period in August and September 2013. The macroscopic survey of fruiting bodies was standardized per plot to 90 min. Dead-wood substrates (tree, snag, log, stump, branches) were sampled according to their frequency on a plot, with as many objects as possible within the time frame. Fungi were identified to the species level in the field or in the laboratory (Winter et al. 2015a). Beetles were sampled on the same 36 study plots during the growing season in 2012 (May–September) using two pitfall traps and one flight-interception trap per plot (for details, see Winter et al. 2015a). The traps were emptied monthly during the growing season, and beetle specimens were determined to the species level by an external specialist. Only saproxylic beetles, i.e. directly or indirectly dependent on dead wood, were included in this analysis.

Community phylogenies and functional traits

Saproxylic beetle phylogeny was according to Seibold et al. (2015), who modified the comprehensive phylogeny of Hunt et al. (2007) to include all relevant Bavarian taxa. The community phylogenies of plants and fungi of the study sites were estimated as explained in Appendix 4.S1. The three community phylogenies are shown in Appendices 4.S8–4.S10. In order to homogenize the phylogenetic information available, the calculated distance matrices of the trees were standardized to a range of 0 to 1 prior to further calculations.

We compiled published information on species ecological traits known to represent a broad spectrum of the fundamental processes persistence and regeneration, and determined the development of each species group. Appendices 4.S2 and 4.S4 give an overview of all traits included in the analysis, their attribution to the processes persistence and regeneration, and their origin.

Statistical analyses

All statistical calculations were performed using R 3.1.0 (R Core Team 2013). To assess horizontal stand structure, the aggregation index R of Clark & Evans (1954) was calculated for the spatial distribution of live trees within each plot, using data of tree bole location and the cumulative distribution function method within the *clarkevans* function to correct for edge effects (package *spatstat*). Values of $R > 1$ indicate a regular/dispersed distribution relative to random, while values of $R < 1$ suggest clustering of the trees on the plot relative to random. Regeneration density is defined here as number of trees between 0.5 and 2.0 m in height per hectare (for details, see Winter et al. 2015b). Beta diversity is defined in this study as heterogeneity (calculated as mean pairwise distance) among plots of the same successional stage on landscape scale and can therefore be a measure of structures as well as of species. Beta diversity of structural attributes was computed with Euclidian distance.

In order to use the same diversity measure for trap data (saproxylic beetles) and mapping data (vascular plants and wood-inhabiting fungi), we used species densities, i.e. the number of species per specified collection unit (here: study plot; Magurran 2004), as a measure of alpha diversity. In a parallel analysis, we estimated the extrapolated species densities of the single successional stages and, as a measure of gamma diversity, combined for the species pool of all three stages using the function *specpool* with incidences in sample sites and the following estimators: Chao (Chao 1987), Jackknife and Bootstrap (Smith & van Belle 1984; package *vegan*).

To compare species composition of the three successional stages, samples were ordered by dissimilarity using non-metric multidimensional scaling (NMDS, Legendre & Legendre 1998) with function *metaMDS* (package *vegan*). In order to approach normal distribution of data, cover values of vascular plants were square-root transformed and abundances of fungi and beetles were log transformed prior to analysis (Leyer & Wesche 2007). The NMDS, based on rank orders, was calculated with Bray-Curtis distances (Legendre & Legendre 1998), which ordered species and sites in a two-dimensional scale. The relative proportion of beta diversity indicated by species composition was calculated with additive diversity partitioning using *adipart* function, incidence species data and 10 000 permutations (package *vegan*). To quantify the impact of known environmental conditions on the species composition, the unconstrained NMDS ordination graph was overlaid with environmental variables. For this purpose, the aspect was transformed from 360°-values to ecologically more meaningful values ranging from 0 (south-south-west) to 2 (north-north-east) following the method of Beers et al. (1966). Even though there is a clear link among the species composition of vascular plants and the abundance-weighted mean indicator values of Ellenberg & Leuschner (2010) of the plant species present, these values were included as overlaid environmental variables to give an

impression of unmeasured site conditions. To explore relationships among all explanatory variables, a correlation matrix was calculated using non-parametric Spearman rank correlation coefficients. Variables that were highly correlated with each other ($r > 0.6$) were eliminated from further analysis to avoid multicollinearity. The remaining environmental variables were fitted onto the NMDS ordination with maximum correlation to the NMDS pattern using the *envfit* function (package *vegan*). A permutation test (with 10 000 repetitions) was calculated to test the hypothesis of a relationship among environmental variables and species composition (Table 4.1).

Phylogenetic and functional diversity at the alpha-diversity level was calculated as standardized effect size of the mean pairwise distance of the species within one assemblage with the function *ses.mpd* (package *picante*), using abundance data for functional diversity. For phylogenetic diversity, incidence data were used so that the genetic information of rare species would not be underestimated. The standardized effect sizes describe the difference between the distances in the observed communities versus null communities generated with 999 randomizations of the tip labels. Values close to 0 show random dispersion, values < 0 point toward clustering, and values > 0 indicate overdispersion within assemblages (Pausas & Verdú 2010). Phylogenetic distances were calculated with the function *cophenetic.phylo* (package *ape*), which computes the pairwise distances between the pairs of tips from a phylogenetic tree using its branch lengths. Beta diversity of single numeric traits was computed with Euclidian distance; single categorical traits and overall functional diversity were computed with Gower distances as the latter enables the joint consideration of numeric and categorical variables (package *FD*). Phylogenetic and functional beta diversities among plots of the same successional stage were calculated with function *comdist* (package *picante*).

The assumption of independence among the three succession stages was assessed by means of resampling-based multiple testing for all calculations of alpha diversity and beta diversity (Westfall & Young 1993). The p -values obtained by this procedure were adjusted for multiple comparisons utilizing a step-down max-T approach (Algorithm 2.8 in Westfall & Young 1993). For each response variable, a post-hoc test (Tukey all-pair comparisons) was also applied to assess the differences of the rank-transformed response variables between each pair of categories (packages *multcomp* and *coin*). The level of significance for all statistical inferences was defined as $\alpha \leq 0.05$.

Results

Structural heterogeneity

On the alpha-diversity level, mean values of crown cover, horizontal stand heterogeneity (R) and dead-wood volume differed significantly between the mature stage and the initial- and advanced early-seral stages (Table 4.2). Even though regeneration density was significantly higher in the advanced early-seral stage than in the two preceding stages, crown cover remained lower than that of the mature stage. The spatial distribution of trees on the plots was more heterogeneous in the initial and advanced early-seral stands. In all three successional stages, trees were spatially clustered ($R < 1$), but the clustering was significantly more evident in the two early-seral stages than in the mature stage. Stands of the initial early-seral stage were characterized by higher and less-decayed dead wood than either of the other successional stages. The number of tree species of dead wood did not significantly differ among the successional stages (Table 4.2).

We analysed the variation of stand structural attributes on the landscape scale by investigating beta diversity of structural attributes among plots of the same successional stage. Highest values were obtained for crown cover and regeneration density in the advanced early-seral stage. Crown cover and regeneration density were not correlated (Pearson $r = 0.11$, $p = 0.35$). The beta diversity values for spatial distribution of trees and dead-wood volume were higher for both post-successional stages than for the mature stage. The beta diversity of dead-wood species composition and decay stages was highest for the mature stage, that of dead-wood diameter was highest in the mature stage and advanced early-seral stage, and that of dead-wood height was highest in the mature stage and initial early-seral stage (Table 4.2).

Species density

We found 327 vascular plant species, 242 wood-inhabiting fungal species and 137 saproxylic beetle species (Appendices 4.S5–4.S7). The species density of vascular plants was higher on the 1 m² subplots of the advanced early-seral stage than on subplots of the mature stage and initial early-seral stage; the same trend was observed at the plot level. The mean species densities of wood-inhabiting fungi were not significantly different among the successional stages. The species density of saproxylic beetles was highest during the initial early-seral stage (Table 4.2).

Table 4.1 Environmental variables applied and their fit to species composition of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles in NMDS ordination.

Tabelle 4.1 Erfasste Umweltparameter und deren Korrelation mit der Artenzusammensetzung von Gefäßpflanzen, totholzbesiedelnden Pilzen und totholzbesiedelnden Käfern in der NMDS-Ordination.

Environmental variable	Plants			Fungi			Beetles		
	NMDS 1	NMDS 2	R ²	NMDS 1	NMDS 2	R ²	NMDS 1	NMDS 2	R ²
Time since spruce dieback	-0.58	0.82	0.1 *	-0.19	0.98	0.41 ***	-0.66	0.75	0.49 ***
Elevation	0.75	0.67	0.7 ***	-0.36	0.93	0.00	0.63	-0.78	0.05
Slope aspect	-0.81	0.58	0.0	0.94	-0.34	0.05	0.40	-0.92	0.10
Slope inclination	0.86	0.51	0.2 ***	-0.97	-0.24	0.01	0.92	0.40	0.20 *
Litter cover on plot	0.45	-0.89	0.0 *	-0.60	-0.80	0.33 **	0.44	-0.90	0.09
Moss cover on plot	-1.00	-0.08	0.2 ***	0.24	-0.97	0.16	-0.72	-0.69	0.05
Cover of dwarf shrubs on plot	-0.76	-0.65	0.1 *	0.99	0.15	0.06	-0.89	-0.46	0.32 **
Mean height of ground vegetation	-	-	-	-0.77	0.63	0.27 **	-0.55	0.83	0.36 ***
Dead-wood volume	-0.46	0.89	0.0	-0.70	0.71	0.27 **	0.62	0.78	0.07
Dead-wood decay stage	-0.74	0.68	0.0	0.98	-0.18	0.03	-1.00	0.00	0.29 **
Nitrogen ^a	-0.86	0.52	0.4 ***	-0.99	0.11	0.22 *	-0.28	0.96	0.19 *
Light ^a	0.98	0.19	0.5 ***	0.63	0.77	0.21 *	0.14	0.99	0.03
Temperature ^a	-0.91	-0.42	0.5 ***	-1.00	0.04	0.14	-0.95	0.31	0.06
Moisture ^a	-0.49	0.87	0.4 ***	-0.77	0.63	0.06	-0.70	0.72	0.22 *

^a Abundance-weighted mean Ellenberg indicator value of ground vegetation; significance: <0.05 *, <0.01 **, <0.001 ***

Table 4.2 Alpha and beta diversity of stand structures, vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles of the three successional stages. Given are the means \pm two-fold standard error. Different lowercase letters indicate significant differences among the three successional stages. \underline{D} illustrates the development of selected diversity measures from the mature stage to initial early-seral (ES) stage (\underline{D}_1) and from the initial early-seral stage to advanced early-seral (Adv. ES) stage (\underline{D}_2) with increasing (\uparrow), decreasing (\downarrow) or invariant values ($-$). Stand structural values (excluding dead-wood species) are calculated as mean values (mean values), and as mean Euclidean distances (beta diversity). Species values are calculated as species densities (alpha diversity) and as mean Bray-Curtis dissimilarities of species composition (beta diversity). Phylogenetic diversity and functional diversity are calculated as standardized effect size of the mean pairwise distance (alpha diversity) and as mean pairwise distances of cophenetic or Gower distances (beta diversity).

Parameter	Unit	Mean values / Alpha diversity			Beta diversity		
		Mature stage	Initial ES	Adv. ES	Mature stage	Initial ES	Adv. ES
Stand structure							
Crown cover	[%]	76.9 \pm 4.8 a	10.0 \pm 3.9 b	29.6 \pm 10.5 b	0.4 \pm 0.04 a	0.3 \pm 0.03 b	0.9 \pm 0.08 c
Regeneration density	[n/ha]	533 \pm 369 a	467 \pm 428 a	4208 \pm 2106 b	0.2 \pm 0.03 a	0.2 \pm 0.04 a	1.3 \pm 0.19 b
R aggregation index		0.9 \pm 0.04 a	0.7 \pm 0.14 b	0.6 \pm 0.08 b	0.5 \pm 0.05 a	1.4 \pm 0.23 b	1.0 \pm 0.11 b
Dead-wood species		1.2 \pm 0.23 a	1.3 \pm 0.18 a	1.2 \pm 0.17 a	0.5 \pm 0.04 a	0.1 \pm 0.01 b	0.1 \pm 0.01 b
Dead-wood volume	[m ³]	41.8 \pm 12.9 a	686 \pm 86 b	457 \pm 81.2 b	0.1 \pm 0.01 a	0.8 \pm 0.07 b	0.7 \pm 0.06 b
Dead-wood diameter	[cm]	35.0 \pm 3.9 a	37.4 \pm 1.9 a	37.9 \pm 2.6 a	1.4 \pm 0.15 a	0.8 \pm 0.07 b	1.1 \pm 0.10 a
Dead-wood height	[m]	7.0 \pm 2.20 a	19.8 \pm 1.8 b	9.6 \pm 1.09 a	0.9 \pm 0.08 a	0.7 \pm 0.06 a	0.4 \pm 0.04 b
Dead-wood decay stage		3.3 \pm 0.37 a	2.0 \pm 0.18 b	3.2 \pm 0.17 a	1.2 \pm 0.11 a	0.5 \pm 0.06 b	0.5 \pm 0.06 b
Vascular plants (subplots)							
Species composition		10.0 \pm 0.7 a	11.0 \pm 0.6 a	13.0 \pm 0.7 b	0.64 \pm 0.02 a	0.61 \pm 0.01 b	0.64 \pm 0.01 a
Phylogenetic diversity		-0.3 \pm 0.16 a	-0.6 \pm 0.15 b	-0.0 \pm 0.15 c	0.62 \pm 0.01 a	0.62 \pm 0.00 b	0.66 \pm 0.00 c
Functional diversity		-0.1 \pm 0.18 a	-0.3 \pm 0.18 a	-0.1 \pm 0.16 a	0.20 \pm 0.00 a	0.20 \pm 0.00 a	0.21 \pm 0.00 b
Vascular plants (plots)							
Species composition		69.3 \pm 5.0 a	73.8 \pm 6.1 a	83.7 \pm 5.6 b	0.6 \pm 0.01 a	0.6 \pm 0.01 a	0.6 \pm 0.01 a
Phylogenetic diversity		1.8 \pm 0.63 a	1.2 \pm 0.62 a	2.1 \pm 0.48 a	0.70 \pm 0.00 a	0.68 \pm 0.00 b	0.70 \pm 0.00 a
Functional diversity		0.2 \pm 0.42 ab	-0.5 \pm 0.41 a	0.3 \pm 0.43 b	0.21 \pm 0.00 a	0.21 \pm 0.00 b	0.21 \pm 0.00 a
Wood-inhabiting fungi							
Species composition		24.2 \pm 3.9 a	25.8 \pm 4.1 a	24.3 \pm 5.3 a	0.7 \pm 0.03 a	0.6 \pm 0.02 b	0.7 \pm 0.02 c
Phylogenetic diversity		-0.3 \pm 0.63 a	-0.5 \pm 0.71 a	-0.6 \pm 0.54 a	0.64 \pm 0.01 a	0.64 \pm 0.01 a	0.62 \pm 0.01 b
Functional diversity		-0.3 \pm 0.52 a	0.3 \pm 0.65 a	0.1 \pm 0.58 a	0.15 \pm 0.01 a	0.16 \pm 0.01 b	0.16 \pm 0.01 b
Saproxylic beetles							
Species composition		11.7 \pm 2.8 a	17.5 \pm 3.1 b	13.2 \pm 3.4 a	0.7 \pm 0.03 a	0.7 \pm 0.03 a	0.8 \pm 0.02 b
Phylogenetic diversity		-1.5 \pm 1.32 a	-0.8 \pm 0.84 a	-0.4 \pm 0.52 a	0.76 \pm 0.01 a	0.79 \pm 0.00 b	0.80 \pm 0.01 b
Functional diversity		-1.3 \pm 0.90 a	-1.9 \pm 0.5 a	-1.1 \pm 0.64 a	0.28 \pm 0.01 a	0.28 \pm 0.00 a	0.29 \pm 0.01 a

Tabelle 4.2 Alpha- und Beta-Diversität der Bestandesstrukturen, Gefäßpflanzen, totholzbesiedelnden Pilze und totholzbesiedelnden Käfer in den drei Sukzessionsstadien. Angegeben sind Mittelwert \pm zweifacher Standardfehler. Verschiedene Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den drei Sukzessionsstadien. D verdeutlicht die Entwicklung der Struktur- und Diversitätsattribute von den Fichtenaltbeständen (*Mature*) zum beginnenden frühsukzessionalen Stadium (*Initial ES*; D₁) und vom beginnenden frühsukzessionalen Stadium zum fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium (*Adv. ES*; D₂) mit zunehmenden (\uparrow), abnehmenden (\downarrow) oder gleichbleibenden ($-$) Werten. Von Bestandesstrukturen (excl. Totholz-Arten) sind Mittelwerte (mean values) und mittlere euklidische Distanzen (beta diversity), von Arten sind Artendichten (alpha diversity) und mittlere Bray-Curtis Unähnlichkeiten der Artenzusammensetzung (beta diversity) und von phylogenetischer und funktioneller Vielfalt sind standardisierte Effektgrößen der mittleren paarweisen Distanzen (alpha diversity) und mittlere paarweise cophenetic- oder Gower-Distanzen (beta diversity) angegeben.

Species composition

Stress values of 0.25 to 0.22 showed an adequate fit of the NMDS ordination procedures based on rank abundances of the three species groups on the two-dimensional scale (Fig. 4.3). The ordinations did not explicitly differentiate the species compositions among the three successional stages, as the ellipses depicting the standard deviation of the averages of study plots of one successional stage partly overlapped. The species overlap was largest for vascular plants (Fig. 4.3a); fungi and beetles showed larger differentiations, with the highest beta diversity of wood-inhabiting fungi in the mature stage (Fig. 4.3d) and the highest beta diversity of saproxylic beetles in the advanced early-seral stage (Fig. 4.3g). While the co-variables dead-wood volume, dead-wood decay stage, height of ground vegetation, cover of dwarf shrubs, and age since spruce dieback showed the highest degree of correlation to species composition of fungi (Fig. 4.3f) and beetles (Fig. 4.3i) in the ordination, plant species were ordinated along a thermal gradient, as illustrated by clustering of the study plots of elevation and aspect class and by the high loading of the co-variables Ellenberg temperature indicator value and elevation (Fig. 4.3c). Additive diversity partitioning showed that 77–90% of the observed gamma diversity of the species groups could be attributed to beta diversity among plots (Fig 4.3a, d, g). The extrapolation of species densities indicated a high number of unseen species of wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles in our study. The combined analysis of species assemblages of all three successional stages as extrapolated species densities lead to overall species (gamma) diversity, exceeding those of the single stages for wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles, but not for vascular plants (Appendix 4.S11).

Phylogenetic diversity

As indicated by standardized effect sizes of phylogenetic diversity larger zero, plant assemblages were overdispersed, while wood-decaying fungi and saproxylic beetle assemblages did not significantly differ from a random distribution, although the latter assemblages tended towards clustering (Table 4.2). The phylogenetic diversity of none of the studied species groups differed among the three successional stages at the plot level. The advanced early-seral stage showed highest values of phylogenetic beta diversity (measured as mean pairwise distances) for plants on subplots. Plants on main plots showed high values of phylogenetic beta diversity both, in the advanced early-seral stage and in the mature stage. For saproxylic beetles, the phylogenetic beta diversity was higher in both post-successional stages than in the mature stage. Only wood-inhabiting fungi displayed the lowest heterogeneity of phylogenetic information on the landscape scale in the advanced early-seral stage (Table 4.2).

Functional diversity

The standardized effect sizes of functional diversity did not differ from random for plants and wood-inhabiting fungi, but were negative for saproxylic beetles, i.e., clustered. For plants, the standardized effect size of functional diversity was higher in the advanced early-seral stage than in the initial early-seral stage; for wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles, standardized effect size of functional diversity did not differ among stages (Table 4.2). Beta diversity of beetles did not significantly differ among the successional stages. For plants the mature stage and the advanced early-seral stage displayed the highest heterogeneity, for fungi the initial and the advanced early-seral stage, displayed the highest heterogeneity of overall functional trait information on the landscape scale (Table 4.2). Results and interpretation of single functional traits of species groups are given in Appendices 4.S3 and 4.S4.

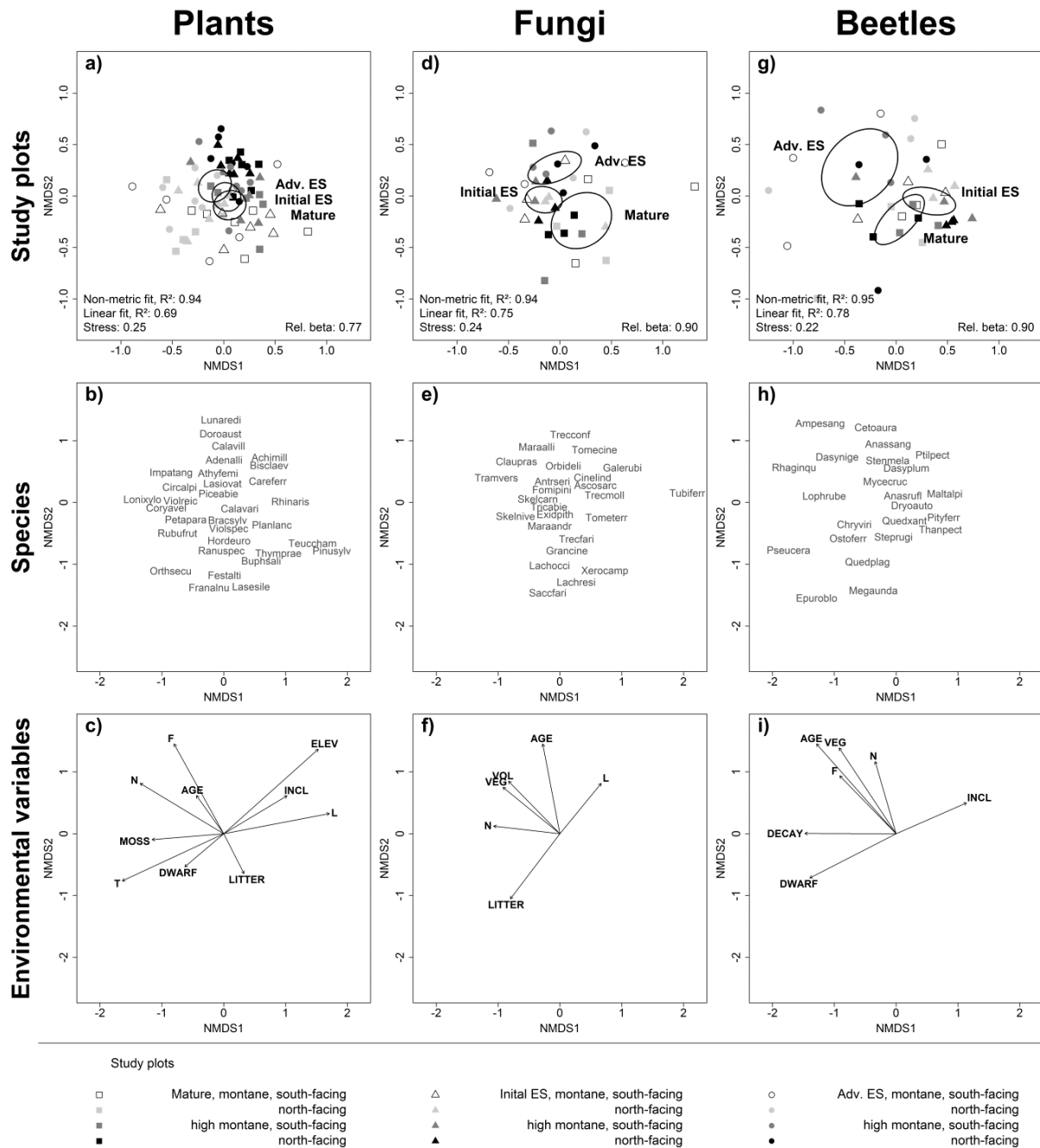


Fig 4.3 NMDS ordination diagrams of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles. The ordination of study plots, species composition and correlating environmental variables is based on one ordination per species group, but is illustrated in three graphs (rows 1–3) for clarity. The standard deviations of the averages of study plots of the same successional stage are depicted as the confidence interval (ellipse) in the first row and are a measure of beta diversity. Rel. beta refers to the observed relative beta diversity among study plots compared to the value of gamma diversity through additive diversity partitioning. The plotted names in graphs b, e and h are the combined first four letters of the genus name and the first four letters of the species name (e.g. Festalti = *Festuca altissima*); only a selection of the most common species are plotted for clarity (Appendices 4.S5–4.S7). The definitions of the abbreviations of the environmental variables are given in Table 4.1.

Abb. 4.3 NMDS-Ordination der Gefäßpflanzen, totholzbesiedelnden Pilze und totholzbesiedelnden Käfer. Die Ordination von Probeflächen, Artenzusammensetzung und korrelierenden Umweltparametern basiert auf einer Berechnung pro Artengruppe und ist zur vereinfachten Lesbarkeit in drei Graphiken (Zeilen 1-3) dargestellt. Die Standardabweichung der Probeflächen von der mittleren Lage aller Probeflächen eines Sukzessionsstadiums ist als Konfidenzintervall (Ellipse) in den Graphiken a, d und g abgebildet und ist eine Größe der Beta-Diversität. *Rel. beta* wurde durch additive Diversitäts-Auftrennung (*additive diversity partitioning*) berechnet und bezieht sich auf den Anteil der Beta-Diversität an der Gamma-Diversität. Die in Graphiken b, e und h dargestellten Namen sind eine Kombination der jeweils vier ersten Buchstaben von Gattungs- und Artnamen (z.B. Festalti = *Festuca altissima*). Zur vereinfachten Lesbarkeit sind nur die häufigsten Arten abgebildet (siehe Artenlisten in Anhängen S5-S7). Die Abkürzungen der Umweltparameter sind in Tabelle 1 erläutert.

Discussion

Increasing spatial heterogeneity of forest structure

Early successional stages that follow large-scale forest disturbances have been recognized as valuable phases of forest diversity (Swanson et al. 2011, 2014, Donato et al. 2012, Beudert et al. 2015). In our study, we found that two decades after the bark beetle-induced spruce dieback, trees were spatially clustered and both crown cover and regeneration density showed beta diversity values exceeding those of the mature stage, which indicates a high diversity of stand structures on the landscape scale. The observed spatial heterogeneity in regeneration density might be due to a large extent to the effects of elevation — regeneration density was significantly higher 20 years after the disturbance on montane plots than on high montane plots (Winter et al. 2015b). The initial early-seral stage could be, however, rather characterized as a short-term phase of structural homogenization concerning light conditions, indicated by the low beta diversity value of crown cover.

All dead-wood parameters except dead-wood volume showed the highest heterogeneity in mature stands. Both decay stage and dead-wood height are linked to time since tree dieback (Storaunet & Rolstad 2002, Zielonka 2006). The dieback of single trees in the unmanaged stands of the mature stage is not linked to one specific temporal event or to one cause of death of numerous trees, unlike the large-scale dieback in the post-disturbance stands. This uniform dieback time in the post-disturbance stands might explain why the densities of the studied saproxylic species did not react to the strongly increasing dead-wood volumes as would be expected from previous studies (Sippola et al. 2004, Küffer & Senn-Irlet 2005, Lonsdale et al. 2008, Bässler et al. 2012, 2015, Heilmann-Clausen et al. 2015; Heikkala et al. 2016). Dead wood characteristics determine the colonization of many species dependent on dead wood (e.g. Saint-Germain et al. 2007 and discussion below), but partly also influence forest succession by protecting against rockfall and avalanche release on steep slopes

(Kupferschmid Albisetti et al. 2003) and as a seedbed that supports establishment and survival of spruce seedlings at higher elevations (Zielonka 2006, Winter et al. 2015b). We assume that the parameters regeneration density, crown closure and dead-wood volume are of prime importance in determining further forest succession at the landscape scale, in support of our hypothesis of structural diversity. However, as direct measurement of stand structural attributes does not capture all characteristics of forest heterogeneity (Ewald 2002), we analysed taxonomic, phylogenetic diversity and functional diversity measures of different species groups as indirect indicators of habitat complexity (Cadotte et al. 2013).

High spatial variation of vascular plants at the stand level but not at the landscape level

It is well known that the species density of ground vegetation can increase with increasing light (Ammer 1996, Bernhardt-Römermann et al. 2015) and that improved light availability in the early-seral stage promotes light-demanding species (Lehnert et al. 2013, Winter et al. 2015a). Even small-scale disturbances that cause only minor changes in light and soil conditions can result in considerable changes in ground-layer vegetation in mountain spruce forests (Holeska 2003) when propagules of vascular plants are abundant and ensure a rapid establishment of highly competitive species (Davis et al. 2000, Reilly et al. 2006, Thorn et al. 2015). Our vegetation data showed a significant increase in species density of vascular plants at the alpha-diversity level on subplots and plots during the first two decades of bark beetle-induced forest succession, but no changes in beta diversity. Neither the NMDS ordination of species composition nor the evaluation of phylogenetic and functional diversity at the landscape scale in the advanced early-seral stage supported the hypothesis of an increased beta diversity of vascular plant assemblages with time since disturbance. Plant species composition was ordinated along a thermal gradient, as indicated by clustering of study plots of elevation and aspect class and by the high loading of the co-variables Ellenberg temperature indicator value and elevation. Even though mean-weighted structural beta diversity was highest in the advanced early-seral stage in our study, all plots seem to offer at least small amounts of relevant structures for plant species diversity (e.g. full light gradient, Ammer 1996). This might also explain why extrapolated gamma diversity of vascular plants, representing the mosaic of all three successional stages in the study area, did not consistently exceed the diversity of the single stages (Appendix 4.S11). Plant species beta diversity is, however, expected to increase once the canopy of some montane forest stands are completely closed while the canopy of others remain open for longer periods.

The three successional stages did not differ in phylogenetic alpha diversity on the plot level, but all three successional stages were characterized by phylogenetic overdispersion. Phylogenetic overdispersion in community assemblies, which represents a lower phylogenetic relatedness than

expected from the null model, can indicate that competition between species is the prevailing process (Webb et al. 2002, Hoiss et al. 2012) and that in our study neither the disturbance event nor the post-disturbance succession leads to an overall filtering of plants species assemblages. However, overdispersion might also result from a relatively high level of structural heterogeneity in all stages that promote the establishment and survival of distant relatives, rather than from the competitive exclusion of closely related species (Li et al. 2015, Thorn et al. 2015).

Changing species composition of wood-inhabiting fungi

The species density of wood-inhabiting fungi is known to increase with the amount and diversity of coarse woody debris (Sippola et al. 2004, Küffer & Senn-Irlet 2005, Lonsdale et al. 2008, Bässler et al. 2010, 2012, 2015, Heilmann-Clausen et al. 2015). Even though the dead-wood volume significantly increased because of bark beetle-induced spruce dieback in our study area, neither dead-wood diversity nor decay stage heterogeneity of dead wood increased during succession, which might explain the constant species densities on the alpha-diversity scale (Kebli et al. 2011). Moreover, a large-scale disturbance interrupts the supply of fine woody debris, which has been shown to substantially contribute to overall fungal species richness in forests (Heilmann-Clausen & Christensen 2004, Bässler et al. 2010). Presumably, those relationships are also reflected in the NMDS ordination with the largest heterogeneity of fungal species assemblages in the mature stage. Wood-inhabiting fungi of all stages showed a tendency to phylogenetically cluster. Phylogenetic clustering of closely related species can be interpreted in terms of niche-related processes, where only closely related species with similar, conserved characteristics occur under given environmental filtering conditions – in this case dead-wood parameters (Webb et al. 2002, Hoiss et al. 2012). The species compositions of the studied groups, however, did not differ among the three stages in terms of overdispersion or clustering. Therefore, neither the disturbance nor the subsequent succession generally shifted the assembly pattern towards habitat filtering (Bässler et al. 2015). The environmental variables with highest explanatory power of fungal species composition (time since spruce dieback, dead-wood volume and height of ground vegetation) all increased in value as succession proceeded, which might explain the shift in species assemblies among the successional stages, in contrast to plant species composition. Wood-inhabiting fungi did, however, not support our hypothesis of increased species beta diversity in the early-seral stages.

Overall functional beta diversity of wood-inhabiting fungi was higher in the post-disturbance stages, whereas the phylogeny of fungal species assemblages showed the lowest beta diversity in the advanced early-seral stage. In an analysis of the effect of logging on fungal community assembly processes, Bässler et al. (2014) found similar contradictory patterns of functional and phylogenetic

results; their explanation for these patterns was that unmeasured traits reflected by phylogeny interact with the assembly mechanisms.

Increasing beta diversity of saproxylic beetles

From other studies it is known that both, the increased amount of spruce dead wood and the opening of the canopy caused by bark beetles have positive effects on the abundance of host-generalist and conifer-specialist guilds of saproxylic beetles (Müller et al. 2008, 2010). In contrast to the alpha diversity of wood-decaying fungi, the alpha diversity of saproxylic beetles peaks during initial stages and decreases quickly as nutrients are depleted (Kopf & Funke 1998, Saint-Germain et al. 2007). Consistent with these results, we found highest numbers of saproxylic beetles that prefer wood in early stages of decay in the initial early-seral stage, following the availability of fresh dead wood. In contrast to our expectation, the pulse of fresh dead wood during the initial early-seral stage did not lead to increased phylogenetic or functional clustering of the saproxylic beetle assemblages, which was found, for instance, after retention cutting with subsequent die-off of retained trees (Heikkala et al. 2016).

The highest beta diversity values of species composition and phylogeny of saproxylic beetles were found in the advanced early-seral stage, thus supporting our hypothesis. The parameters time since spruce dieback, height of vegetation cover, and dead-wood decay stage showed the highest correlation to species composition of saproxylic beetles, similarly to the ordination of wood-inhabiting fungi. The presence in the advanced early-seral stage of several saproxylic beetle species that, as adults, depend on large flowering plants, is consistent with the significantly higher coverage of flowering plant species in this stage (Winter et al. 2015a). In addition, acidic conditions in the upper organic soil layer of mature spruce stands, indicated by the large cover of dwarf shrubs (mainly *Vaccinium myrtillus*) on the plots (Baier et al. 2007), seem to influence the presence of saproxylic beetle species, thus leading to shifting species assemblages among the successional stages. Although most of the measured dead-wood conditions had the highest heterogeneity in the mature stage, the high beta diversity of saproxylic beetle species in the advanced early-seral stage might be a result of unmeasured heterogeneous conditions of dead wood in this stage. Sun-exposed dead wood for example has proven to be essential for various saproxylic beetles species (Seibold et al. 2015). Supporting the results of our study, the findings of Gossner et al. (2013) led to the conclusion that forest stand variables in Central European beech forests did not have a statistically significant effect on overall functional diversity of saproxylic beetles, but significantly affected community mean and diversity of single functional traits, e.g. large beetle species that are characterized by long developmental phases and low growth rates (Appendix 4.S3).

We note that our sampling effort did not lead to a good representation of the regional species pool, neither for the wood-inhabiting fungi nor for the saproxylic beetles, probably owing to the generally high but partly unmeasured diversity in the national park area (Falkner 1997) and a low evenness, as indicated by the high proportion of singletons in the samples. The extrapolated gamma diversity of both species groups, representing the mosaic of all three successional stages in the study area, did, however, exceed the diversity of the single stages (Appendix 4.S11). This is in line with the results of Duelli et al. (2002), who evaluated the effects of windthrows on faunistic biodiversity in alpine spruce forests. They found the highest gamma diversity when species assemblages of mature stands and of logged and unlogged early-seral stands were combined, which presents a mosaic of different stand conditions on the landscape scale.

Conclusions

Our results support the hypothesis of continuing structural heterogeneity in advanced early-seral stages of forests during an extended open-canopy period at both local and regional scales. Spatial heterogeneity of several important structural elements did even exceed the level of the initial early-seral stage. The results indicate that this structurally complex phase prior to tree canopy closure can last decades and might shape unmanaged mountain forests – at least at higher altitudes – even longer than the studied two decades. A remaining question is how much longer these open-canopy conditions may continue into the middle stages of succession and beyond. The fact that stand structure in the advanced early-seral stage was still diverging from, or at least not converging with, mature forest structure suggests the possibility for a more open-canopy pathway that could maintain structural complexity. Successional patterns of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles, which colonized the habitats of the studied stands, did not follow patterns of structural elements uniformly but correlated differently with single structural attributes. It seems, however, that the bark beetle that initiated a mosaic of different successional stages and the non-intervention policy of the national park did substantially increase the gamma diversity of wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles in our study.

Acknowledgements

We thank Fritz Eder for supporting vegetation mapping, Peter Karasch and Andreas Gminder for mapping wood-inhabiting fungi, Alexander Szallies for determining the sampled beetles to the species level, many forestry students who supported the inventory of stand and regeneration attributes in the field and Karen Brune for linguistic revision of the manuscript. We are grateful to Roland Baier and Christian Ammer who initiated the project *Forest dynamics following spruce bark beetle calamities in the National Park Berchtesgaden* and gave valuable comments on a draft of this

manuscript. The project was funded by the Bavarian State Ministry for the Environment and Public Health (StMUG). The work of M. Bernhardt-Römermann was partly supported by the Bavarian Academy for Nature Conservation and Landscape Management (ANL).

References

- Ammer, C. 1996. Konkurrenz um Licht. Zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. *Forstliche Forschungsberichte München* 158: 1-198.
- Baier, R., Meyer, J., Göttlein, A. 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research* 126: 11-22.
- Bässler, C., Ernst, R., Cadotte, M., Heibl, C., Müller, J. & Barlow, J. 2014. Near-to-nature logging influences fungal community assembly processes in a temperate forest. *Journal of Applied Ecology* 51 (4): 939–948.
- Bässler, C., Müller, J., Cadotte, M.W., Heibl, C., Bradtka, J.H., Thorn, S. & Halbwegs, H. 2015. Functional response of lignicolous fungal guilds to bark beetle deforestation. *Ecological Indicators* (in press).
- Bässler, C., Müller, J., Dziock, F. & Brandl, R. 2010. Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *Journal of Ecology* 98 (4): 822–832.
- Bässler, C., Müller, J., Svoboda, M., Lepšová, A., Hahn, C., Holzer, H. & Pouska, V. 2012. Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes—a case study from spruce mountain forests. *Biodiversity Conservation* 21 (1): 33–49.
- Beers, T., Dress, P. & Wensel, L. 1966. Aspect transformation in site productivity research. *Journal of Forest Research* 64: 691–692.
- Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Craven, D., De Frenne, P., Hédal, R., Lenoir, J., Bert, D., Brunet, J., Chudomelová, M., (...) & Verheyen, K. 2015. Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. *Global Change Biology* 21: 3726–3737.
- 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. *Conservation Letters* 8 (4): 272-281.
- Bouget, C. & Duelli, P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation* 118 (3): 281–299.
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie*. 3rd edn. Springer, Wien, A.
- Cadotte, M.W., Albert, C.H. & Walker, S.C. 2013. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters* 16: 1234–1244.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotnik, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Campbell, J.L. & Donato, D.C. 2014. Trait-based approaches to linking vegetation and food webs in early-seral forests of the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 324: 172-178.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783-791.

- Clark, P.J. & Evans, F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35 (4): 445–453.
- Davis, M.A., Grime, P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.
- Donato, D.C., Campbell, J.L. & Franklin, J.F. 2012. Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? *Journal of Vegetation Science* 23 (3): 576–584.
- Duelli, P., Obrist, M.K. & Wermelinger, B. 2002. Windthrow-induced changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forests. *Forest Snow and Landscape Research* 77 (1/2): 117–131.
- Ellenberg, H. & Leuschner, C. 2010. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart, D.
- Ewald, J. 2002. Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Phytocoenologia* 32 (1): 85–100.
- Falkner, G. 1997. Introduction to the malacological excursion to the Berchtesgaden National Park. *Heldia* 4 (5): 185–187.
- Gossner, M.M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W. & Müller, J. 2013. Current Near-to-Nature Forest Management Effects on Functional Trait Composition of Saproxyllic Beetles in Beech Forests. *Conservation Biology* 27 (3): 605–614.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek C. & McGuire, J.A. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *PNAS* 106: 19673–19678.
- Heikkala, O., Seibold, S., Koivula, M., Martikainen, P., Müller, J., Thorn, S. & Kouki, J. 2016. Retention forestry and prescribed burning result in functionally different saproxyllic beetle assemblages than clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 359: 51–58.
- Heilmann-Clausen, J., Barron, E.S., Boddy, L., Dahlberg, A., Griffith, G.W., Nordén, J., Ovaskainen, O., Perini, C., Senn-Irlet, B. & Halme, P. 2015. A fungal perspective on conservation biology. *Conservation Biology* 29 (1): 61–68.
- Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S.G., Roberts, S. & Steffan-Dewenter, I. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1746): 4447–4456.
- Holeska, J. 2003. Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology* 168: 57–67.
- Kebli, H., Drouin, P., Brais, S. & Kernaghan, G. 2011. Species composition of saproxyllic fungal communities on decaying logs in the boreal forest. *Microbial ecology* 61 (4): 898–910.
- Knott, H., Bernhart, A. & Feulner, M. 1988. Geschichte der Salinenwälder von Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. *Forschungsbericht* 12.
- Konnert, V. & Siegrist, J. 2000. Waldentwicklung im Nationalpark Berchtesgaden von 1983 bis 1997. Nationalpark Berchtesgaden. *Forschungsbericht* 43.
- Kopf, A. & Funke, W. 1998. Xylobionte Arthropoden. In: Anton Fischer (Ed.): *Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf*. Ecomed, Landsberg, D. pp: 282–291.

- Köstler, J., Mayer, H. 1974. *Gutachten über die künftige Behandlung des Waldes im Alpenpark Berchtesgadener Land*. München, D.
- Küffer, N. & Senn-Irlet, B. 2005. Influence of Forest Management on the Species Richness and Composition of Wood-inhabiting Basidiomycetes in Swiss Forests. *Biodiversity Conservation* 14 (10): 2419–2435.
- Kupferschmid Albisetti, A.D., Brang, P., Schönenberger, W. & Bugmann, H. 2003. Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. *The Forestry Chronicle* 79 (2): 257.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Lehnert, L.W., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P.J. & Müller, J. 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation* 21 (2): 97–104.
- Leyer, I. & Wesche, K. 2007. *Multivariate Statistik in der Ökologie: Eine Einführung*. Springer. Berlin, Heidelberg.
- Li, S.-P., Cadotte, M.W., Meiners, S.J., Hua, Z.-S., Jiang, L. & Shu, W.-S. 2015. Species colonisation, not competitive exclusion, drives community overdispersion over long-term succession. *Ecology Letters* 18 (9): 964–973.
- Lonsdale, D., Pautasso, M. & Holdenrieder, O. 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research* 127 (1): 1–22.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Malden (USA), Oxford (UK), Victoria (AUS).
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. & Bauhus, J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218: 1–24.
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T. & Duelli, P. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity Conservation* 17 (12): 2979–3001.
- 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. *Biological Conservation* 143 (11): 2559–2569.
- Nationalpark Berchtesgaden 2001. *Nationalparkplan*. Nationalpark Berchtesgaden.
- Ndiribe, C., Pellisier, L., Dubuis, A., Vittoz, P., Salamin, N. & Guisan, A. 2014. Plant functional and phylogenetic turnover correlate with climate and land use in the Western Swiss Alps. *Journal of Plant Ecology* 7 (5): 439–450.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. 2010. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience* 60 (8): 614–625.
- R Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, A. Online: <http://cran.r-project.org>.
- Reilly, M.J., Wimberly, M.C. & Newell, C.L. 2006. Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians. *Journal of Ecology* 94 (1): 118–130.
- Roberts, M.R. 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany* 82 (9): 1273–1283.

- Saint-Germain, M., Drapeau, P.M. & Buddle C. 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography* 30 (6): 737–748.
- Schmidl, J. & Bußler, H. 2004. Ökologische Gilden xylobionter Käfer Deutschlands. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 36: 202–218.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn & S., Müller, J. 2015. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology* 29: 382–390.
- Sippola, A.-L., Similä, M., Mönkkönen, M. & Jokimäki, J. 2004. Diversity of Polyporous Fungi (Polyporaceae) in Northern Boreal Forests: Effects of Forest Site Type and Logging Intensity. *Scandinavia Journal of Forest Research* 19 (2): 152–163.
- Smith, E.P. & van Belle, G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40: 119–129.
- Sousa, W.P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 15: 353–391.
- Spandau, L. 1988. Angewandte Ökosystemforschung im Nationalpark Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. *Forschungsbericht* 20.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17 (7): 866–880.
- Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2002. Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32 (10): 1801–1812.
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSalla, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B. & Swanson, F.J. 2011. The forgotten stage of forest succession: early successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 117–125.
- Swanson, M.E., Studevant, N.M., Campbell, J.L. & Donato, D.C. 2014. Biological associates of early-seral pre-forest in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 324: 160–171.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Thorn, S., Bässler, C., Bernhardt-Römermann, M., Cadotte, M., Heibl, C., Schäfer, H., Seibold, S. & Müller, J. 2015. Changes in the dominant assembly mechanism drive species loss caused by declining resources. *Ecology Letters*.
- von Pechmann, F.D. 1932. Beiträge zur Geschichte der forstwirtschaft im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 54 (18): 605–622.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33: 475–505.
- Westfall, P. & Young S. 1993. *Resampling-based Multiple Testing*. John Wiley & Sons, New York, US.

Winter, M.-B., Ammer, C., Baier, R., Donato, D.C., Seibold, S. & Müller, J. 2015a. Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management* 338: 32–45.

Winter, M.-B., Baier, R. & Ammer, C. 2015b. Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle induced spruce dieback. *European Journal of Forest Research* 134 (6): 949-968.

Zenner, E.K. 2005. Development of Tree Size Distributions in Douglas-Fir Forests under Differing Disturbance Regimes. *Ecological Applications* 15 (2): 701–714.

Zielonka, T. 2006. Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research* 36 (10): 2614–2622.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix 4.S1. Community phylogeny estimation

Appendix 4.S2. Details of the construction of functional trait matrices

Appendix 4.S3. Results and discussion of single functional traits

Appendix 4.S4. Table of mean values and beta diversity of single functional traits of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles of the three successional stages.

Appendix 4.S5. Species list of vascular plants and their constancy on the plots of the three successional stages.

Appendix 4.S6. Species list of wood-inhabiting fungi and their constancy on the plots of the three successional stages.

Appendix 4.S7. Species list of saproxylic beetles and their constancy on the plots of the three successional stages.

Appendix 4.S8. Community phylogeny of vascular plants.

Appendix 4.S9. Community phylogeny of wood-inhabiting fungi.

Appendix 4.S10. Community phylogeny of saproxylic beetles.

Appendix 4.S11. Observed and estimated species numbers of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles

Supporting information

to the paper Winter et al. **High spatial heterogeneity of early-seral forest stands affects diversity of producers, consumers and decomposers differently.** *Journal of Vegetation Science*

Appendix 4.S1. Community phylogeny estimation

Vascular plants

The community phylogeny of vascular plants on our study sites (Appendix 4.S8) was taken from a mega-phylogeny estimate for the complete German flora. To estimate the mega-phylogeny, we used the taxon list of Wisskirchen & Haeupler (1998) and ran *PHLAWD* (Smith et al. 2009) searches in the GenBank database (<ftp://ftp.ncbi.nih.gov/genbank/>) for 17 DNA regions: 18S ribosomal RNA genes, 26S rRNA genes, *atpB*, *matK*, *matR*, *ndhF*, *rbcl*, *rpl16*, *rpl20-rps12*, *rps4*, *rps16*, *trnH-psbA*, *trnK*, *trnL/trnL-trnF*, *trnS-trnG*, and rRNA gene external transcribed spacer (ETS) and internal transcribed spacer (ITS) regions. The aligned output matrices from *PHLAWD* were concatenated using *Phyutility* v2.4 (Smith & Dunn 2008). The combined matrices were used in maximum-likelihood tree searches in *RAxML-Light* v1.0.3 (Stamatakis et al. 2008). The best-scoring maximum-likelihood tree for the German flora was inspected by eye for unusually long branches, and the few misplaced taxa were removed. We then used the function *drop.tip* from the R package *ape* to prune all taxa from the tree that were not present on the study plots.

Wood-inhabiting fungi

The community phylogeny of fungi present on the study plots (Appendix 4.S9) was estimated using the R package *megaptera*, a pipeline for large-scale automated sequence retrieval and alignment. First, we downloaded all sequences of six gene regions (18S rRNA genes, 28S rRNA genes, 5.8s rRNA genes, *rpb1 1*, *rpb1 2*, *tef1*) of the fungal taxa found on the plots and their taxonomy from GenBank (Benson et al. 2012). In the next step, *megaptera* was used to align conspecific species sequences (identical organism name) and build consensus sequences by majority rule criterion. If no reference sequences were provided for the functions, *megaptera* constructed benchmark sequences automatically. We chose three to six published reference sequences for each gene region, which were sampled according to the subphyla (Agaricomycotina, Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina). For each con-specifically aligned species sequence, *megaptera* calculated the identity (proportion of identical nucleotides) and coverage (proportion of nucleotide positions of a sequence in common) relative to the reference sequences. Based on the coverage and identity values, thresholds could be adjusted for each marker separately to maximize both quality and number of taxa. The default values were 0.75 for identity and 0.5 for coverage. We set identity thresholds to 0.5 for *rpb1*, *rpb2*, and

25S rRNA genes. We aligned the remaining consensus species sequences using *MAFFT* (Katoh et al. 2002). Then we used the function *Gblocks* (package *ips*, Castresana 2000, Talavera & Castresana 2007) to mask the alignment by reducing it by removing ambiguously alignable and saturated regions. The gap treatment was set to 50%, i.e. gaps were only kept in the alignment if at least 50% of the sequences exhibit a specific gap. Maximum-likelihood was estimated using the concatenated supermatrix of the six gene regions using *RAxML* (Stamatakis et al. 2008) on the *CIPRES* Science Gateway v.3.3 (RAxML -HPC2 on XSEDE 8.1.1, Miller et al. 2010, 2011). We conducted the GTR model with rate heterogeneity enabled and bootstrapping set at auto halt. Each of the six gene regions was treated as a separate partition. As outgroup, we used 12 species of *Glomus* (*G. aggregatum*, *G. deserticola*, *G. invermaium*, *G. versiforme*, *G. compressum*, *G. macrocarpum*, *G. cerebriforme*, *G. cubense*, *G. indicum*, *G. multiforum*, *G. dimorphicum*, *G. hoi*, *G. pulvinatum*) which exhibited highest coverage values relative to the reference sequences. The resulting tree was converted to an ultrametric tree using *PATHd8* V. 1.9.8 (Britton et al. 2006).

Since sequence data of rare fungal species were not available, we removed all 121 fungal singletons (species that were only recorded once during the study). The mean share of fungal singletons on the plots was 10.8% ($\pm 1.23\%$ two-fold standard error); the number of singletons on the three successional stages did not significantly differ (Appendix 4.S6).

Saproxylic beetles

The community phylogeny of saproxylic beetles on our study sites (Appendix 4.S10) was taken from Seibold et al. (2015), who modified the comprehensive phylogeny of Hunt et al. (2007) to include all relevant Bavarian taxa.

Appendix 4.S2. Details of the construction of functional trait matrices

To characterize vascular plant assemblages, we used 12 traits (e.g. Bernhardt-Römermann et al. 2008, see Appendix 4.S4): (i) canopy height, (ii) vegetative lateral spread, (iii) duration of flowering period (flower duration), (iv) start of flowering period (flower start), (v) seed weight, (vi) persistence, (vii) life form, (viii) leaf distribution, (ix) leaf anatomy, (x) reproduction type (reproduction), (xi) pollen vector and (xii) seed dispersal type (seed dispersal). To characterize wood-inhabiting fungi assemblages, we used five traits described in Bässler et al. (2015): (i) volume fruiting body, (ii) volume spore, (iii) persistence, (iv) ectomycorrhizal species (ectomycorrhiza) and (v) growing substrate (substrate). As in the phylogeny, singletons were excluded from species lists. To characterize saproxylic beetle assemblages, we used six traits described in Seibold et al. (2015): (i) body size; (ii) preference for particular trunk diameter (wood diameter niche); (iii) preference for particular decay stage (decay niche); (iv) preference for particular level of canopy cover (canopy niche); (v) habit of adult beetles for visiting flowers (flower visiting) and (vi) larval foraging strategy (foraging strategy).

For categorical functional traits, we distinguished between two cases according to the method of Bernhardt-Römermann et al. (2008): (1) traits for which several entries of different attributes are likely (e.g. one species can be dispersed by several dispersal types), and (2) traits with only one possible attribute per species. The traits of the second case as well as numerical traits were included in the analyses without further transformation; the traits of the first case (e.g. dispersal type) were dummy transformed, and the values in this system were weighted by the number of database entries per category. By definition, the sum per species of all values of each of these traits is 1 (Bernhardt-Römermann et al. 2008).

Appendix 4.S3. Results and discussion of single functional traits

The analysis of mean trait values and trait attribute shares of vascular plants revealed significant differences between the advanced early-seral stage and the mature and initial early-seral stages, namely higher canopy height, increase in the ratio of regularly separated leaves along the stem, increase in the portion of therophytes and phanerophytes, and increasing importance of reproduction by seeds. At the same time, the proportion of plants with rosette leaves, cryptophyte life form and vegetative reproduction were lower in the advanced early-seral stage than in the mature or initial early-seral stage. Many of the single functional traits had high beta diversity values in the advanced early-seral stage, but only a few exceeded the values of the mature stage, namely pollen vector and persistence of vascular plants (Appendix 4.S4).

We interpreted the single functional traits of vascular plants as indicating that post-disturbance succession increases the relative share of phanerophytes with increasing regeneration densities and also the importance of reproduction by seeds. Species that reproduce by seeds can colonize disturbed sites more easily, but are known to be less competitive than species that reproduce vegetatively (Prach & Pyšek 1999). The increasing importance of seed reproduction might be, however, also attributed to the tree species present representing a large part of vegetation cover in the advanced early seral stage and reproducing predominately by seeds. With regard to beta diversity, leaf persistence and pollen vector support our hypothesis that spatial heterogeneity is highest in the advanced early-seral stage. Both traits are important for persistence and regeneration, thereby increasing competition ability on the landscape scale (Schulze et al. 2002).

For wood-inhabiting fungi, both the mean volumes of fruiting bodies and proportion of perennials were higher in the advanced early-seral stage than in the undisturbed mature stage and the early-seral stage, but spore volumes were smaller. Only persistence showed a beta-diversity value in the advanced early-seral stage that exceeded the value of the mature stage (Appendix 4.S4).

In our study, advanced post-disturbance conditions favoured perennial fungal species and fungal species with larger fruiting bodies. Mean volume of fruiting bodies increased significantly during succession, which indicated the availability of large volumes and diameters of dead wood in an advanced decay stage two decades after spruce dieback. The similarly increasing variation in fruiting body volume among plots of the same stage could be explained by the correspondingly increasing beta-diversity values of dead-wood volume. We assume, however, that the variation can be mainly assigned to the mapped abundances of the large-volume species *Fomitopsis pinicola* and *Antrodia serialis*, which might be biased through time-standardized mapping. Lower mean spore volumes in the advanced early-seral stage together with homogeneity of spore volume on the landscape scale

suggest that pioneer species or r-strategists colonized the post-disturbance plots. Noros (2013) has shown that spore size is a relevant dispersal trait in terms of determining spore deposition from the air to a surface and that small spores disperse considerably farther than large spores. If small-spore species already reached the initial early-seral stages, which is plausible, they did not yet form fruiting bodies.

Saproxylic beetles in the advanced early-seral stage comprised fewer xylophagous species, were on average larger and showed stronger preferences for closed canopies, decomposed wood and flowering plants than in the mature and early-seral stages. The saproxylic beetle traits body size and flower visit had higher beta-diversity values in the advanced early-seral stage than in the mature stage (Appendix 4.S4).

Similar to our study, the findings of Gossner et al. (2013) led to the conclusion that forest stand variables in Central European beech forests did not have a statistically significant effect on overall functional diversity of saproxylic beetles, but significantly affected community mean and diversity of single functional traits, e.g. large beetle species that are characterized by long developmental phases and low growth rates. The preference of saproxylic beetle species for flowering plants in the advanced early-seral stage is consistent with the significantly higher coverage of flowering plant species in this stage (Winter et al. 2015).

Appendix 4.S4. Mean values and beta diversity of single functional traits of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles of the three successional stages. Given are the mean values of numeric and categorical (*) functional traits represented as abundance-weighted mean share \pm two-fold standard error of the single trait attributes. Ecological function (EF) differentiates between importance of the trait for persistence (P) and regeneration of the species (R). Different lowercase letters indicate significant differences among the three successional stages. D illustrates the development of the trait attributes from the mature stage to initial early-seral (ES) stage (D₁) and from initial early-seral to advanced early-seral (Adv. ES) stage (D₂) with increasing (\uparrow), decreasing (\downarrow) or invariant values (–).

Anhang 4.S4. Mittelwerte und Beta-Diversität einzelner funktioneller Merkmale (*traits*) von Gefäßpflanzen, totholzbesiedelnden Pilzen und totholzbesiedelnden Käfern in den drei Sukzessionsstadien. Dargestellt sind die Mittelwerte der numerischen und kategorialen (*) funktionellen Merkmale als Abundanz-gewichtete mittlere Anteile \pm zweifacher Standardfehler der einzelnen Merkmalsattribute. In der Spalte ökologische Funktion (*Ecological function*; EF) sind die Merkmale entsprechend ihrer Relevanz für die Funktionen Beständigkeit (*persistence*; P) und Fortpflanzung (*regeneration*; R) eingeordnet. Verschiedene Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den drei Sukzessionsstadien. D verdeutlicht die Entwicklung der Merkmalsattribute von den Fichtenaltbeständen (*Mature*) zum beginnenden frühsukzessionalen Stadium (*Initial ES*; D₁) und vom beginnenden frühsukzessionalen Stadium zum fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium (*Adv. ES*; D₂) mit zunehmenden (\uparrow), abnehmenden (\downarrow) oder gleichbleibenden Werten (–).

Trait	Unit	EF	Mature stage	Mean values			Beta diversity				
				Initial ES	Adv. ES	<u>D₁</u> <u>D₂</u>	Initial ES	Mature stage	Adv. ES	<u>D₁</u> <u>D₂</u>	
Vascular plants											
Canopy height	[m]	P	1.6 \pm 0.59 a	1.0 \pm 0.16 a	5.6 \pm 2.12 b	–	\uparrow	0.75 \pm 0.02 a	0.63 \pm 0.02 b	0.73 \pm 0.02 a	\downarrow
Vegetative lateral spread	[m]	R	0.1 \pm 0.01 a	0.1 \pm 0.01 a	0.1 \pm 0.01 a	–	–	1.12 \pm 0.01 a	1.13 \pm 0.00 b	1.14 \pm 0.00 b	\uparrow
Flower duration	[months]	R	2.6 \pm 0.13 a	2.4 \pm 0.10 b	2.6 \pm 0.10 a	\downarrow	\uparrow	0.86 \pm 0.01 a	0.91 \pm 0.01 b	0.88 \pm 0.01 c	\uparrow
Flower start	(month)	R	5.7 \pm 0.20 a	5.8 \pm 0.21 a	5.7 \pm 0.24 a	–	–	1.14 \pm 0.01 a	1.11 \pm 0.01 b	1.12 \pm 0.01 a	\downarrow
Seed weight	[mg]	R	11.4 \pm 10.0 a	5.5 \pm 2.58 a	34.7 \pm 38.6 a	–	–	0.40 \pm 0.03 a	0.39 \pm 0.03 ab	0.35 \pm 0.03 b	\downarrow
*Persistence	[%]	P	0.3 \pm 0.25 a	0.5 \pm 0.70 a	0.8 \pm 0.69 a	–	–	0.03 \pm 0.00 a	0.03 \pm 0.00 b	0.04 \pm 0.00 c	\uparrow
Bi-annual	[%]		0.1 \pm 0.06 a	0.2 \pm 0.19 a	0.9 \pm 0.72 b	–	\uparrow				
Perennial	[%]		99.6 \pm 0.3 ab	99.2 \pm 0.8 a	98.3 \pm 1.0 b	–	\downarrow				
Therophyte	[%]	P	0.4 \pm 0.21 a	0.8 \pm 0.73 ab	1.5 \pm 0.89 b	\uparrow	\uparrow				
Hemicryptophyte	[%]		64.1 \pm 6.7 a	69.7 \pm 6.2 a	56.5 \pm 8.3 a	–	–				
Cryptophyte	[%]		18.2 \pm 4.6 a	17.4 \pm 4.5 ab	11.1 \pm 3.4 b	\downarrow	\downarrow				
Chamaephyte	[%]		11.6 \pm 5.3 a	6.9 \pm 3.7 a	6.2 \pm 2.89 a	–	–	0.20 \pm 0.00 a	0.20 \pm 0.00 b	0.20 \pm 0.00 a	\downarrow
Phanerophyte	[%]		5.2 \pm 2.24 a	5.2 \pm 1.90 a	24.4 \pm 8.6 b	–	\uparrow				
Epiphyte	[%]		0.5 \pm 0.21 a	0.1 \pm 0.04 b	0.4 \pm 0.31 ab	\downarrow	–				
*Leaf distribution	[%]	P	23.7 \pm 7.5 a	21.8 \pm 7.5 a	41.2 \pm 8.2 b	–	\uparrow				
Regular	[%]		43.2 \pm 8.5 a	51.3 \pm 9.3 a	37.4 \pm 8.1 a	–	–	0.45 \pm 0.00 a	0.43 \pm 0.00 b	0.44 \pm 0.00 c	\downarrow
Hemirosette	[%]										
Rosette	[%]		33.0 \pm 6.4 a	26.9 \pm 6.3 ab	21.4 \pm 4.9 b	\downarrow	\downarrow				

Trait	Unit	EF	Mature stage	Mean values		Adv. ES	D ₁	D ₂	Mature stage	Beta diversity		Adv. ES	D ₁	D ₂
				Initial ES	Initial ES					Initial ES	Initial ES			
*Leaf anatomy														
Succulent	[%]	P	0.0 ± 0.01 a	0.0 ± 0.01 a	0.0 ± 0.01 a	0.0 ± 0.01 a	-	-						
Helomorphic	[%]		0.7 ± 0.62 a	1.3 ± 0.94 a	1.7 ± 0.72 b	1.7 ± 0.72 b	-	↑						
Mesomorphic	[%]		59.0 ± 4.5 a	61.0 ± 5.2 a	54.1 ± 4.8 a	54.1 ± 4.8 a	-	-	0.20 ± 0.00 a	0.20 ± 0.00 b	0.20 ± 0.00 b	0.20 ± 0.00 a	↓	↑
Scleromorphic	[%]		11.1 ± 4.0 ab	6.3 ± 2.22 a	14.1 ± 4.8 b	14.1 ± 4.8 b	-	↑						
Hygromorphic	[%]		29.2 ± 5.7 a	31.5 ± 4.3 a	30.2 ± 5.9 a	30.2 ± 5.9 a	-	-						
*Reproduction														
Pred. Vegetative	[%]	R	4.2 ± 3.11 a	2.5 ± 2.43 b	1.6 ± 1.66 b	1.6 ± 1.66 b	↓	-						
Seeds & veg.	[%]		80.4 ± 5.4 a	82.6 ± 4.2 a	68.9 ± 5.0 b	68.9 ± 5.0 b	-	↓	0.32 ± 0.00 a	0.31 ± 0.00 b	0.32 ± 0.00 b	0.32 ± 0.00 a	↓	↑
Pred. Seeds	[%]		0.7 ± 0.54 a	1.4 ± 1.28 a	2.1 ± 2.00 a	2.1 ± 2.00 a	-	-						
Seeds	[%]		14.7 ± 4.3 a	13.5 ± 2.7 a	27.4 ± 4.6 b	27.4 ± 4.6 b	-	↑						
*Pollen vector														
Self	[%]	R	36.5 ± 4.1 a	32.4 ± 4.9 a	32.6 ± 4.2 a	32.6 ± 4.2 a	-	-						
Wind	[%]		30.8 ± 6.1 a	35.7 ± 7.3 a	32.5 ± 7.9 a	32.5 ± 7.9 a	-	-	0.35 ± 0.00 a	0.34 ± 0.00 b	0.35 ± 0.00 b	0.35 ± 0.00 c	↓	↑
Zoo	[%]		32.6 ± 3.6 a	32.0 ± 3.8 a	35.0 ± 5.0 a	35.0 ± 5.0 a	-	-						
*Seed dispersal														
Anemochory	[%]	R	15.7 ± 2.3 a	15.8 ± 2.8 a	16.0 ± 2.4 a	16.0 ± 2.4 a	-	-						
Autochory	[%]		13.8 ± 2.8 a	14.1 ± 2.4 a	13.9 ± 2.4 a	13.9 ± 2.4 a	-	-						
Hemerochory	[%]		9.1 ± 2.04 a	9.0 ± 2.08 a	9.8 ± 1.83 a	9.8 ± 1.83 a	-	-	0.21 ± 0.00 a	0.21 ± 0.00 b	0.21 ± 0.00 b	0.21 ± 0.00 b	↓	-
Hydrochory	[%]		27.7 ± 2.7 a	28.7 ± 2.1 a	29.8 ± 1.9 a	29.8 ± 1.9 a	-	-						
Zoochory	[%]		33.3 ± 2.2 a	31.7 ± 2.5 a	29.1 ± 2.8 a	29.1 ± 2.8 a	-	-						
Wood-inhabiting fungi														
Volume fruiting body	[cm ³]	P	60.6 ± 32.6 a	107 ± 38.2 a	226 ± 43.0 b	226 ± 43.0 b	-	↑	0.57 ± 0.08 a	1.00 ± 0.07 b	1.41 ± 0.08 c	1.41 ± 0.08 c	↑	↑
Volume spore	[µm ³]	R	220 ± 24.6 a	214 ± 25.4 ab	175 ± 20.1 b	175 ± 20.1 b	↓	↓	0.58 ± 0.01 a	0.68 ± 0.06 a	0.48 ± 0.02 b	0.48 ± 0.02 b	-	↓
*Persistence	[%]	P	11.3 ± 3.3 a	10.7 ± 4.5 a	19.5 ± 3.7 b	19.5 ± 3.7 b	-	↑	0.19 ± 0.01 a	0.19 ± 0.02 a	0.22 ± 0.01 b	0.22 ± 0.01 b	-	↑
*Ectomycorrhiza	[%]	P	4.0 ± 2.15 a	1.2 ± 0.97 a	2.2 ± 2.57 a	2.2 ± 2.57 a	-	-	0.10 ± 0.01 a	0.04 ± 0.01 b	0.04 ± 0.02 b	0.04 ± 0.02 b	-	↓
*Substrate	[%]	P & R	59.6 ± 3.9 a	62.5 ± 3.0 a	58.8 ± 3.3 a	58.8 ± 3.3 a	-	-						
Deciduous	[%]		37.0 ± 3.6 a	32.7 ± 2.6 a	36.6 ± 2.1 a	36.6 ± 2.1 a	-	-	0.20 ± 0.01 a	0.22 ± 0.01 b	0.20 ± 0.01 b	0.20 ± 0.01 a	↑	↓
Fungi	[%]		0.4 ± 0.60 a	0.6 ± 0.57 a	1.0 ± 0.79 a	1.0 ± 0.79 a	-	-						
Humus	[%]		3.0 ± 1.13 a	4.1 ± 1.31 a	3.6 ± 1.46 a	3.6 ± 1.46 a	-	-						
Saproxyllic beetles														
Body size	[mm]	P	5.0 ± 0.49 a	4.7 ± 0.57 a	6.7 ± 0.70 b	6.7 ± 0.70 b	-	↑	0.85 ± 0.04 a	0.81 ± 0.05 a	0.93 ± 0.02 b	0.93 ± 0.02 b	-	↑
Crown closure niche	a	P & R	1.7 ± 0.07 ab	1.6 ± 0.04 a	1.8 ± 0.07 b	1.8 ± 0.07 b	-	↑	1.07 ± 0.04 a	0.89 ± 0.02 b	1.07 ± 0.03 a	1.07 ± 0.03 a	↓	↑
Dead-wood diameter niche	b	P & R	2.4 ± 0.07 a	2.4 ± 0.04 a	2.4 ± 0.09 a	2.4 ± 0.09 a	-	-	0.78 ± 0.06 a	0.83 ± 0.04 a	0.78 ± 0.04 a	0.78 ± 0.04 a	-	-
Dead-wood decomposition niche	c	P & R	2.4 ± 0.19 a	2.4 ± 0.16 a	3.0 ± 0.17 b	3.0 ± 0.17 b	-	↑	1.21 ± 0.05 a	1.13 ± 0.02 b	1.03 ± 0.03 c	1.03 ± 0.03 c	↓	↓
*Flower visit	[%]	P	10.4 ± 6.8 a	14.6 ± 7.6 a	39.0 ± 13.0 b	39.0 ± 13.0 b	-	↑	0.30 ± 0.03 a	0.36 ± 0.02 a	0.48 ± 0.02 b	0.48 ± 0.02 b	-	↑
*Nutrition	[%]	P & R	11.9 ± 4.5 a	8.6 ± 2.88 a	11.7 ± 6.0 a	11.7 ± 6.0 a	-	-	0.32 ± 0.01 a	0.32 ± 0.01 a	0.29 ± 0.01 b	0.29 ± 0.01 b	-	↓
Xylophagous	[%]		71.3 ± 8.8 ab	75.8 ± 8.3 a	61.4 ± 8.5 b	61.4 ± 8.5 b	-	↓						
Predatory	[%]		16.0 ± 6.5 a	15.4 ± 6.1 a	26.0 ± 9.3 a	26.0 ± 9.3 a	-	-						
Detritivorous	[%]		0.8 ± 0.73 a	0.2 ± 0.27 a	0.8 ± 1.07 a	0.8 ± 1.07 a	-	-						

^a Preferred crown closure class: 1 open, 2 semi-open, 3 closed

^b Preferred dead-wood diameter class: 1 <15 cm, 2 >15 cm, 3 > 35 cm, 4 >70 cm

^c Preferred dead-wood decomposition class: 0 alive, 1 freshly dead, 2 initiated decomposition, 3 advanced decomposition, 4 extremely decomposed and moldered

Sources of trait data for **Plants**: Fitter & Peat 1994, Klotz et al. 2002, Poschlod et al. 2003, Jäger & Werner 2005, Bernhardt-Römermann et al. 2008, Kleyer et al. 2008, Klimešová & De Bello 2009, Kattge et al. 2012, Hintze et al. 2013, Royal Botanic Gardens Kew 2015. **Fungi**: Bässler et al. 2015. **Beetles**: Seibold et al. 2015

Appendix 4.S5. Species list of vascular plants and their constancy on the 24 plots of each of the three successional stages. Mature: mature stage, Initial ES: initial early-seral stage, Adv. ES: advanced early-seral stage. A total of 327 vascular plant species were mapped, with 232 species in the mature stage, 230 species in the initial-early seral stage and 280 species in the advanced early-seral stage.

Anhang 4.S5. Artenliste der Gefäßpflanzen und deren Stetigkeit auf den je 24 Probeflächen der drei Sukzessionsstadien. Mature: Fichtenaltbestand, Initial ES: beginnende Sukzession, Adv. ES: fortschreitende Sukzession. Insgesamt wurden 327 Arten erfasst mit 232 Arten in den Fichtenaltbeständen, 230 Arten im Stadium der beginnenden Sukzession und 280 Arten im Stadium der fortschreitenden Sukzession.

Species	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Abies alba</i>	11	5	12	<i>Horminum pyrenaicum</i>	0	0	1
<i>Acer platanoides</i>	2	1	1	<i>Huperzia selago</i>	20	17	14
<i>Acer pseudoplatanus</i>	23	24	24	<i>Hypericum maculatum</i>	11	9	12
<i>Achillea clavennae</i>	0	0	1	<i>Hypericum perforatum</i>	0	0	5
<i>Achillea millefolium</i>	1	0	1	<i>Impatiens noli-tangere</i>	0	1	3
<i>Acinos alpinus</i>	3	4	3	<i>Juncus effusus</i>	0	0	1
<i>Aconitum lycoctonum</i>	6	11	11	<i>Juncus trifidus</i>	0	0	1
<i>Aconitum napellus</i>	2	1	4	<i>Kernera saxatilis</i>	0	0	1
<i>Actaea spicata</i>	6	6	5	<i>Knautia dipsacifolia</i>	12	11	13
<i>Adenostyles alliariae</i>	6	9	9	<i>Larix decidua</i>	10	10	13
<i>Adenostyles alpina</i>	22	22	24	<i>Laserpitium latifolium</i>	1	1	1
<i>Aegopodium podagraria</i>	0	1	1	<i>Laserpitium siler</i>	1	0	0
<i>Agrostis capillaris</i>	0	1	3	<i>Leontodon hispidus</i>	1	0	1
<i>Agrostis rupestris</i>	0	0	1	<i>Leontodon hispidus</i>	0	0	1
<i>Agrostis schleicheri</i>	0	5	4	<i>Leontodon incanus</i>	0	0	1
<i>Agrostis stolonifera</i>	1	2	2	<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	0	1
<i>Ajuga reptans</i>	7	6	6	<i>Lilium martagon</i>	9	10	6
<i>Alchemilla hoppeana</i>	0	2	1	<i>Linum catharticum</i>	1	0	0
<i>Alchemilla monticola</i>	1	0	1	<i>Listera cordata</i>	2	0	0
<i>Alchemilla subcrenata</i>	0	1	0	<i>Listera ovata</i>	10	12	14
<i>Alchemilla vulgaris</i>	0	0	1	<i>Lonicera alpigena</i>	8	10	10
<i>Alnus incana</i>	1	0	0	<i>Lonicera caerulea</i>	0	0	1
<i>Amelanchier ovalis</i>	2	1	1	<i>Lonicera nigra</i>	14	12	13
<i>Anemone nemorosa</i>	0	0	1	<i>Lonicera xylosteum</i>	3	2	3
<i>Angelica sylvestris</i>	1	1	1	<i>Lotus corniculatus</i>	4	1	3
<i>Anthericum ramosum</i>	2	0	0	<i>Lunaria rediviva</i>	0	0	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0	2	1	<i>Luzula luzulina</i>	6	7	9
<i>Anthyllis vulneraria</i>	1	0	0	<i>Luzula luzuloides</i>	0	1	2
<i>Aposeris foetida</i>	11	12	13	<i>Luzula multiflora</i>	1	5	6
<i>Aquilegia atrata</i>	5	9	4	<i>Luzula pilosa</i>	2	2	4
<i>Arabis alpina</i>	1	1	1	<i>Luzula sylvatica</i>	10	10	9
<i>Arabis pumila</i>	1	0	0	<i>Lycopodium annotinum</i>	16	14	17
<i>Aruncus dioicus</i>	3	1	3	<i>Lysimachia nemorum</i>	15	18	24
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	11	9	8	<i>Maianthemum bifolium</i>	18	20	17

Appendix 4.S5. continued

Anhang 4.S5. Fortsetzung

Species	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Asplenium trichomanes</i>	11	12	12	<i>Medicago lupulina</i>	0	0	1
<i>Asplenium viride</i>	19	19	20	<i>Melampyrum sylvaticum</i>	16	8	9
<i>Aster bellidiastrum</i>	20	17	15	<i>Melica nutans</i>	20	19	18
<i>Athyrium distentifolium</i>	1	2	4	<i>Mentha longifolia</i>	0	0	1
<i>Athyrium filix-femina</i>	21	21	24	<i>Mercurialis perennis</i>	20	20	22
<i>Atropa belladonna</i>	0	8	5	<i>Microstylis monophyllos</i>	0	0	1
<i>Berberis vulgaris</i>	0	0	1	<i>Moehringia muscosa</i>	20	21	22
<i>Betula pubescens</i>	0	0	4	<i>Moehringia trinervia</i>	0	8	6
<i>Biscutella laevigata</i>	1	0	0	<i>Molinia arundinacea</i>	0	0	4
<i>Blechnum spicant</i>	4	2	3	<i>Moneses uniflora</i>	2	0	2
<i>Botrychium lunaria</i>	0	0	2	<i>Monotropa hypopitys</i>	1	0	0
<i>Botrychium virginianum</i>	0	0	1	<i>Mycelis muralis</i>	16	24	20
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	13	16	20	<i>Myosotis alpestris</i>	2	3	4
<i>Briza media</i>	1	0	0	<i>Myosotis sylvatica</i>	0	2	1
<i>Bromus benekenii</i>	0	1	1	<i>Nardus stricta</i>	1	0	1
<i>Bupthalmum salicifolium</i>	3	4	3	<i>Neottia nidus-avis</i>	10	3	3
<i>Calamagrostis varia</i>	24	24	23	<i>Origanum vulgare</i>	7	7	6
<i>Calamagrostis villosa</i>	1	1	2	<i>Orobanche salviae</i>	0	0	1
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	1	<i>Orthilia secunda</i>	1	1	0
<i>Campanula cochleariifolia</i>	14	18	13	<i>Oxalis acetosella</i>	22	24	24
<i>Campanula scheuchzeri</i>	19	17	16	<i>Paris quadrifolia</i>	23	22	22
<i>Campanula trachelium</i>	6	4	2	<i>Petasites albus</i>	8	7	12
<i>Cardamine enneaphyllos</i>	14	13	16	<i>Petasites paradoxus</i>	0	1	2
<i>Cardamine flexuosa</i>	4	12	9	<i>Peucedanum ostruthium</i>	0	3	2
<i>Cardamine impatiens</i>	0	1	0	<i>Phegopteris connectilis</i>	8	10	22
<i>Carduus defloratus</i>	10	12	10	<i>Phyllitis scolopendrium</i>	2	0	3
<i>Carduus personata</i>	1	0	0	<i>Phyteuma orbiculare</i>	5	3	3
<i>Carex alba</i>	12	11	14	<i>Phyteuma spicatum</i>	16	14	13
<i>Carex brachystachys</i>	5	6	7	<i>Picea abies</i>	24	22	24
<i>Carex digitata</i>	17	16	15	<i>Pimpinella major</i>	8	6	5
<i>Carex ferruginea</i>	8	6	7	<i>Pinus cembra</i>	0	0	1
<i>Carex firma</i>	0	0	1	<i>Pinus sylvestris</i>	1	0	0
<i>Carex flacca</i>	5	6	9	<i>Plantago lanceolata</i>	1	1	0
<i>Carex flava</i>	2	0	3	<i>Plantago major</i>	0	2	0
<i>Carex muricata</i>	0	1	0	<i>Plantago media</i>	0	1	0
<i>Carex ornithopoda</i>	8	6	9	<i>Platanthera bifolia</i>	1	0	0
<i>Carex ovalis</i>	0	1	1	<i>Poa alpina</i>	0	2	2
<i>Carex pallescens</i>	0	1	4	<i>Poa annua</i>	0	2	0
<i>Carex sempervirens</i>	0	0	1	<i>Poa nemoralis</i>	5	11	13
<i>Carex sylvatica</i>	9	12	13	<i>Poa pratensis</i>	0	1	2
<i>Carlina acaulis</i>	1	1	1	<i>Poa trivialis</i>	0	6	5
<i>Centaurea jacea</i>	1	0	1	<i>Polygala chamaebuxus</i>	8	7	7
<i>Centaurea montana</i>	4	7	4	<i>Polygonatum multiflorum</i>	1	0	1
<i>Cephalanthera longifolia</i>	3	2	1	<i>Polygonatum odoratum</i>	6	5	2

Appendix 4.S5. continued

Anhang 4.S5. Fortsetzung

Species	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Cerastium fontanum</i>	0	1	1	<i>Polygonatum verticillatum</i>	22	21	16
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	10	9	17	<i>Polygonum viviparum</i>	2	0	1
<i>Chaerophyllum villarsii</i>	2	2	2	<i>Polypodium vulgare</i>	6	6	9
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	2	4	7	<i>Polystichum aculeatum</i>	15	12	21
<i>Cicerbita alpina</i>	0	1	2	<i>Polystichum lonchitis</i>	8	7	12
<i>Circaea alpina</i>	1	9	11	<i>Populus tremula</i>	0	0	1
<i>Circaea lutetiana</i>	0	0	1	<i>Potentilla erecta</i>	9	4	8
<i>Cirsium arvense</i>	0	0	1	<i>Prenanthes purpurea</i>	19	18	16
<i>Cirsium oleraceum</i>	0	1	4	<i>Primula auricula</i>	0	0	1
<i>Cirsium palustre</i>	1	2	4	<i>Primula elatior</i>	1	0	1
<i>Cirsium spinosissimum</i>	0	0	1	<i>Prunella vulgaris</i>	1	1	2
<i>Cirsium vulgare</i>	3	3	2	<i>Prunus avium</i>	0	1	0
<i>Clematis alpina</i>	11	9	14	<i>Ranunculus alpestris</i>	2	0	0
<i>Clematis vitalba</i>	0	0	2	<i>Ranunculus lanuginosus</i>	0	2	3
<i>clinopodium vulgare</i>	5	6	9	<i>Ranunculus montanus</i>	4	7	4
<i>Coeloglossum viride</i>	2	3	3	<i>Ranunculus nemorosus</i>	15	15	17
<i>Convallaria majalis</i>	1	0	0	<i>Ranunculus platanifolius</i>	1	2	2
<i>Corallorhiza trifida</i>	5	0	0	<i>Rhamnus catharticus</i>	2	0	0
<i>Corylus avellana</i>	8	9	7	<i>Rhinanthus aristatus</i>	1	0	3
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	0	1	0	<i>Ribes alpinum</i>	0	0	3
<i>Crepis paludosa</i>	6	4	5	<i>Rosa pendulina</i>	15	18	18
<i>Cynoglossum officinale</i>	0	1	0	<i>Rubus fruticosus</i>	3	10	12
<i>Cystopteris fragilis</i>	13	14	16	<i>Rubus idaeus</i>	16	19	23
<i>Cystopteris montana</i>	3	2	4	<i>Rubus saxatilis</i>	12	7	7
<i>Cystopteris regia</i>	1	0	0	<i>Rumex alpestris</i>	1	0	2
<i>Dactylis glomerata</i>	0	4	2	<i>Rumex scutatus</i>	1	0	0
<i>Dactylorhiza maculata</i>	5	4	3	<i>Salix appendiculata</i>	3	7	15
<i>Daphne mezereum</i>	19	20	20	<i>Salix caprea</i>	1	0	5
<i>Deschampsia cespitosa</i>	5	6	6	<i>Salvia glutinosa</i>	10	10	11
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0	2	2	<i>Sambucus nigra</i>	1	1	4
<i>Doronicum austriacum</i>	1	2	1	<i>Sambucus racemosa</i>	3	15	17
<i>Dryopteris affinis</i>	11	10	15	<i>Sanicula europaea</i>	11	10	10
<i>Dryopteris carthusiana</i>	9	13	18	<i>Saxifraga rotundifolia</i>	5	8	9
<i>Dryopteris dilatata</i>	10	9	13	<i>Scabiosa lucida</i>	1	0	3
<i>Dryopteris expansa</i>	0	1	0	<i>Scrophularia nodosa</i>	1	2	3
<i>Dryopteris filix-mas</i>	21	16	21	<i>Sedum album</i>	0	1	2
<i>Dryopteris remota</i>	0	0	1	<i>Senecio abrotanifolius</i>	3	1	0
<i>Elymus caninus</i>	0	0	2	<i>Senecio ovatus</i>	18	23	23
<i>Epilobium angustifolium</i>	0	0	3	<i>Sesleria albicans</i>	16	14	13
<i>Epilobium montanum</i>	8	19	20	<i>Silene dioica</i>	1	4	6
<i>Epipactis atrorubens</i>	5	2	1	<i>Silene pusilla</i>	2	2	1
<i>Epipactis helleborine</i>	2	0	0	<i>Silene vulgaris</i>	3	1	4
<i>Equisetum arvense</i>	1	0	0	<i>Solanum dulcamara</i>	0	3	4
<i>Erica herbacea</i>	6	4	3	<i>Soldanella alpina</i>	2	2	0

Appendix 4.S5. continued

Anhang 4.S5. Fortsetzung

Species	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Eupatorium cannabinum</i>	2	9	11	<i>Solidago virgaurea</i>	23	23	22
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1	0	1	<i>Sorbus aria</i>	14	13	11
<i>Euphorbia cyparissias</i>	5	5	5	<i>Sorbus aucuparia</i>	22	23	23
<i>Euphrasia picta</i>	1	0	1	<i>Stachys alopecuros</i>	4	3	4
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	0	0	1	<i>Stachys sylvatica</i>	0	2	2
<i>Fagus sylvatica</i>	12	11	15	<i>Stellaria alsine</i>	0	1	0
<i>Festuca altissima</i>	0	1	0	<i>Stellaria nemorum</i>	1	0	5
<i>Festuca gigantea</i>	0	1	5	<i>Streptopus amplexifolius</i>	2	3	3
<i>Festuca rupicaprina</i>	0	0	1	<i>Taxus baccata</i>	1	1	0
<i>Fragaria vesca</i>	21	24	22	<i>Teucrium chamaedrys</i>	1	0	1
<i>Frangula alnus</i>	2	0	1	<i>Teucrium montanum</i>	1	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	8	8	13	<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	7	5	6
<i>Galeobdolon luteum</i>	17	19	21	<i>Thelypteris limbosperma</i>	6	5	6
<i>Galeopsis speciosa</i>	0	9	6	<i>Thesium alpinum</i>	1	0	1
<i>Galeopsis tetrahit</i>	0	1	2	<i>Thymus praecox</i>	2	0	3
<i>Galium album</i>	8	14	16	<i>Thymus pulegioides</i>	0	0	2
<i>Galium anisophyllum</i>	14	15	15	<i>Tilia platyphyllos</i>	1	0	1
<i>Galium odoratum</i>	2	1	3	<i>Tofieldia calyculata</i>	4	1	2
<i>Galium rotundifolium</i>	6	10	6	<i>Trifolium pratense</i>	2	3	2
<i>Gentiana asclepiadea</i>	15	14	15	<i>Trifolium repens</i>	0	0	1
<i>Gentiana pannonica</i>	1	0	1	<i>Trollius europaeus</i>	1	1	3
<i>Gentianella ciliata</i>	0	1	0	<i>Tussilago farfara</i>	5	4	8
<i>Geranium robertianum</i>	7	12	22	<i>Ulmus glabra</i>	4	1	5
<i>Geranium sylvaticum</i>	7	4	3	<i>Urtica dioica</i>	3	19	21
<i>Geum rivale</i>	1	0	1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	18	18	21
<i>Geum urbanum</i>	0	3	0	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5	2	4
<i>Globularia nudicaulis</i>	0	0	1	<i>Valeriana montana</i>	4	8	3
<i>Gnaphalium norvegicum</i>	0	0	1	<i>Valeriana officinalis</i>	1	0	1
<i>Gymnadenia odoratissima</i>	1	0	1	<i>Valeriana saxatilis</i>	1	0	0
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	19	16	21	<i>Valeriana tripteris</i>	19	22	19
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	21	20	19	<i>Veratrum album</i>	5	7	6
<i>Gypsophila repens</i>	0	0	1	<i>Verbascum thapsus</i>	0	2	2
<i>Helleborus niger</i>	2	1	2	<i>Veronica chamaedrys</i>	6	13	15
<i>Hepatica nobilis</i>	6	4	2	<i>Veronica officinalis</i>	4	7	7
<i>Heracleum austriacum</i>	4	2	1	<i>Veronica serpyllifolia</i>	0	1	0
<i>Heracleum sphondylium</i>	2	0	1	<i>Veronica urticifolia</i>	16	19	14
<i>Heracleum sphondylium</i>	0	1	0	<i>Vicia sepium</i>	0	0	2
<i>Hieracium bifidum</i>	10	12	7	<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	2	0	1
<i>Hieracium murorum</i>	11	8	9	<i>Viola biflora</i>	17	15	19
<i>Holcus lanatus</i>	0	1	0	<i>Viola reichenbachiana</i>	0	2	0
<i>Homogyne alpina</i>	17	14	10	<i>Viola riviniana</i>	0	2	0
<i>Hordelymus europaeus</i>	1	2	3				

Appendix 4.S6. Species list of wood-inhabiting fungi and their constancy on the 12 plots of each of the three successional stages. Mature: mature stage, Initial ES: initial early-seral stage, Adv. ES: advanced early-seral stage. A total of 242 wood-inhabiting fungi species were mapped, with 133 species in the mature stage, 121 species in the initial-early seral stage and 133 species in the advanced early-seral stage.

Anhang 4.S6. Artenliste der totholzbesiedelnden Pilze und deren Stetigkeit auf den je 12 Probeflächen der drei Sukzessionsstadien. Mature: Fichtenaltbestand, Initial ES: beginnende Sukzession, Adv. ES: fortschreitende Sukzession. Insgesamt wurden 242 Arten erfasst mit 133 Arten in den Fichtenaltbeständen, 121 Arten im Stadium der beginnenden Sukzession und 133 Arten im Stadium der fortschreitenden Sukzession.

Species name	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species name	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Agrarius laevigatus</i>	1	0	2	<i>Lachnellula abietis</i>	0	3	0
<i>Aleurodiscus amorphus</i>	0	1	0	<i>Lachnellula occidentalis</i>	2	0	0
<i>Amphinema byssoides</i>	6	5	5	<i>Lachnellula resinaria</i>	2	0	0
<i>Amylostereum areolatum</i>	10	6	4	<i>Lachnellula subtilissima</i>	0	1	0
<i>Antrodia serialis</i>	1	6	9	<i>Lachnum brevipilosum</i>	3	3	1
<i>Antrodia xantha</i>	0	0	1	<i>Lasiosphaeria spermoides</i>	0	0	1
<i>Ascocoryne sarcoides</i>	0	1	1	<i>Lentinellus micheneri</i>	0	0	1
<i>Ascocoryne solitaria</i>	1	0	0	<i>Lopharia spadicea</i>	0	1	0
<i>Athelia decipiens</i>	4	0	4	<i>Marasmius alliaceus</i>	1	0	0
<i>Athelia neuhoffii</i>	0	1	0	<i>Melanomma pulvis-pyrius</i>	0	0	2
<i>Athelopsis fusioidea</i>	1	0	0	<i>Metulodontia nivea</i>	1	0	0
<i>Athelopsis glaucina</i>	0	0	1	<i>Mollisia lividofusca</i>	1	1	1
<i>Athelopsis subinconspicua</i>	0	0	2	<i>Mollisia olivaceocinerea</i>	5	5	6
<i>Auriporia aurulenta</i>	0	0	1	<i>Multiclavula mucida</i>	0	0	1
<i>Basidioidendron caesiocinereum</i>	4	6	4	<i>Mycena cyanorrhiza</i>	4	4	2
<i>Basidioidendron deminutum</i>	1	2	0	<i>Mycena epipterygia</i>	0	4	1
<i>Basidioidendron eyrei</i>	1	0	1	<i>Mycena galopus</i>	0	0	1
<i>Basidioradulum radula</i>	0	1	0	<i>Mycena lasiosperma</i>	1	0	0
<i>Bisporella citrina</i>	2	0	0	<i>Mycena leptcephala</i>	2	6	5
<i>Boidinia furfuracea</i>	0	1	0	<i>Mycena purpureofusca</i>	1	2	0
<i>Botryobasidium conspersum</i>	0	2	4	<i>Mycena renati</i>	1	0	0
<i>Botryobasidium intertextum</i>	1	3	3	<i>Mycena rubromarginata</i>	7	8	9
<i>Botryobasidium pruinatum</i>	0	1	0	<i>Mycena speirea</i>	0	2	0
<i>Botryobasidium subcoronatum</i>	6	6	6	<i>Mycena viridimarginata</i>	5	5	2
<i>Botryobasidium vagum</i>	2	2	3	<i>Nectria fuckeliana</i>	1	1	0
<i>Botryohypochnus isabellinus</i>	1	0	1	<i>Nemania serpens var. serpens</i>	1	0	0
<i>Calocera cornea</i>	1	0	0	<i>Ophiostoma polyporicola</i>	0	0	1
<i>Calocera furcata</i>	3	0	1	<i>Orbilina delicatula</i>	1	3	3
<i>Calocera viscosa</i>	2	1	1	<i>Orbilina inflatula</i>	3	5	2
<i>Camarops tubulina</i>	0	1	2	<i>Orbilina sarraziniana</i>	1	0	0
<i>Cantharellus lutescens</i>	1	0	0	<i>Peniophora cinerea</i>	0	0	1
<i>Ceriporia viridans</i>	0	1	0	<i>Peniophora incarnata</i>	0	0	1
<i>Ceriporiopsis mucida</i>	1	0	0	<i>Peniophora pithya</i>	1	9	3
<i>Chlorociboria aeruginascens</i>	2	0	0	<i>Peniophorella martinii</i>	0	2	0
<i>Chrysomphalina chrysophylla</i>	0	0	1	<i>Phanerochaete sordida</i>	0	1	1
<i>Cinereomyces lindbladii</i>	1	1	2	<i>Phellinus nigrolimitatus</i>	0	0	1

Appendix 4.S6. continued

Anhang 4.S6. Fortsetzung

Species name	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species name	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Claussenomyces prasinulus</i>	1	0	1	<i>Phellinus viticola</i>	0	0	1
<i>Clavaria straminea</i>	1	0	0	<i>Phialina pseudopuberula</i>	1	0	0
<i>Climacocystis borealis</i>	1	0	0	<i>Phlebia centrifuga</i>	0	4	2
<i>Clitopilus hobsonii</i>	2	1	2	<i>Phlebia livida</i>	0	2	0
<i>Colpoma crispum</i>	1	0	0	<i>Phlebia segregata</i>	2	0	3
<i>Conferticum ochraceum</i>	2	0	1	<i>Phlebia serialis</i>	0	1	0
<i>Coniophora arida</i>	0	2	0	<i>Phlebia subulata</i>	0	1	0
<i>Coniophora olivacea</i>	2	0	2	<i>Phlebia tremellosa</i>	0	1	0
<i>Crepidotus cesatii</i>	0	2	2	<i>Phlebiella grisella</i>	1	0	0
<i>Cyathicula cyathoidea</i>	0	1	0	<i>Phlebiella tulasnelloidea</i>	0	1	0
<i>Cyphella candida</i>	1	0	1	<i>Phlebiella vaga</i>	2	1	2
<i>Cyphella digitalis</i>	1	0	0	<i>Phlebiopsis gigantea</i>	0	4	0
<i>Cystolepiota seminuda</i>	0	1	0	<i>Physisporinus vitreus</i>	1	1	2
<i>Dacrymyces capitatus</i>	3	1	0	<i>Phytoconis ericetorum</i>	0	0	1
<i>Dacrymyces chrysospermus</i>	5	5	2	<i>Pleurotus ostreatus</i>	0	2	0
<i>Dacrymyces stillatus</i>	6	10	12	<i>Plicaturopsis crispa</i>	0	0	1
<i>Dacryobolus sudans</i>	1	0	0	<i>Pluteus atromarinatus</i>	0	0	2
<i>Dasyscyphus virgineus</i>	1	1	0	<i>Pluteus hiatulus</i>	0	1	0
<i>Datronia mollis</i>	1	0	0	<i>Pluteus phlebophorus</i>	0	1	0
<i>Dendrothele acerina</i>	1	0	0	<i>Pluteus podospileus</i>	0	1	0
<i>Dialonectria epishaeria</i>	0	0	1	<i>Pluteus umbrosus</i>	0	1	0
<i>Diatrype disciformis</i>	0	0	1	<i>Polyporus badius</i>	0	0	1
<i>Diatrype stigma</i>	0	1	3	<i>Postia caesia</i>	0	4	4
<i>Eichleriella deglubens</i>	1	0	0	<i>Postia undosa</i>	2	1	0
<i>Entoloma byssisedum</i>	0	1	0	<i>Protohydnum piceicola</i>	0	2	1
<i>Entoloma cyanulum</i>	0	0	1	<i>Pseudohydnum gelatinosum</i>	1	0	2
<i>Entoloma lepidissimum</i>	1	0	0	<i>Pseudomerulius aureus</i>	1	0	1
<i>Entoloma placidum</i>	0	0	1	<i>Pseudotomentella mucidula</i>	0	1	0
<i>Entoloma pseudoturci</i>	0	0	1	<i>Resinicium bicolor</i>	2	4	1
<i>Entoloma pygmaeopapillatum</i>	0	0	1	<i>Resinicium furfuraceum</i>	1	1	0
<i>Eutypa maura</i>	1	1	0	<i>Resupinatus applicatus</i>	2	1	2
<i>Exidia glandulosa</i>	1	1	0	<i>Rigidoporus sanguinolentus</i>	0	0	1
<i>Exidia pithya</i>	7	10	6	<i>Sarcoporia polyspora</i>	0	1	0
<i>Exidia saccharina</i>	0	1	1	<i>Sarea resinae</i>	2	1	0
<i>Exidiopsis calcea</i>	12	8	3	<i>Schizophyllum commune</i>	1	2	2
<i>Flagelloscypha minutissima</i>	1	3	3	<i>Schizopora paradoxa</i>	1	0	0
<i>Fomes fomentarius</i>	1	0	0	<i>Scopuloides rimosa</i>	0	0	1
<i>Fomitopsis pinicola</i>	7	11	12	<i>Scutellinia umbrorum</i>	0	2	0
<i>Fomitopsis rosea</i>	1	4	3	<i>Sebacina epigaea</i>	0	1	0
<i>Galerina badipes</i>	0	0	1	<i>Sebacina grisea</i>	0	1	2
<i>Galerina camerina</i>	1	1	1	<i>Sidera vulgaris</i>	1	0	0
<i>Galerina hypnorum</i>	0	1	0	<i>Simocybe centunculus var. centunculus</i>	0	1	0
<i>Galerina vittiformis</i>	0	0	1	<i>Simocybe haustellaris</i>	0	1	0
<i>Gelatoporia pannocincta</i>	0	0	1	<i>Sistotrema brinkmannii</i>	0	0	3
<i>Gloeocystidiellum clavuligerum</i>	1	0	0	<i>Sistotrema diademiferum</i>	0	0	1

Appendix 4.S6. continued

Anhang 4.S6. Fortsetzung

Species name	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species name	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Gloeophyllum abietinum</i>	2	2	2	<i>Skeletocutis lilacina</i>	0	0	1
<i>Gloeophyllum odoratum</i>	0	1	1	<i>Skeletocutis nivea</i>	0	0	1
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	1	3	6	<i>Spongiporus caesius</i>	1	0	1
<i>Gloiothele citrina</i>	1	0	0	<i>Spongiporus subcaesius</i>	0	0	1
<i>Gymnopilus bellulus</i>	1	0	2	<i>Steccherinum ochraceum</i>	0	0	1
<i>Gymnopilus sapineus</i>	1	1	1	<i>Stereum sanguinolentum</i>	6	10	6
<i>Gymnopus androsaceus</i>	6	5	2	<i>Subulicystidium longisporum</i>	1	0	0
<i>Gymnopus impudicus</i>	1	0	0	<i>Suillosporium cystidiatum</i>	1	1	0
<i>Gymnopus perforans</i>	1	0	0	<i>Thelephora terrestris</i>	1	0	0
<i>Hamatocanthoscypha laricionis</i>	0	1	0	<i>Tomentella badia</i>	0	0	2
<i>Helicogloea farinacea</i>	1	0	0	<i>Tomentella bryophila</i>	1	0	0
<i>Heterobasidion annosum</i>	0	0	1	<i>Tomentella cinerascens</i>	0	0	1
<i>Hyaloscypha aureliella</i>	9	10	11	<i>Tomentella coerulea</i>	0	0	1
<i>Hydropisphaera peziza</i>	0	1	0	<i>Tomentella ellisii</i>	0	1	0
<i>Hydopus marginellus</i>	0	0	1	<i>Tomentella fatrensis</i>	1	0	0
<i>Hymenochaete fuliginosa</i>	4	1	1	<i>Tomentella fibrosa</i>	1	0	0
<i>Hyphoderma argillaceum</i>	4	4	3	<i>Tomentella galzinii</i>	1	0	0
<i>Hyphoderma involutum</i>	0	0	1	<i>Tomentella lapida</i>	1	0	0
<i>Hyphoderma praetermissum</i>	4	2	3	<i>Tomentella stuposa</i>	1	0	0
<i>Hyphoderma velatum indet.</i>	1	0	0	<i>Tomentella terrestris</i>	6	0	1
<i>Hyphodermum albocremum</i>	0	0	1	<i>Tomentella testaceogilva</i>	1	1	0
<i>Hyphodiscus hymeniophilus</i>	0	2	2	<i>Trametes hirsuta</i>	0	0	2
<i>Hyphodontia alutacea</i>	2	0	1	<i>Trametes versicolor</i>	0	0	1
<i>Hyphodontia alutaria</i>	3	0	0	<i>Trechispora confinis</i>	0	0	2
<i>Hyphodontia arguta</i>	0	2	2	<i>Trechispora farinacea</i>	3	1	0
<i>Hyphodontia aspera</i>	1	1	0	<i>Trechispora hymenocystis</i>	1	1	1
<i>Hyphodontia cineracea</i>	3	0	0	<i>Trechispora mollusca</i>	1	2	1
<i>Hyphodontia crustosa</i>	1	0	0	<i>Trechispora subsphaerospora</i>	1	0	0
<i>Hyphodontia nespори</i>	2	0	1	<i>Tremella encephala</i>	0	1	2
<i>Hyphodontia pallidula</i>	2	0	1	<i>Tretomyces lutescens</i>	1	0	0
<i>Hyphodontia sambuci</i>	1	1	0	<i>Trichaptum abietinum</i>	9	12	8
<i>Hyphodontia spathulata</i>	0	0	2	<i>Tritirachium dependens</i>	0	1	0
<i>Hyphodontia subalutacea</i>	0	0	1	<i>Tubulicrinis accedens</i>	0	1	0
<i>Hypholoma fasciculare</i>	1	0	0	<i>Tubulicrinis borealis</i>	2	1	1
<i>Hypomyces aurantius</i>	0	1	0	<i>Tubulicrinis medius</i>	0	1	0
<i>Hypoxylon fragiforme</i>	1	1	1	<i>Tubulicrinis subulatus</i>	1	0	0
<i>Hypoxylon fraxinophilum</i>	0	0	1	<i>Tulasnella pinicola</i>	0	0	1
<i>Ischnoderma benzoinum</i>	0	1	0	<i>Vararia ochroleuca</i>	1	0	0
<i>Kretzschmaria deusta</i>	0	1	1	<i>Xeromphalina campanella</i>	1	0	0
<i>Laccaria amethystina</i>	0	0	1	<i>Xylaria longipes</i>	4	4	0

Appendix 4.S7. Species list of saproxylic beetles and their constancy on the 12 plots of each of the three successional stages. Mature: mature stage, Initial ES: initial early-seral stage, Adv. ES: advanced early-seral stage. A total of 137 saproxylic beetle species were mapped, with 67 species in the mature stage, 87 species in the initial-early seral stage and 75 species in the advanced early-seral stage.

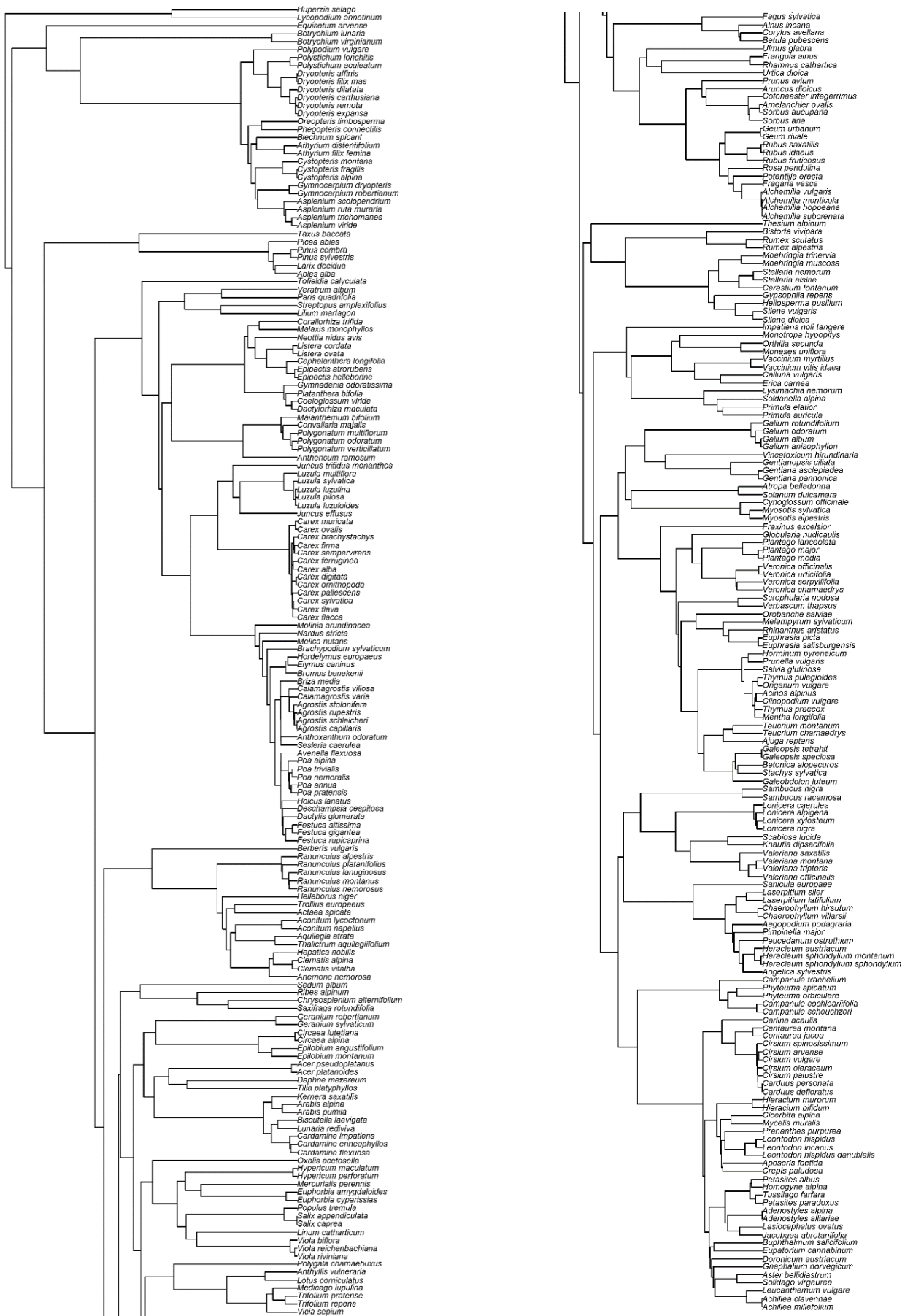
Anhang 4.S7. Artenliste der totholzbesiedelnden Käfer und deren Stetigkeit auf den je 12 Probeflächen der drei Sukzessionsstadien. Mature: Fichtenaltbestand, Initial ES: beginnende Sukzession, Adv. ES: fortschreitende Sukzession. Insgesamt wurden 137 Arten erfasst mit 67 Arten in den Fichtenaltbeständen, 87 Arten im Stadium der beginnenden Sukzession und 75 Arten im Stadium der fortschreitenden Sukzession.

Species	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Acmaeops septentrionis</i>	0	0	1	<i>Hylobius piceus</i>	3	0	0
<i>Acrulia inflata</i>	1	2	0	<i>Hylurgops glabratus</i>	6	2	0
<i>Agathidium nigripenne</i>	2	8	1	<i>Hylurgops palliatus</i>	2	4	0
<i>Alosterna tabacicolor</i>	2	1	4	<i>Hypoganus inunctus</i>	0	0	1
<i>Ampedus aethiops</i>	0	1	3	<i>Ips typographus</i>	2	2	1
<i>Ampedus auripes</i>	1	1	0	<i>Leptophloeus alternans</i>	0	1	1
<i>Ampedus balteatus</i>	0	1	0	<i>Leptura maculata</i>	0	0	1
<i>Ampedus erythrogonus</i>	6	2	2	<i>Leptusa pulchella</i>	1	4	3
<i>Ampedus nigrinus</i>	2	2	9	<i>Liodopria serricornis</i>	0	1	0
<i>Ampedus sanguinolentus</i>	0	0	1	<i>Lopherus rubens</i>	0	1	1
<i>Anaspis ruficollis</i>	0	1	1	<i>Magdalis nitida</i>	0	3	0
<i>Anaspis rufilabris</i>	5	8	8	<i>Malthodes alpicola</i>	0	1	0
<i>Anastrangalia sanguinolenta</i>	1	1	4	<i>Megatoma undata</i>	0	0	1
<i>Anisotoma castanea</i>	0	1	1	<i>Melanotus castanipes</i>	4	2	3
<i>Anisotoma orbicularis</i>	0	0	1	<i>Micrambe abietis</i>	1	0	0
<i>Anobium emarginatum</i>	1	1	1	<i>Molorchus minor</i>	0	1	2
<i>Anobium pertinax</i>	0	1	0	<i>Mordellistena humeralis</i>	0	0	1
<i>Anostirus purpureus</i>	0	0	1	<i>Mordellistena variegata</i>	0	1	0
<i>Anthaxia quadripunctata</i>	0	2	0	<i>Mycetina cruciata</i>	4	3	5
<i>Anthribus albinus</i>	0	0	1	<i>Nemosoma elongatum</i>	0	3	0
<i>Aplocnemus impressus</i>	1	1	0	<i>Nudobius lentus</i>	0	1	0
<i>Aplocnemus tarsalis</i>	0	0	1	<i>Obrium brunneum</i>	1	0	1
<i>Atheta picipes</i>	1	0	0	<i>Ochina ptinoides</i>	1	0	0
<i>Atrecus affinis</i>	0	0	2	<i>Orchesia undulata</i>	1	0	0
<i>Bolitochara lucida</i>	0	0	1	<i>Ostoma ferruginea</i>	1	1	2
<i>Callidium violaceum</i>	1	1	0	<i>Oxymirus cursor</i>	0	1	0
<i>Cetonia aurata</i>	0	0	1	<i>Pachyta quadrimaculata</i>	0	0	1
<i>Chrysanthia nigricornis</i>	0	0	2	<i>Pidonia lurida</i>	1	2	7
<i>Chrysanthia viridissima</i>	0	1	0	<i>Pissodes harcyniae</i>	0	1	0
<i>Cis dentatus</i>	2	2	2	<i>Pityogenes bistridentatus</i>	0	1	0
<i>Cis lineatocribratus</i>	1	0	0	<i>Pityogenes chalcographus</i>	2	5	1
<i>Cis nitidus</i>	0	0	1	<i>Pityophagus ferrugineus</i>	1	3	0
<i>Cis punctulatus</i>	1	0	0	<i>Pityophthorus pityographus</i>	0	2	2
<i>Corticaria abietorum</i>	1	0	0	<i>Platycerus caprea</i>	1	0	0

Appendix 4.S7. continued

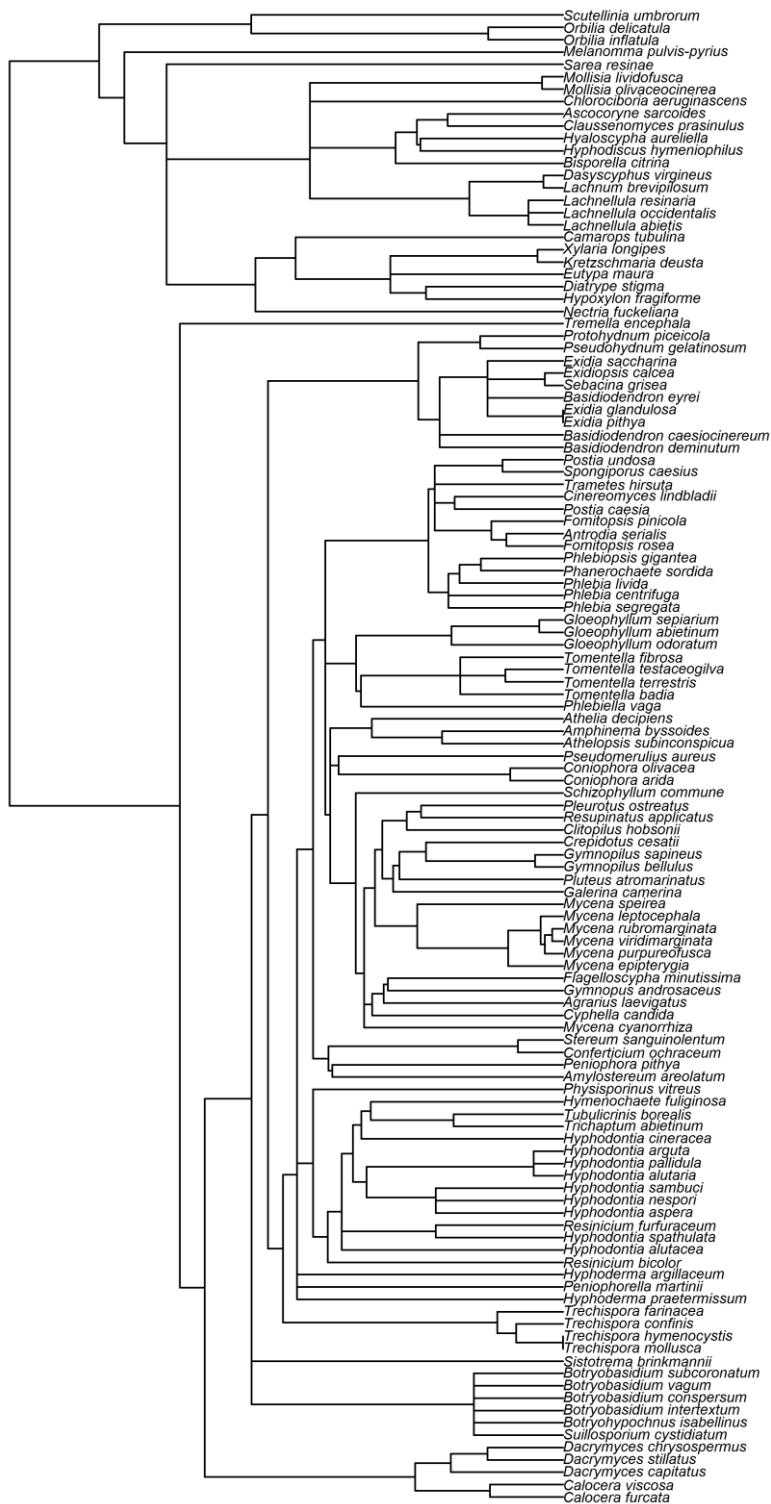
Anhang 4.S7. Fortsetzung

Species	Mature	Initial ES	Adv. ES	Species	Mature	Initial ES	Adv. ES
<i>Corymbia rubra</i>	0	2	2	<i>Platycerus caraboides</i>	1	2	0
<i>Cryphalus intermedius</i>	0	1	0	<i>Platycis minutus</i>	2	1	2
<i>Cryphalus piceae</i>	0	1	0	<i>Plectophloeus fischeri</i>	0	1	0
<i>Cryptophagus cylindrus</i>	1	0	0	<i>Polygraphus poligraphus</i>	1	2	2
<i>Crypturgus cinereus</i>	0	0	1	<i>Prostomis mandibularis</i>	1	0	0
<i>Crypturgus hispidulus</i>	0	2	0	<i>Pseudocistela ceramboides</i>	0	0	1
<i>Curtimorda maculosa</i>	0	0	1	<i>Pteryngium crenatum</i>	0	0	1
<i>Cychramus variegatus</i>	1	0	0	<i>Ptilinus pectinicornis</i>	1	0	0
<i>Danosoma fasciatus</i>	0	0	1	<i>Quedius plagiatus</i>	2	1	2
<i>Dasytes niger</i>	0	0	2	<i>Quedius xanthopus</i>	4	7	2
<i>Dasytes obscurus</i>	0	2	3	<i>Rhagium inquisitor</i>	0	0	1
<i>Dasytes plumbeus</i>	2	6	6	<i>Rhagium mordax</i>	0	1	0
<i>Denticollis linearis</i>	1	2	4	<i>Rhizophagus dispar</i>	0	6	1
<i>Denticollis rubens</i>	1	1	1	<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	0	4	2
<i>Diacanthous undulatus</i>	0	0	1	<i>Rhizophagus grandis</i>	0	1	0
<i>Dictyopterus aurora</i>	2	3	0	<i>Salpingus ruficollis</i>	1	1	0
<i>Dirhagus lepidus</i>	1	0	0	<i>Saphanus piceus</i>	0	1	0
<i>Dorcatoma punctulata</i>	0	0	2	<i>Serropalpus barbatus</i>	1	0	0
<i>Dryocoetes autographus</i>	12	12	8	<i>Sphaerites glabratus</i>	0	2	0
<i>Eपुरaea angustula</i>	1	2	1	<i>Stenurella melanura</i>	2	1	2
<i>Eपुरaea boreella</i>	1	0	1	<i>Stephostethus alternans</i>	1	0	0
<i>Eपुरaea longula</i>	0	1	0	<i>Stephostethus rugicollis</i>	1	0	0
<i>Eपुरaea marseuli</i>	1	0	0	<i>Tetropium castaneum</i>	3	4	1
<i>Eपुरaea neglecta</i>	0	1	0	<i>Thanasimus formicarius</i>	0	2	1
<i>Eपुरaea oblonga</i>	1	0	0	<i>Thanasimus pectoralis</i>	2	4	0
<i>Eपुरaea pallescens</i>	0	0	1	<i>Tillus elongatus</i>	1	0	0
<i>Eपुरaea pygmaea</i>	6	4	2	<i>Trachodes hispidus</i>	0	3	1
<i>Ernobius mollis</i>	0	2	0	<i>Trichius zonatus</i>	0	0	1
<i>Evodinus clathratus</i>	0	1	1	<i>Xylechinus pilosus</i>	1	1	0
<i>Gaurotes virginea</i>	0	0	3	<i>Xylita laevigata</i>	0	4	2
<i>Glischrochilus quadripunctatus</i>	0	2	0	<i>Xylita livida</i>	2	3	0
<i>Hedobia imperialis</i>	1	2	0	<i>Xyloterus domesticus</i>	0	1	0
<i>Hylastes cunicularius</i>	11	12	9	<i>Xyloterus lineatus</i>	6	8	2
<i>Hylecoetus dermestoides</i>	0	1	1	<i>Xyloterus signatus</i>	2	4	0
<i>Hylobius abietis</i>	1	1	0				



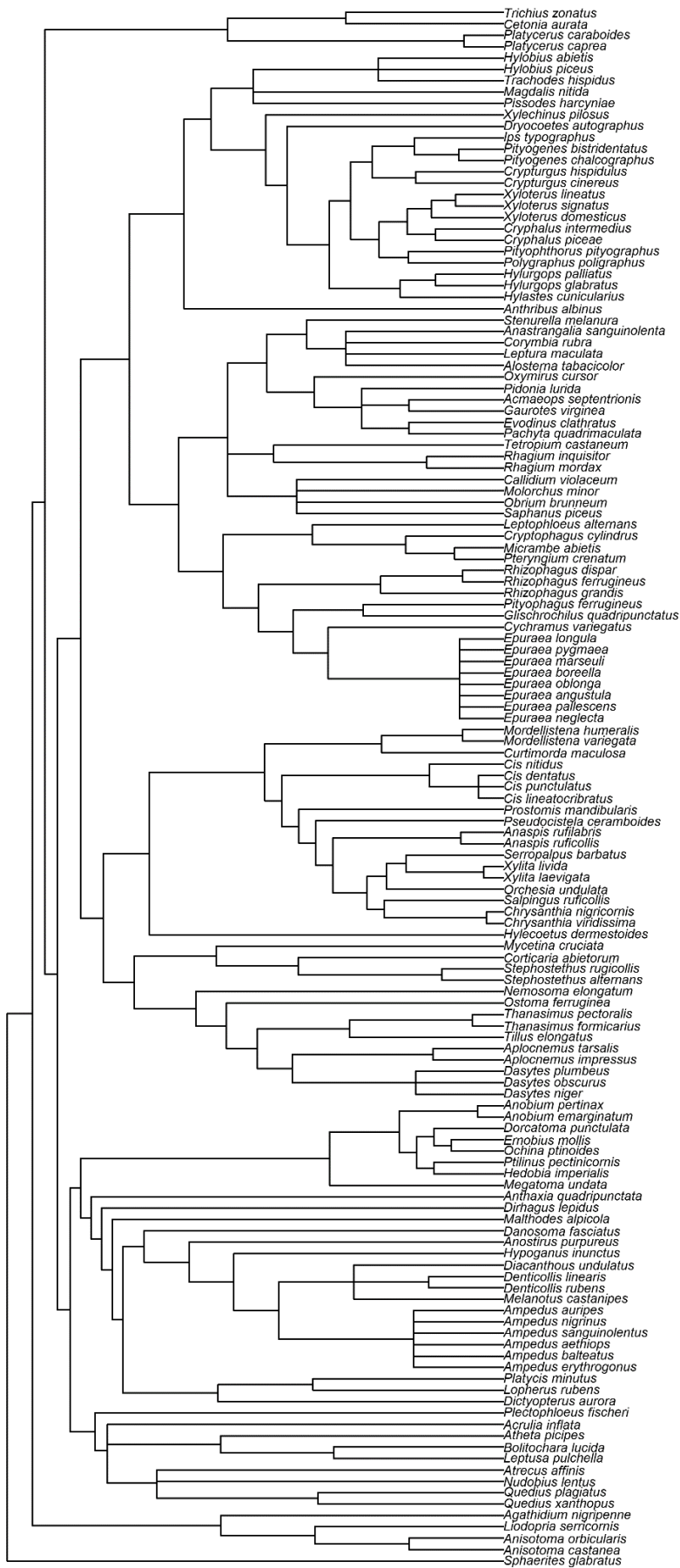
Appendix 4.S8. Community phylogeny of vascular plants.

Anhang 4.S8. Phylogenie der Artengemeinschaft der Gefäßpflanzen.



Appendix 4.S9. Community phylogeny of wood-inhabiting fungi, excluding singletons.

Anhang 4.S9. Phylogenie der Artengemeinschaft der totholzbesiedelnden Pilze, exklusive jener Arten mit nur einem Fund innerhalb der Studie (*singletons*).



Appendix 4.S10. Community phylogeny of saproxylic beetles.

Anhang 4.S10. Phylogenie der Artengemeinschaft der totholzbesiedelnden Käfer.

Appendix 4.S11. Observed and estimated species numbers (\pm standard error) of vascular plants, wood-inhabiting fungi and saproxylic beetles within single successional stages and combined for all three successional stages. Mature: mature spruce forest, Initial ES: initial early-seral stage, Adv. ES: advanced early-seral stage. The estimators are calculated following *Chao*: Chao (1987), first order *Jackknife* and *Bootstrap*: Smith & van Belle (1984).

Anhang 4.S11. Beobachtete und geschätzte Artenzahlen (\pm Standardfehler) von Gefäßpflanzen totholzbesiedelnden Pilzen und totholzbesiedelnden Käfern der einzelnen Sukzessionsstadien und kombiniert für die gesamte Artengemeinschaft aller drei Stadien. Mature: Fichtenaltbestand, Initial ES: beginnende Sukzession, Adv. ES: fortschreitende Sukzession. Die Schätzwerte wurden entsprechend folgender Methoden berechnet: Chao: Chao (1987), Jackknife 1. Ordnung und Bootstrap: Smith and van Belle (1984).

	Samples [n]	Observed species	Estimated species		
			Chao	Jackknife	Bootstrap
Plants					
Mature	24	232	292 \pm 21	289 \pm 17	257 \pm 9
Initial ES	24	230	272 \pm 15	279 \pm 13	253 \pm 7
Adv. ES	24	280	362 \pm 26	350 \pm 19	312 \pm 10
<i>All stages combined</i>	72	327	385 \pm 19	392 \pm 13	357 \pm 8
Fungi					
Mature	12	138	303 \pm 52	218 \pm 27	171 \pm 12
Initial ES	12	124	252 \pm 44	189 \pm 23	151 \pm 10
Adv. ES	12	134	218 \pm 26	202 \pm 23	163 \pm 12
<i>All stages combined</i>	36	251	476 \pm 56	378 \pm 27	305 \pm 12
Beetles					
Mature	12	67	116 \pm 21	104 \pm 15	83 \pm 8
Initial ES	12	87	122 \pm 15	125 \pm 14	104 \pm 7
Adv. ES	12	75	116 \pm 17	113 \pm 14	92 \pm 7
<i>All stages combined</i>	36	137	216 \pm 27	196 \pm 14	163 \pm 7

References Appendices S1–S11

- Bässler, C., Müller, J., Cadotte, M.W., Heibl, C., Bradtka, J.H., Thorn, S. & Halbwachs, H. 2015. Functional response of lignicolous fungal guilds to bark beetle deforestation. *Ecological Indicators*.
- Benson, D.A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J. & Sayers, E.W. 2013. GenBank. *Nucleic Acids Research* 41: D36–D42.
- Bernhardt-Römermann, M., Römermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W. & Stadler, J. 2008. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos* 117: 1533–1541.
- Britton, T., Anderson, C., Jaquet, D., Lundqvist, S. & Bremer, K. 2007. Estimating divergence times in large phylogenetic trees. *Systematic Biology* 56 (5): 741–752.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular biology and evolution* 17 (4): 540–552.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783–791.
- Fitter, A.H. & Peat, H.J. 1994. The Ecological Flora Database. *The Journal of Ecology* 82 (2): 415.
- Gossner, M.M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W. & 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.
- Hintze, C., Heydel, F., Hoppe, C., Cunze, S., König, A. & Tackenberg, O. 2013. D³: The Dispersal and Diaspore Database – Baseline data and statistics on seed dispersal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15 (3): 180–192.
- Jäger, E.J. & Werner, K. 2005. *Rothmaler. Exkursionsflora von Deutschland Gefäßpflanzen: Kritischer Band*. Spektrum, Heidelberg, Berlin.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. & Miyata, T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research* 30 (14): 3059–3066.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., (...), Wirth, C. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17 (9): 2905–2935.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., (...), Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96 (6): 1266–1274.
- Klimešová, J. & de Bello, F. 2009. CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20 (3): 511–516.
- Klotz, S., Kühn, I. & Durka, W. 2002. BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. *BfN Schriftenreihe für Vegetationskunde* 38: 1–334.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, US.

- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. 2011. The cipres science gateway: a community resource for phylogenetic analyses. Proceedings of the 2011 TeraGrid Conference: *Extreme Digital Discovery*, Article No. 41. New York, US.
- Nagy, L.G., Kocsubé, S., Csanádi, Z., Kovács, G.M., Petkovits, T., Vágvölgyi & C., Papp, T. 2012. Re-Mind the Gap! Insertion – Deletion Data Reveal Neglected Phylogenetic Potential of the Nuclear Ribosomal Internal Transcribed Spacer (ITS) of Fungi. *PLoS ONE* 7 (11): e49794.
- Norros, V. 2013. *Measuring and modelling airborne dispersal in wood decay fungi*. Ph.D thesis, Finish school of Wildlife Biology, Conservation and Management, University of Helsinki, FI.
- Poschlod, P., Kleyer, M., Jackel, A.-K., Dannemann, A. & Tackenberg, O. 2003. BIOPOP — A database of plant traits and internet application for nature conservation. *Folia Geobotanica* 38: 263–271.
- Prach, K. & Pyšek, P. 1999. How do species dominating in succession differ from others? *Journal of Vegetation Science*. 10 (3): 383–392.
- Royal Botanic Gardens Kew 2015. Seed Information Database (SID) Version 7.1. Online: <http://data.kew.org/sid/>.
- Schulze, E.-D., Beck, E. & Müller-Hohenstein, K. 2002. *Pflanzenökologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, D.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmid, J., Thorn, S. & Müller, J. 2015. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology* 29: 382–390.
- Smith, S.A., Beaulieu, J.M. & Donoghue, M.J. 2009. Megaphylogeny approach for comparative biology: an alternative to supertree and supermatrix approaches. *BMC Evolutionary Biology* 9: 37.
- Smith, S.A. & Dunn, C.W. 2008. Phyutility: a phyloinformatic tool for trees, alignments, and molecular data. *Bioinformatics* 24: 715–716. DOI: 10.1093/bioinformatics/btm619.
- Smith, E.P. & van Belle, G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40: 119–129.
- Stamatakis, A., Hoover, P. & Rougemont, J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology* 57:758–771. DOI: 10.1080/10635150802429642.
- Talavera, G. & Castresana, J. 2007. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology* 56 (4): 564–577.
- Winter, M.-B., Ammer, C., Baier, R., Donato, D.C., Seibold, S. & Müller, J. 2015. Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management* 338: 32–45.
- Wisskirchen, R. & Haeupler, H. 1998. *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart, D.

Kapitel 5

Einfluss von Befallsflächengröße, Flächenräumung und Pflanzung auf Verjüngung und Artenvielfalt



*Geräumte und mit gepflanzten
Europäischen Buchen und Weißtannen
angereicherte **Borkenkäfer-**
Befallsfläche im Schapbachboden
(Foto: H. Maltan).*

Einfluss der Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls auf die Verjüngung in der beginnenden Sukzession

Standort

Humus

Bei der Auswertung von insgesamt 448 Humusprofilen auf den Probeflächen der Borkenkäferbefallsflächen > 1 ha und < 1 ha ließen sich bei der Mächtigkeit der Humusaufgaben keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Positionen nachweisen. Es waren zum Zeitpunkt der Aufnahmen weder Unterschiede zwischen den einzelnen Positionen der großen Befallsflächen, noch zwischen den Probeflächen der großen und der kleinen Befallsflächen zu beobachten (Abb. 5.1 und 5.2). Sowohl auf den großen, als auch auf den kleinen Befallsflächen war überwiegend Tangelhumus zu finden. Auch L-Mull, F-Mull, mullartiger Moder und typischer Moder wurden in ähnlichen Anteilen auf den Probeflächen erfasst.

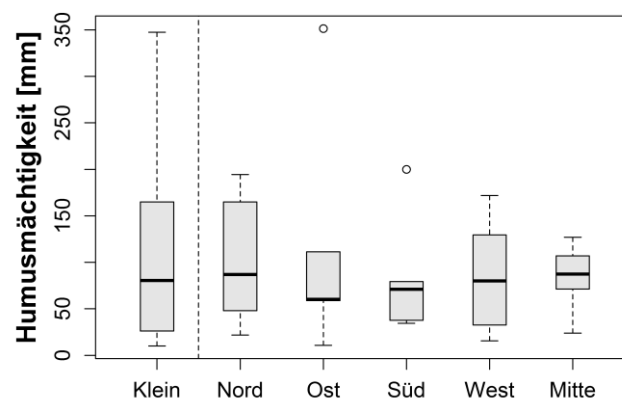


Abb. 5.1 Mittlere Humusmächtigkeiten auf den kleinen Befallsflächen und den verschiedenen Positionen innerhalb der großen Befallsflächen. Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Positionen und Befallsflächengrößen.

Abb. 5.1 Mean thickness of humus layer [mm] on small gaps compared to different locations within large gaps. There are no significant differences; neither among the locations nor among small and large gaps.

Strahlung

Die Probeflächen am Südrand und in der Mitte der großen Befallsflächen wiesen tendenziell den größten Anteil an direkter Strahlung auf (DSF, 1 m über Grund, Abb. 5.3). Statistisch war jedoch weder zwischen den einzelnen Positionen innerhalb der großen Befallsflächen noch zwischen den Probeflächen der großen und der kleinen Befallsflächen ein signifikanter Unterschied feststellbar.

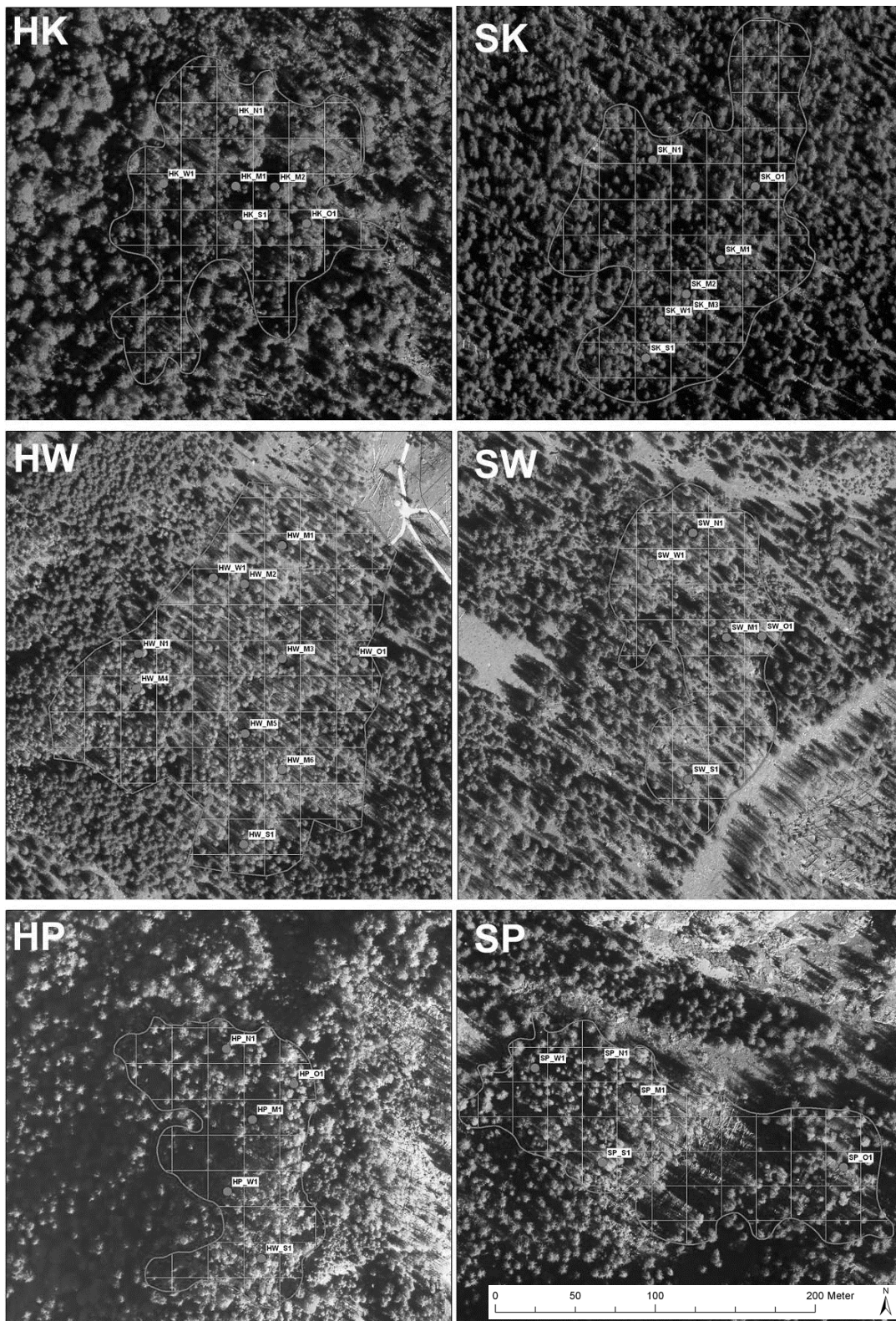


Abb. 5.2 Digitalisierte Borkenkäfer-Befallsflächen > 1 ha Flächenausdehnung mit Lage des Stichprobenrasters und der Mittelpunkte der 38 durch stratifizierte Zufallsauswahl ausgewählten Probeflächen über dem CIR-Luftbild von 2012. Wesentliche Informationen zu den Probeflächen sind in Tabelle 1.5 hinterlegt.

Fig. 5.2 Digitalized gaps > 1 ha on CIR aerial image of 2012, position of inventory grid and position of the 38 study plots selected by stratified random sampling. Relevant information on study plots is given in Table 1.5.

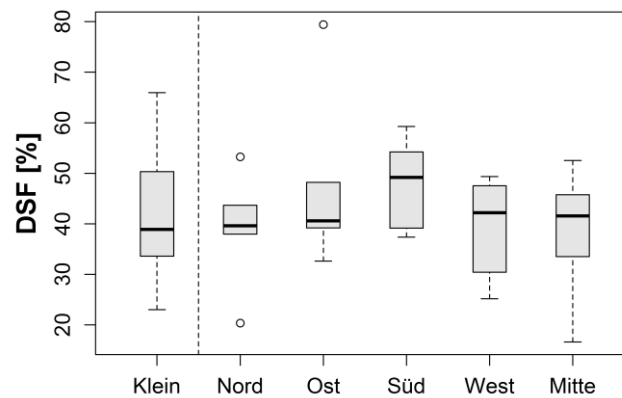


Abb. 5.3 Mittlere Anteile an direkter Strahlung (DSF) 1 m über dem Waldboden auf den kleinen Befallsflächen und den verschiedenen Positionen innerhalb der großen Befallsflächen. Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Positionen und Befallsflächengrößen.

Fig. 5.3 Mean ratio of direct radiation (DSF) 1 m above ground on small gaps compared to different locations within large gaps. There are no significant differences; neither among the locations nor among small and large gaps.

Samenverfügbarkeit

Für die Baumart Fichte war auf 39 % der Probeflächen in den kleinen Borkenkäfer-Befallsflächen ein überlebender Altbaum als Samenbaum direkt auf der Probefläche zu finden (Tabelle 5.1). Bei den restlichen Probeflächen der kleinen Borkenkäfer-Befallsflächen betrug die Distanz zum nächsten lebenden potentiellen Fichten-Samenbaum weniger als 50 m. Bei den großen Befallsflächen waren die nächsten Fichten-Samenbäume zu 87 % innerhalb eines 50 m Radius um die Probeflächen zu finden. Die mittleren Entfernungsdistanzen lagen bei 14 m auf den kleinen Befallsflächen und bei 24 m auf den großen Befallsflächen. Auf einzelnen Probeflächen, hauptsächlich auf den Mittelpositionen der großen Störungsflächen, waren die nächsten Fichten-Samenbäume weiter als 50 m entfernt.

Tabelle 5.1 Anteil der Störungsflächen mit Samenbäumen der Gemeinen Fichte in verschiedenen Entfernungsklassen und mittlere Entfernungen zum nächsten Fichten-Samenbaum in kleinen und großen Störungsflächen.

Table 5.1 Ratio of gaps with spruce seed trees in different distance classes and mean distances to next spruce seed tree, in small and large gaps.

Entfernung	Störungsfläche	
	< 1 ha	> 1 ha
< 12,6 m	39 %	21 %
12,6 - 50 m	61 %	66 %
50 - 100 m	0 %	13 %
Mittelwert	14 m	24 m

Da, abgesehen von der Fichte, bei keiner weiteren Baumart mit einer wesentlichen direkten Veränderung der Samenzufuhr durch den Borkenkäferbefall zu rechnen ist, wurden sie in diesem Kapitel nicht berücksichtigt. Für den Gesamtkontext der Verjüngungsdynamik wurden diese Baumarten auf den kleinen Befallsflächen in Kapitel 2 diskutiert.

Verjüngung

Jungwuchsdichte

Die Jungwuchsdichte wies in der montan/hochmontanen Lage weder signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Positionen der großen Befallsflächen auf, noch zwischen diesen und den kleinen Befallsflächen (Abb. 5.4). Auch in subalpiner Lage unterschieden sich lediglich die Jungwuchsdichten für die Fichte zwischen den Probeflächen am Südrand der großen Befallsflächen signifikant von den Probeflächen in den kleinen Befallsflächen (Tabelle 5.2).

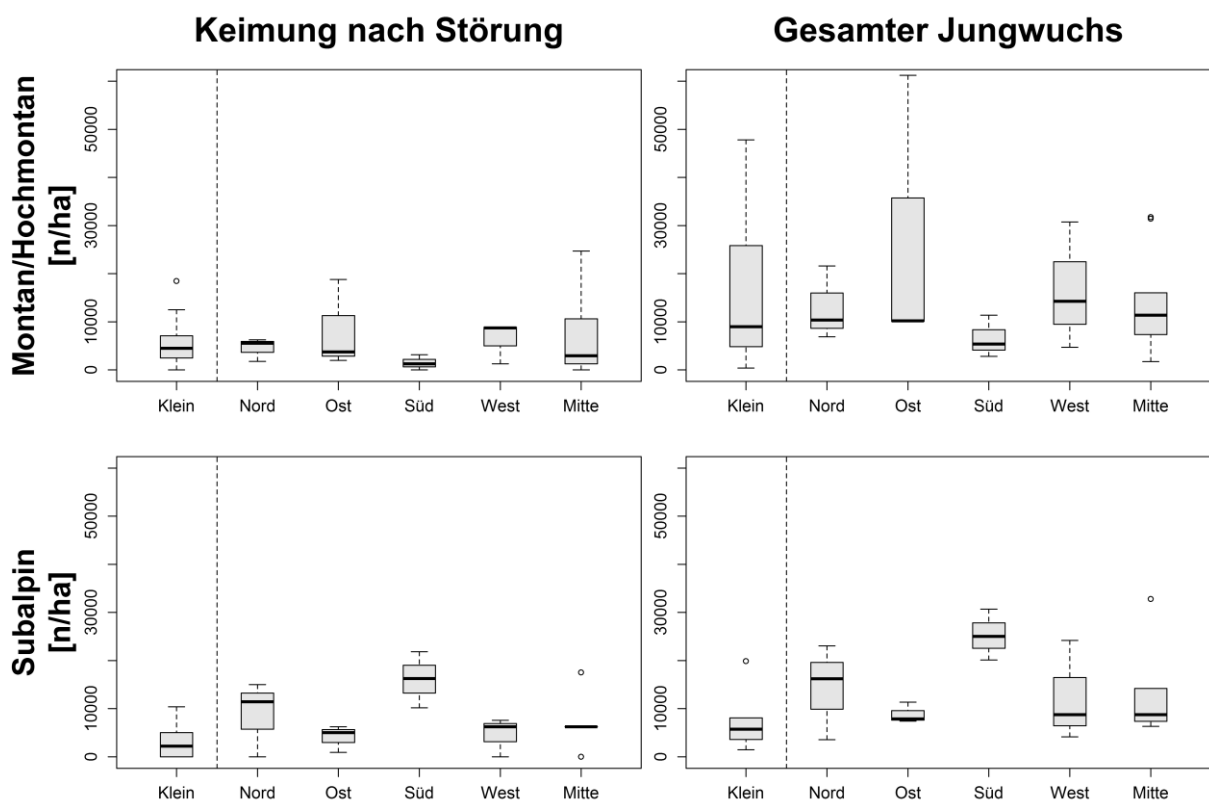


Abb. 5.4 Jungwuchsdichten in montan/hochmontaner und subalpiner Lage der nach dem Störungsereignis gekeimten Individuen und des gesamten Jungwuchses (0 - 200 cm Höhe) in den einzelnen Positionen. Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Positionen und Befallsflächengrößen.

Fig. 5.4 Regeneration densities in montane/high montane and subalpine elevations differentiated for those individuals that germinated after the disturbance event (left graph) and for all individuals (0 - 200 cm height, right graph) on small gaps compared to different positions within large gaps. There are no significant differences; neither among the positions nor among small and large gaps.

Die Spearman-Rang-Korrelation zwischen dem Anteil direkter Strahlung (DSF) und der Anzahl der nach dem Störungsereignis gekeimten Jungwuchsindividuen pro Hektar beträgt $-0,19$ ($p = 0,37$).

Baumartenanteile

Die Verjüngung setzte sich, sowohl in den kleinen als auch in den großen Befallsflächen, hauptsächlich aus Fichte, Vogelbeere und Bergahorn zusammen (Tabelle 5.2). Subalpin waren die mittleren Anteile der Fichtenverjüngung in den kleinen Befallsflächen zugunsten der Vogelbeere tendenziell geringer als in den großen Befallsflächen.

Tabelle 5.2 Mittlere Jungwuchsdichten [n/ha] \pm zweifacher Standardfehler und Baumartenanteile der nach dem Störungsereignis gekeimten Individuen an den Positionen innerhalb der Störungsfläche. Sterne kennzeichnen signifikante Unterschiede der Jungwuchsdichten zwischen den Positionen in den Höhenstufen. Die Kategorie *Gesamt* beinhaltet zusätzlich zu den genannten Baumarten einzelne Individuen von *Larix decidua*, *Abies alba*, *Fraxinus excelsior* und *Sorbus aria*.

Table 5.2 Mean regeneration densities [n/ha] \pm twofold standard error and share of tree species of individuals that germinated after the disturbance event at different positions within the gaps. Stars indicate significant differences in regeneration densities among the different positions. Category *Gesamt* additionally includes rare individuals of *Larix decidua*, *Abies alba*, *Fraxinus excelsior* and *Sorbus aria*.

	<i>Picea abies</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	Gesamt
montan/hochmontan					
Klein	2.537 \pm 1.614 44 %	1.397 \pm 1.452 24 %	1.497 \pm 1.137 26 %	16 \pm 31 0 %	5.775 \pm 3.059 100 %
Nord	2.917 \pm 3.632 64 %	417 \pm 833 9 %	776 \pm 1.038 17 %	0 \pm 0 0 %	4.526 \pm 2.793 100 %
Ost	2.522 \pm 5.044 31 %	3.445 \pm 4.244 42 %	1.381 \pm 1.467 17 %	417 \pm 833 5 %	8.181 \pm 10.685 100 %
Süd	417 \pm 833 28 %	0 \pm 0 0 %	1.049 \pm 2.099 72 %	0 \pm 0 0 %	1.466 \pm 1.830 100 %
West	1.667 \pm 2.204 26 %	480 \pm 959 8 %	2.917 \pm 1.667 46 %	1.250 \pm 2.500 20 %	6.313 \pm 5.064 100 %
Mitte	3.691 \pm 2.633 34 %	1.467 \pm 2.665 14 %	5.127 \pm 7.962 48 %	0 \pm 0 0 %	10.713 \pm 14.052 100 %
subalpin					
Klein	1.458 \pm 1.873 * 44 %	563 \pm 1.125 17 %	1.280 \pm 2.308 39 %	0 \pm 0 0 %	3.301 \pm 3.312 100 %
Nord	8.333 \pm 8.819 95 %	480 \pm 959 5 %	0 \pm 0 0 %	0 \pm 0 0 %	8.813 \pm 9.050 100 %
Ost	2.917 \pm 3.005 72 %	63 \pm 126 2 %	237 \pm 474 6 %	0 \pm 0 0 %	4.050 \pm 3.232 100 %
Süd	15.000 \pm 5.204 * 93 %	63 \pm 126 0 %	1.027 \pm 2.054 6 %	0 \pm 0 0 %	16.090 \pm 6.724 100 %
West	3.750 \pm 3.819 81 %	0 \pm 0 0 %	857 \pm 1.714 19 %	0 \pm 0 0 %	4.607 \pm 4.670 100 %
Mitte	3.750 \pm 6.292 69 %	833 \pm 1.667 15 %	833 \pm 1.667 15 %	0 \pm 0 0 %	5.417 \pm 5.833 100 %

Höhenzuwachs

Die Auswertung des Höhenzuwachses des Jungwuchses der Gemeinen Fichte zeigte für keine der drei Höhenklassen ein eindeutiges Muster in Bezug auf die einzelnen Positionen und Höhenstufen (Abb. 5.5). Meist zeigten jedoch die Probeflächen in den kleinen Befallsflächen und die Probeflächen in Mittelposition und am Südrand der Befallsflächen die signifikant höchsten Jahreszuwächse im Jahr 2011 auf.

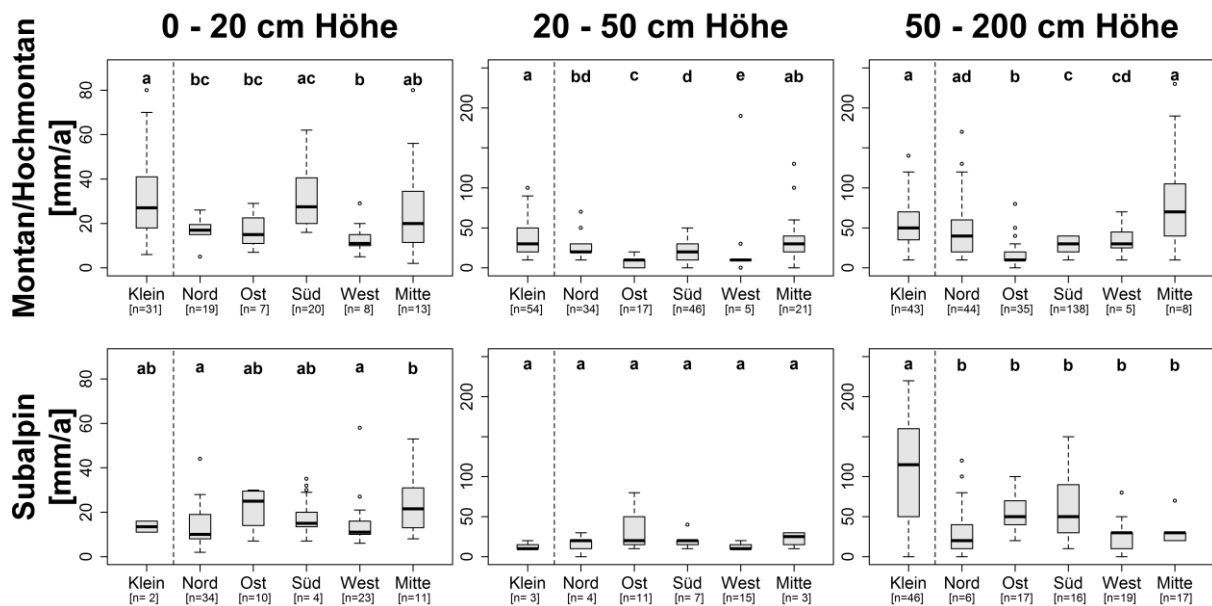


Abb. 5.5 Höhenzuwachs der Gemeinen Fichte im Jahr 2011 in den verschiedenen Positionen innerhalb kleiner und großer Befallsflächen. Unterschiedliche Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Positionen, [n=] bezieht die Anzahl der in die Auswertung integrierten unverbissenen Fichtenindividuen.

Fig. 5.5 Height increment of spruce in 2011 at different positions within small and large gaps. Different lowercase letters indicate significant differences among the positions. [n=] specifies the number of unbrowsed spruce individuals integrated in the analysis.

Einfluss von Flächenräumung und unterstützender Pflanzung auf Verjüngung und Artenvielfalt in der beginnenden Sukzession

Die sechs im Rahmen dieser Studie untersuchten Borkenkäfer-Befallsflächen innerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung wurden im Jahr des Befalls vollständig geräumt. Es blieben keine entrindeten Stämme auf den Flächen zurück. Im darauffolgenden Frühjahr wurden durchschnittlich 2.500 Weißtannen (2/2 und 2/3; d.h. 2 Jahre im Saatbeet und 2 oder 3 Jahre im Verschulbeet, d.h. 4 bzw. 5-jährige Pflanzen) pro Hektar weitestgehend als Stockachselpflanzung auf den geräumten Flächen eingebracht. Auf den Flächen, auf denen keine Buchennaturverjüngung zu finden war, wurde die Pflanzzahl der Weißtanne pro Hektar reduziert und mit Europäischer Buche (1/0) auf 2.500 Bäume/ha vervollständigt.

Standort

Der Anteil an direkter Strahlung 1 m über Grund (DSF) war auf den geräumten Flächen im Mittel um 24 % höher als auf den unbehandelten Flächen; signifikante Unterschiede waren aufgrund des geringen Stichprobenumfangs und der großen Varianz auf den geräumten Flächen jedoch nicht festzustellen (Abb. 5.6). Die Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls (Lückengröße) wies keinen signifikanten Unterschied zwischen den Mittelwerten (\pm zweifacher Standardfehler) der unbehandelten ($5.386 \text{ m}^2 \pm 3.247$) und geräumten ($2.580 \text{ m}^2 \pm 1.314$) Flächen auf, war jedoch in der Tendenz auf den unbehandelten Flächen größer. Auch bei den Humusmächtigkeiten und dem Volumen des lebenden Bestandes waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Behandlungsvarianten zu sehen, auch wenn in den ungeräumten Flächen tendenziell größere Mengen dünnerer unbefallener Fichten und damit ein höheres Bestandesvolumen vorzufinden waren. Durch die Räumung der Befallsflächen im Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung wurde jegliches befallene Fichtenstammholz entfernt. Dennoch befanden sich im Mittel immer noch 57 fm/ha in Form von Stubben auf den untersuchten Befallsflächen. Der Unterschied zu den unbehandelten Flächen war dennoch signifikant; dort waren im Mittel 546 fm/ha vorzufinden. Signifikant war auch der Unterschied des durchschnittlichen volumengewichteten Zersetzungsgrades des Totholzes zwischen den Flächen innerhalb ($2,5 \pm 0,2$) und außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung ($1,9 \pm 0,2$). Luft- und Bodentemperatur (1 m über Grund) wurden nur auf jeweils zwei der sechs Probeflächen pro Behandlungsvariante erfasst. Tendenzuell waren die geräumten Befallsflächen durch niedrigere Jahresmitteltemperaturen, aber von größeren täglichen Schwankungen zwischen Minimal- und Maximaltemperatur im Jahr 2013 geprägt (Abb. 5.6). Diese Unterschiede konnten statistisch aber nicht verifiziert werden. Prozentuale Deckung und mittlere Höhe der Bodenvegetation, als potentieller Konkurrenz des Jungwuchses, unterschieden sich nicht

signifikant zwischen den beiden Behandlungsvarianten und lagen im Mittel bei $77 \% \pm 6 \%$ Bodendeckung, bzw. $19 \text{ cm} \pm 2 \text{ cm}$ Vegetationshöhe.

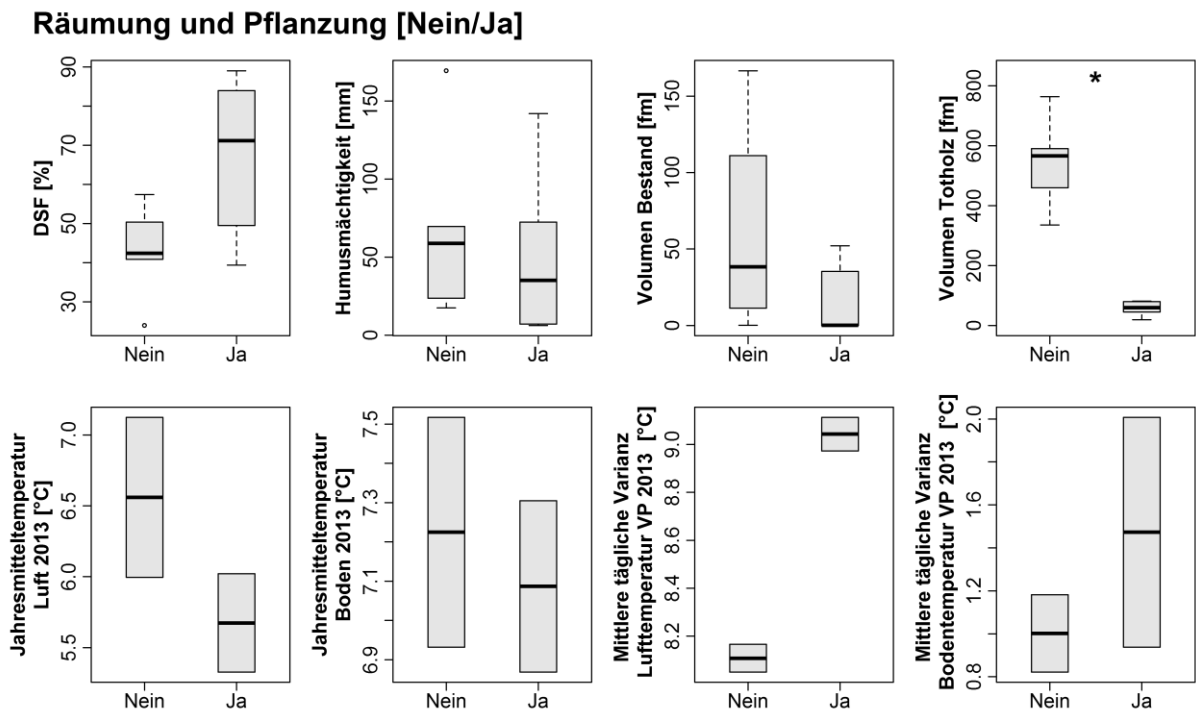


Abb. 5.6 Ausgewählte Standort- und Bestandescharakteristika von Befallsflächen ohne (*Nein*) und mit Räumung und Pflanzung (*Ja*). DSF: Anteil direkter Strahlung 1 m über Grund; VP: Vegetationsperiode (1. Mai bis 30. September). Sterne kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den beiden Behandlungsmethoden.

Abb. 5.6 Selected site and stand characteristics of gaps outside (*Nein*) and inside the bark beetle management zone (*Ja*). DSF: direct site factor, ratio of direct radiation 1 m above ground; VP: vegetation period (May – September). Stars indicate significant differences between the two management systems.

Verjüngung

Jungwuchsdichte

Es waren keine signifikanten Unterschiede in der Dichte des Jungwuchses zwischen den Flächen außerhalb und innerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung feststellbar, weder bei den erst nach dem Störungsereignis gekeimten Individuen, noch bei dem gesamten Jungwuchs (0-200 cm Höhe, Abb. 5.7). Beim kleinen Jungwuchs (0-20 cm) lagen die Verjüngungsdichten außerhalb der Managementzone signifikant über jenen innerhalb der Managementzone (Tabelle 5.2). Der Anteil an Jungwuchsindividuen mit Terminaltriebverbiss war auf den geräumten Flächen vergleichbar mit jenen außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung und lag im Mittel von allen Probeflächen bei $47 \% (\pm 10 \%$ zweifacher Standardfehler).

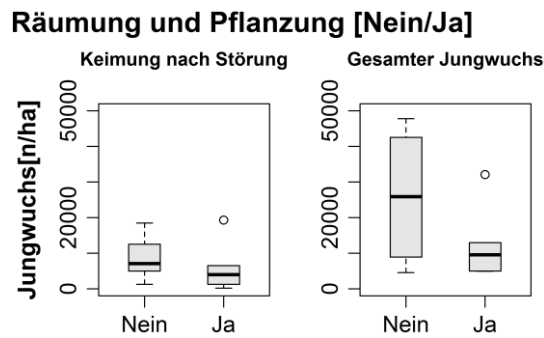


Abb. 5.7 Vergleich der Verjüngungsdichten zwischen Befallsflächen ohne (*Nein*) und mit Räumung und Pflanzung (*Ja*). Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Behandlungsmethoden.

Fig. 5.7 Regeneration densities differentiated for those individuals that germinated after the disturbance event (left graph) and for all individuals (0 - 200 cm height, right graph) in gaps outside (*Nein*) and inside the bark beetle management zone (*Ja*). There are no significant differences between the two management systems.

Baumartenanteile

Beim Vergleich der Baumartenanteile der beiden Behandlungsmaßnahmen zeigten sich besonders beim mittleren Jungwuchs (20-50 cm) vergleichsweise hohe Anteile von Buche und Tanne in der Managementzone (Tabelle 5.2). Bei der Tanne waren diese Unterschiede in den Anteilen auch signifikant (Abb. 5.8).

Tabelle 5.3 Mittlere Jungwuchsdichten [n/ha] \pm zweifacher Standardfehler der einzelnen Baumarten und Jungwuchs-Höhenklassen auf Befallsflächen ohne (*Nein*) und mit Räumung und Pflanzung (*Ja*). *Andere* beinhaltet einzelne Individuen von *Sorbus aria*, *Ulmus glabra* und *Salix* sp.

Table 5.3 Mean regeneration densities [n/ha] \pm twofold standard error of tree species within three height classes in gaps outside (*Nein*) and inside the bark beetle management zone (*Ja*). *Andere* includes single individuals of *Sorbus aria*, *Ulmus glabra* und *Salix* sp.

	<i>Picea abies</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Acer pseudopl.</i>	<i>Sorbus auc.</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Andere</i>	Gesamt
kleiner Jungwuchs (0-20 cm)								
Nein	5.625 \pm 3.010	0 \pm 0	0 \pm 0	5.625 \pm 4.598	4.375 \pm 5.618	208 \pm 417	1.042 \pm 1.635	16.875 \pm 5.625
Ja	3.542 \pm 3.841	0 \pm 0	0 \pm 0	1.875 \pm 2.016	208 \pm 417	0 \pm 0	0 \pm 0	5.625 \pm 5.429
mittelgroßer Jungwuchs (20-50 cm)								
Nein	1.667 \pm 2.608	0 \pm 0	63 \pm 80	2.642 \pm 3.326	1.384 \pm 1.893	63 \pm 126	157 \pm 180	5.975 \pm 6.238
Ja	409 \pm 383	31 \pm 63	409 \pm 205	346 \pm 343	189 \pm 138	943 \pm 1.452	126 \pm 252	2.453 \pm 1.329
großer Jungwuchs (50-200 cm)								
Nein	533 \pm 829	11 \pm 22	11 \pm 22	511 \pm 434	222 \pm 270	144 \pm 213	178 \pm 330	1.611 \pm 1.384
Ja	78 \pm 87	0 \pm 0	89 \pm 107	1.489 \pm 1.572	1267 \pm 1386	467 \pm 467	256 \pm 335	3.644 \pm 3.397

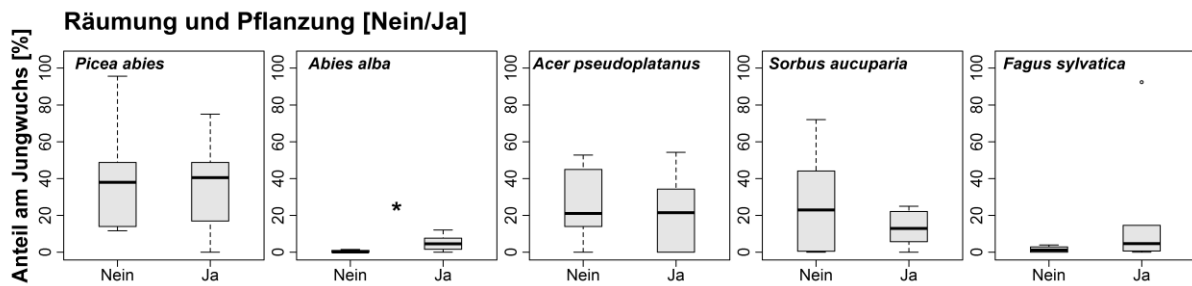


Abb. 5.8 Anteile der Hauptbaumarten auf den Probeflächen ohne (*Nein*) und mit Räumung und Pflanzung (*Ja*). Sterne kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den beiden Behandlungsmethoden.

Fig. 5.8 Share of main tree species on plots outside (*Nein*) and inside the bark beetle management zone (*Ja*). Stars indicate significant differences between the two management systems.

Artenvielfalt

Die Untersuchung der Artenvielfalt basiert für die faunistischen Artengruppen und die totholzbesiedelnden Pilze nur auf drei der sechs Probeflächen pro Behandlungsmaßnahme und nur für die Gefäßpflanzen auf jeweils sechs Probeflächen. Die Aussagekraft der Ergebnisse ist daher eingeschränkt, auch wenn signifikante Unterschiede ersichtlich sind. Während Schnecken, Wanzen und bestäubende Käferarten mit signifikant höheren Artenzahlen auf den geräumten Flächen zu finden waren, wiesen totholzbesiedelnde Käferarten signifikant höhere Artenzahlen in den vom Management unbeeinflussten Beständen auf (Abb. 5.9). Für die meisten untersuchten faunistischen Artengruppen, für Gefäßpflanzen und totholzbesiedelnde Pilze waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Managementformen festzustellen. Auch bei der Anzahl der in den Roten Liste Bayerns geführten gefährdeten Pflanzen-, Pilz- und Käferarten zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den geräumten und ungeräumten Befallsflächen.

Auch bei gleichen Artenzahlen kann sich die Artenzusammensetzung auf den Probeflächen der beiden Managementformen unterscheiden. Den höchsten Arten-Turnover zwischen den beiden Managementformen wiesen hier die xylobionten Artengruppen der Käfer und Pilze, die epigäischen Käfer und Spinnentiere und die Bestäubergruppen der Käfer und Stechimmen auf (Abb. 5.10).

Räumung und Pflanzung [Nein/Ja]

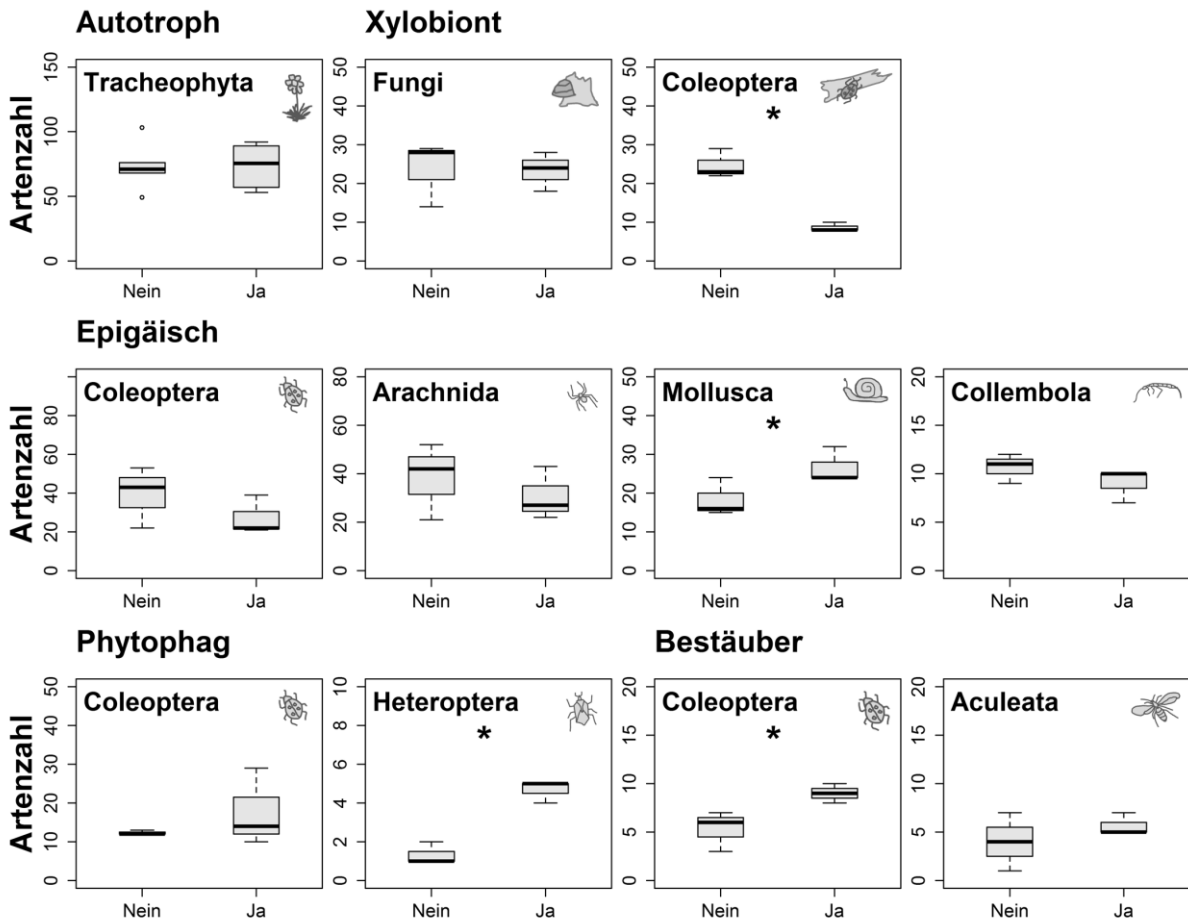
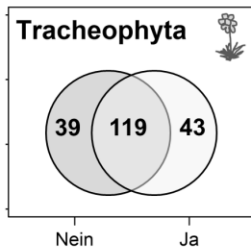


Abb. 5.9 Artenzahlen ausgewählter Artengruppen ausgewertet nach funktionellen Gruppen auf den Probeflächen ohne (*Nein*) und mit Räumung und Pflanzung (*Ja*). Sterne kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den beiden Behandlungsmethoden. *Tracheophyta*: Gefäßpflanzen, *Fungi*: Pilze, *Coleoptera*: Käfer, *Arachnida*: Spinnentiere, *Mollusca*: Schnecken, *Collembola*: Springschwänze, *Heteroptera*: Wanzen, *Aculeata*: Stechimmen.

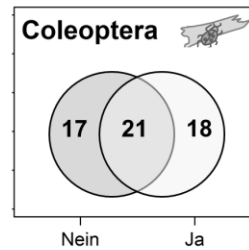
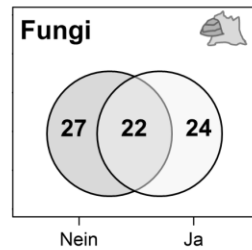
Fig. 5.9 Species densities of selected species groups analyzed as functional groups on plots outside (*Nein*) and inside the bark beetle management zone (*Ja*). Stars indicate significant differences between the two management systems. *Tracheophyta*: vascular plants, *Coleoptera*: beetles, *Arachnida*: spiders, *Mollusca*: snails, *Collembola*: springtails, *Heteroptera*: true bugs, *Aculeata*: aculeates.

Räumung und Pflanzung [Nein/Ja]

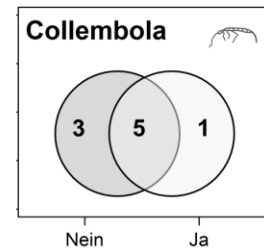
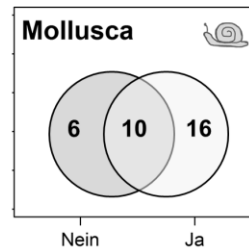
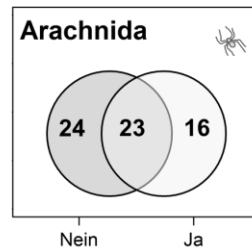
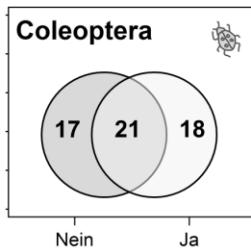
Autotroph



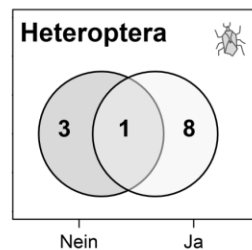
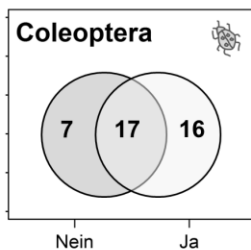
Xylobiont



Epigäisch



Phytophag



Bestäuber

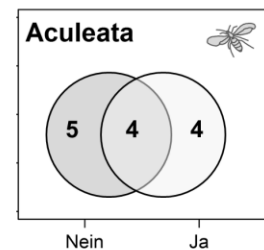
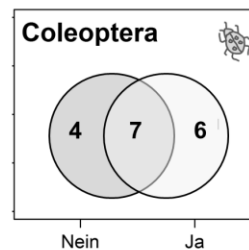


Abb. 5.10 Venn-Diagramm der untersuchten funktionellen Gruppen mit Anzahl der Arten die nur auf den Probeflächen ohne Räumung und Pflanzung (*Nein*, linker Kreis), jenen Arten die nur auf den Probeflächen mit Räumung und Pflanzung vorkamen (*Ja*, rechter Kreise) und jenen Arten die bei beiden Manaagmenetvarianten gefunden wurden (überlappender Kreisbereich).

Abb. 5.10 Venns diagramm of studied functional groups with number of species occurring solely on plots outside the bark beetle management zone (*Nein*, left circle), number of species occurring solely on plots inside the bark beetle management zone (*Ja*, right circle) and the number of species occurring on plots of both management systems (overlap of circles).

Die Daten der untersuchten Artengruppen dieser Teilstudie innerhalb und außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung sind ebenfalls in eine globale Meta-Analyse zum Einfluss der Flächenräumung auf die Biodiversität eingeflossen (Thorn et al. submitted).

Kapitel 6

Diskussion



*Unechte Zeitreihe mit **Fichtenaltbestand**,
beginnendem und fortgeschrittenem
frühsukzessionalem Stadium in montaner
sonnseitiger Lage in Fischunkel am Obersee
(Fotos: M.B. Winter).*

Räumliche Verbreitung des Borkenkäferbefalls

Das natürliche Störungsregime des Untersuchungsgebiets besteht neben lokalen Störungen durch Lawinenabgänge hauptsächlich aus einer Kombination aus Windwürfen und Borkenkäferbefall mittelgroßer Flächendimensionen (Konnert und Siegrist 2000). Die im Nationalpark Berchtesgaden durch Borkenkäferbefall verursachten Lücken waren mit ihrer mittleren Flächenausdehnung von 0,07 ha (Luftbild 1997) und 0,29 ha (Luftbild 2012) und einer Gesamt-Befallsfläche von etwa 30 ha (1997) und 260 ha (2012) außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung deutlich kleiner und zerstreuter als in anderen unbewirtschafteten Waldgebieten Zentraleuropas (siehe Abb. 2.1. und 2.3, Meyer und Petersen 2003, Lausch et al. 2011) und Nordamerikas (Meddens et al. 2012, Meddens und Hicke 2014). In den Jahren zwischen 1990 und 2007 führte der Borkenkäferbefall allein im Nationalpark Bayerischer Wald zum großflächigen Absterben der Fichten auf 5.370 ha Waldfläche in den Hochlagen (Lausch et al. 2011). Nach großflächigen Sturmereignissen 1868 und 1870 und flächigen Wiederaufforstungen mit teils nicht autochtonem Pflanzgut, waren die Hochlagenbestände des Bayerischen Waldes zum Zeitpunkt des Borkenkäferbefalls sehr homogen in Bezug auf Altersverteilung und Bestandesstrukturen (Bauer 2002). Weitere Hintergründe für die Unterschiede in der Flächenausbreitung und Befallsdynamik sind jedoch noch weitgehend ungeklärt. Auch im Nationalpark Berchtesgaden konnten eine Ausweitung der Schwärmaktivität des Buchdruckers in frühere Perioden des Jahres und höhere Lagen des Gebiets (Kautz et al. 2011) und eine erhebliche Prädisposition der Fichte unter Trockenstress in den letzten Jahrzehnten nachgewiesen werden (Hartl-Meier et al. 2014). Mögliche Faktoren für die bislang kleinflächigere Ausbreitung im Nationalpark Berchtesgaden sind die Limitierung der Borkenkäfergradationen durch weniger Borkenkäfergenerationen pro Jahr aufgrund kälterer Klimabedingungen zumindest in den Hochlagen (Nierhaus-Wunderwald und Forster 2004) und die große topographische Heterogenität des Gebiets, verbunden mit größerer Heterogenität der Standort- und damit auch Bestandesbedingungen (Konnert und Siegrist 2000, Konnert 2004).

Eine Prognose für die künftige Stabilität der noch bestehenden Fichtenaltbestände gegenüber Borkenkäferbefall kann durch diese Luftbild-Auswertungen nicht gegeben werden. Aufgrund der geringen mittleren Befallsflächengrößen sind die standörtlichen Veränderungen (z.B. von Mikroklima, Humusabbau und Samenverfügbarkeit) durch den Befall moderat (siehe Tabelle 2.1) und ermöglichen eine zeitnahe Verjüngung der Flächen. Der auf den kleinräumig und zerstreut liegenden Störungsflächen heterogen aufwachsende Jungwuchs, mit zumindest lokal reduzierten Fichtenanteilen (siehe Tabelle 2.3), macht eine zukünftig erhöhte Bestandesstabilität gegenüber Störungen wahrscheinlich (Turner et al. 2013).

Veränderung der Standort- und Bestandesverhältnisse

Die in dieser Studie genutzte Methodik der unechten Zeitreihe deckt, neben der Sukzession vom Fichtenaltbestand zum fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium, mehrere zeitgleich stattfindende Entwicklungen bzw. Gradienten ab: zum einen einen Managementgradienten mit abnehmendem Einfluss der historischen Waldbewirtschaftung mit fortschreitender Zeit seit Einrichtung des Nationalparks 1978, und damit einhergehend eine Entwicklung von den sekundären, meist reinen Fichtenbeständen in Richtung heutiger potentieller natürlicher Vegetation, zum anderen mehrere lokale Management-Entscheidungen, aber auch global verursachte zeitliche Entwicklungen, wie die Zunahme der Jagdintensität im Gebiet, der Erhöhung von Stickstoffeinträgen über die Luft und die Wirkung klimatischer Veränderungen. Diese Einflussfaktoren lassen sich nicht vollständig vom Zielgradienten, d.h. der seit der Störung vergangenen Zeit, dieser Untersuchung trennen. Wo diese Faktoren in den Ergebnissen aufscheinen, wie z.B. die zunehmende Jagdintensität, werden sie im Folgenden diskutiert. Bei den überregional wirkenden Faktoren wird erwartet, dass sie in vergleichbaren Gebieten ähnlichen Einfluss ausüben und damit die Übertragbarkeit dieser Studie nicht grundsätzlich einschränken.

Das Absterben der Fichtenaltbestände durch den Borkenkäferbefall führte im Untersuchungsgebiet zu einer signifikanten Reduktion der Bestandesvolumina und der Kronenüberschirmung auf den Befallsflächen, bei gleichzeitig massiver Zunahme an stehendem Totholz (siehe *Tabellen 2.1, 3.2 und 4.2*). Erhebliche Anteile des stehenden Totholzes brachen bei fortschreitender Zersetzung im Verlauf der untersuchten etwa 20-jährigen Sukzession zusammen und veränderten damit ihre Wirkung als stabilisierende Objekte gegenüber Schneebewegungen und Steinschlag auf der Fläche (Kupferschmid Albisetti et al. 2003, Bebi et al. 2015), als Keimsubstrat für die Naturverjüngung (Abb. 4.2, Szweczyk und Szwagrzyk 1996, Zielonka 2006) und als Habitat für totholzbesiedelnde Artengemeinschaften (Saint-Germain et al. 2007, Bässler et al. 2012).

Die durch das Absterben des Kronendachs erhöhte Strahlung am Waldboden charakterisierte sowohl das Stadium der beginnenden als auch der fortschreitenden Sukzession (siehe *Tabellen 2.1, 3.2 und 4.2*). Die auf den Befallsflächen der beginnenden Sukzession mit mehr als einem Hektar Flächenausdehnung geschätzten Strahlungswerte unterschieden sich durch vereinzelte Laubbäume, Lärchen und überlebende Fichten weder von den Befallsflächen mit Flächenausdehnungen kleiner einem Hektar, noch zwischen einzelnen Positionen innerhalb der großen Befallsflächen (Abb. 5.2). Mit den durch die Störung erhöhten Strahlungswerten ging im Verlauf der Sukzession eine zunehmende Dominanz der Bodenvegetation in Bezug auf Bodendeckung und Vegetationshöhe einher (Tabelle 3.2). Die ausbleibende Streunachlieferung aufgrund der fehlenden Baumschicht und die zunehmende Deckung der Bodenvegetation reduzierten gleichzeitig den Anteil der

Streubedeckung auf dem Waldboden (Abb 4.2). In der Literatur werden verschiedene bodenphysikalische Prozesse diskutiert, die mit dem Absterben des Kronendachs durch natürliche Störungen in Verbindung stehen: Veränderungen des Streueintrags, der Erosion, der Bioturbation, bodenchemischer Prozesse und der Auswaschung von organischem Material und von Nährelementen (Lüscher 2002, Spielvogel et al. 2007). Während in anderen Gebieten teilweise keine Veränderungen oder auch kurzfristige Anreicherungen an organischem Material im Oberboden durch großflächige Störungen beobachtet werden konnten (zusammengefasst in Spielvogel et al. 2007), weisen die Studien in kalkalpinen Bergwäldern einheitlich einen verstärkten Humusabbau im Nachgang von Störungsereignissen nach (Kohlpaintner und Göttlein 2009, Hollaus 2012). Selbst moderate Ernteverfahren (Femel- bis Schirmschlag) können auf den flachgründigen Kalkböden durch Nährstoffentzug und aktive Humusverwendung zu erheblichem Humusabbau in den Bergwäldern führen (Christophel et al. 2013). Durch den hohen Anteil der Tangelhumusböden (O/C-Böden) im Gebiet, bei denen durch nicht ausgebildete Mineralbodenhorizonte sämtliche Bodenfunktionen (z.B. Wurzelraum, Wasserspeicherung, Nährstoffversorgung) am Tangelhumuskörper hängen (Bochter 1984), wird ein Humusabbau als wesentlicher Einflussfaktor für die weitere Waldentwicklung angesehen (Baier 2006, Kohlpaintner und Göttlein 2009). Entgegen den bisherigen Erkenntnissen waren in dieser Untersuchung jedoch keine Zeichen des Humusabbaus durch das Störungsereignis und die nachfolgende Sukzession in den Bestandeslücken nachweisbar (siehe Tabelle 2.1). Dies mag zum einen an den bereits drastisch reduzierten Humusvorräten durch die jahrhundertelange intensive Holznutzung nach Aufkommen der Salinenindustrie im Berchtesgadener Land liegen (Prietzl und Christophel 2014) und zum anderen an den verhältnismäßig kleinen Lücken und dem zügigen Bewuchs der Störungsflächen durch die Bodenvegetation. Gleichzeitig stößt die in der vorliegenden Studie genutzte Methodik der unechten Zeitreihe bei dieser Fragestellung und der hohen kleinstandörtlichen Heterogenität im Gebiet an ihre Grenzen.

Nach bisherigen Studien über den Zusammenhang zwischen Bestandeslückengröße und Mesoklima waren durch den Borkenkäferbefall folgende Veränderungen in den Bestandeslücken zu erwarten: höhere mittlere Jahrestemperaturen und damit einhergehend eine Verlängerung der Vegetationsperiode, größere tägliche Schwankungen der Lufttemperatur (durch verstärkte Einstrahlung und Erwärmung am Tag, aber auch erhöhter Auskühlung durch Abstrahlung bei Nacht) und eine zeitliche Verlängerung der Schneebedeckung (aufgrund vermehrter Schneeablagerung durch Windverwirbelung in den Lücken und verzögerter Schneeschmelze durch fehlende Bäume, an deren dunkler Rinde im Frühjahr ein indirekter Strahlungs- und Schmelzeffekt zu erwarten wäre; z.B. Gray et al. 2002, Margreth 2004, Ritter et al. 2005, Zhongsheng et al. 2012). Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung wiesen in der Tendenz auf entsprechende Verhältnisse hin, d.h. tendenziell längere Vegetationsperioden, größere tägliche Schwankungen der Lufttemperatur und

längere Schneebedeckung in den Lücken; signifikante Unterschiede zwischen Fichtenaltbeständen und Störungsflächen waren jedoch für keinen der Parameter nachweisbar (Tabelle 2.1). Die in der Literatur genannten Lückengrößen lagen z.T. unter den im Untersuchungsgebiet vorgefundenen Lückengrößen und scheinen damit keine stichhaltige Erklärung für die fehlenden Unterschiede zu liefern. Eine mögliche Erklärung der nicht vorhandenen Signifikanz in dieser Studie sind Limitierungen der angewandten Methodik, wie der kurze Messzeitraum über zwei Jahre, die im Verhältnis zur Anzahl abgedeckter Standort- und Bestandesbedingungen (montan bis subalpin, sonnseitig und schattseitig, Fichtenaltbestand bis fortschreitende Sukzession) geringe Anzahl von 34 Temperaturloggern und die große mikrotopographische Heterogenität des Gebiets, bei dem eine unterschiedliche Positionierung des Temperaturloggers innerhalb einer Probefläche bereits zu erheblichen Unterschieden in der Messreihe führen kann. Dennoch kann angenommen werden, dass das nach Absterben des Fichtenaltbestandes verbleibende stehende Totholz und die zügig aufkommende Naturverjüngung, die von Kahlschlägen bekannten extremeren Lückenbedingungen teilweise abpuffern konnten.

Bei großflächigem vollständigem Absterben der Fichtenaltbestände durch den Borkenkäferbefall wäre von einer starken Limitierung der Samenverfügbarkeit der Fichte für zukünftige Naturverjüngungsprozesse auszugehen. In der Literatur wird häufig eine mittlere Verbreitungsdistanz der Fichtensamen von 30-50 m erwähnt (z.B. Kohlermann 1950, Kutter und Gratzler 2006, Cremer et al. 2012). Bei den Befallsflächen < 1 ha lag der nächste Fichtensamenbaum gemittelt über alle drei Höhenstufen zu 95 % innerhalb einer Distanz von 50 m (Tabelle 2.2). Bei den Befallsflächen > 1 ha lag der Anteil an Probeflächen mit mindestens einem Fichtensamenbaum innerhalb einer Distanz von 50 m bei 87 %. Auf einzelnen Probeflächen, hauptsächlich auf den Mittelpositionen der großen Störungsflächen, waren die nächsten Fichtensamenbäume weiter als 50 m entfernt (Tabelle 5.1). Damit ist, zumindest temporär, mit einer reduzierten Samenzufuhr der Fichte durch die umliegenden Altbestände zu rechnen. Durch Sekundärtransport der Fichtensamen, etwa durch Verwehung auf festen Schneedecken, kann es allerdings zusätzlich zum Sameneintrag von weiter entfernt stehenden Altbeständen kommen. Dieser bewegt sich jedoch meist auf vernachlässigbar geringem Niveau (Greene und Johnson 1997).

Neben der Gemeinen Fichte befanden sich regelmäßig Samenbäume von Bergahorn und Vogelbeere auf, bzw. in der Nähe der Probeflächen; in den tieferen Lagen begleitet von der Gemeinen Esche, mit zunehmender Höhenlage auch vermehrt von der Europäischen Lärche. Weißtanne und Europäische Buche waren hingegen aufgrund der jahrhundertelangen Nutzungsgeschichte deutlich seltener zu finden als dies in den natürlichen Waldgesellschaften der Bergmischwälder zu erwarten wäre (Tabelle 2.1, Knott et al. 1988, Walentowski et al. 2006).

Verjüngungsdynamik

Zwei Jahrzehnte nach dem Störungsereignis waren die durch den Borkenkäferbefall verursachten Bestandeslücken in montaner Lage mit einem Median von etwa 5.000 Pflanzen > 50 cm und weiteren etwa 5.000 Pflanzen < 50 cm pro Hektar bereits überwiegend dicht bestockt, während in hochmontaner Lage mit einem Median von etwa 1.000 Pflanzen > 50 cm und weiteren etwa 3.000 Pflanzen < 50 cm pro Hektar noch größere unbestockte Bereiche vorzufinden waren (siehe Abb. 2.5). Beide Jungwuchsdichten liegen im Bereich der Ergebnisse bisheriger mitteleuropäischer Untersuchungen nach Windwurf oder Borkenkäferbefall (Bauer 2002, Wohlgemuth et al. 2002, Meyer und Petersen 2003, Keidel et al. 2008, Jonášová und Prach 2004, Zeppenfeld et al. 2015). Die Ergebnisse bestätigen die Erwartung, dass die durch den Borkenkäferbefall verursachten Standortveränderungen den natürlichen Verjüngungsprozess nicht unterbinden werden. Die von Diaci und Ko-Autoren (2005) in subalpinen Fichtenbeständen beobachteten Unterschiede im Verjüngungserfolg je nach Position innerhalb einer Bestandeslücke, konnten in den großen Befallsflächen (Abb. 5.4 und 5.5) nicht bestätigt werden, was vermutlich auf einzelne beschattende und samenspendende Laubbäume, Lärchen und überlebende Fichten innerhalb der großen Befallsflächen zurückzuführen ist.

Durch die Störung und die nachfolgende Verjüngung kam es zu einer Erhöhung der strukturellen Diversität – auf Bestandes- als auch auf Landschaftsebene. Die Auswertung des Aggregationsindex (R) von Clark und Evans (1954) bestätigte ein geklumpstes Aufwachsen der neuen Bestandesgeneration im Gegensatz zu den zuvor stockenden Fichtenaltbeständen auf Bestandesebene (Tabelle 3.2). Die räumliche Heterogenität verschiedener Jungwuchsdichten und Kronenschlussgrade zeichnete ein ähnliches Bild auf Landschaftsebene (Tabelle 4.2). Ungleiche räumliche Verteilungen der Bestandesglieder sind ein typisches Merkmal seit langem ungenutzter, spätsukzessionaler alter Wälder (*old-growth forests*, Bauhus et al. 2009). Dieser Vergleich ist in diesem Fall jedoch nur eingeschränkt zulässig, da Fichtenaltbestände und frühsukzessionale Stadien unterschiedliche Bestandesalter abbilden und davon auszugehen ist, dass sich die räumlichen Bestandesstrukturen im Verlauf des Bestandeslebens stetig weiter verändern (Zenner 2000, Franklin et al. 2002). Dennoch lassen geklumpft aufwachsende Jungwuchsbestände und heterogene Jungwuchsdichten eine vielfältigere Bestandesentwicklung und damit einhergehend auch größere Habitatdiversität erwarten als gleichmäßig bestockte Jungwuchsbestände (Donato et al. 2012).

Entgegen der, auch in der Diskussion von Kapitel 3 formulierten Erwartung und bisheriger Erkenntnisse der Verjüngungsdynamik nach Störungsereignissen (Bauer 2002, Rammig et al. 2006, El Kateb et al. 2006, Wild et al. 2014), bestand der Großteil der 2012/13 aufgenommenen Jungwuchsindividuen nicht aus Vorausverjüngung, sondern war erst nach dem Störungsereignis

gekeimt (siehe Abb. 2.7). Aufgrund der angewandten Methode der Triebinternodienzählung zur Altersbestimmung kann eine Abweichung zwischen ermitteltem und tatsächlichem Alter um bis zu fünf Jahre nicht ausgeschlossen werden (Batllori und Guitérrez 2008). Doch selbst ein Sicherheitszuschlag von fünf Jahren auf die ermittelten Baumalter stellt das Ergebnis, dass die Mehrheit des vorhandenen Jungwuchses erst nach dem Störungsereignis gekeimt ist, nicht in Frage. Ein Grund für die größere Bedeutung der Vorausverjüngung in anderen Untersuchungen, u.a. im Nationalpark Bayerischer Wald (Bauer 2002, Zeppenfeld et al. 2015), mag in der dortigen größeren Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls (Lausch et al. 2011) und den damit verbundenen extremeren Lückenbedingungen und einer mangelnden Samenverfügbarkeit liegen. Gleichzeitig spielt der Bergahorn mit effektiver Samenverbreitung und großen jährlichen Höhenzuwächsen, die ein zügiges Überwachsen der Bodenvegetation und verbissgefährdeter Höhen ermöglichen, in den kalkalpinen Bergwäldern des Nationalparks Berchtesgaden eine deutlich größere Rolle als in den silikatgeprägten Beständen des Bayerischen Waldes. Dort steht im Wesentlichen nur die Vogelbeere als vergleichbare Pionierbaumart zur Verfügung (Jehl 2001). Langjährige Untersuchungen in zahlreichen durch Vivian/Wiebcke 1990 und Lothar 1999 verursachten Windwürfen in der Schweiz (Brang et al. 2015, Wohlgemuth und Kramer 2015) stützen die Ergebnisse dieser Studie über den geringen Anteil der Vorausverjüngung an der erfolgreichen natürlichen Verjüngung nach Störungen im Bergwald.

Tatsächlich wiesen die untersuchten Fichtenaltbestände vergleichbar hohe Jungwuchsdichten an kleinem (0-20 cm Höhe) und mittelgroßem Jungwuchs (20-50 cm Höhe) auf, wie die Bestände des fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadiums (Abb. 2.5). Wenn man davon ausgeht, dass dies weitgehend den Bedingungen entspricht, die vor dem Borkenkäferbefall vor 17-25 Jahren die Bestände des heutigen fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadiums kennzeichneten, stellt sich die Frage, was in den vergangenen zwei Jahrzehnten zum Absterben dieses Jungwuchses geführt hat, so dass er 2012/13 kaum mehr nachzuweisen war. Im Verlauf der letzten zwei Jahrzehnte wurden die Abschusszahlen von Rot-, Reh- und Gamswild im Nationalpark Berchtesgaden deutlich erhöht (Roland Baier, NPV Berchtesgaden, mündliche Mitteilung April 2012). Vermutlich waren die Verjüngungsbedingungen vor 20 Jahren, was den Verbissdruck durch Schalenwild angeht daher auch deutlich widriger als zum Zeitpunkt der Aufnahmen. Durch die Methodik der unechten Zeitreihe dieser Studie lassen sich Verluste des Jungwuchses im Verlauf der Sukzession weder widerlegen noch nachweisen. Aufgrund der generell im Nationalpark zunehmenden Jungwuchsdichten zwischen der zweiten (1995-1997) und dritten Waldinventur des Nationalparks Berchtesgaden (2010-2012, Winter und Becker 2015) ist aber davon auszugehen, dass sich die Verjüngungsbedingungen in den letzten Jahrzehnten im Gebiet wesentlich verbessert haben. Es erscheint wahrscheinlich, dass diese auf die geänderte Jagdpolitik und die damit einhergehenden reduzierten Schalenwildbestände

zurückzuführen sind. Die Ergebnisse der Verjüngungsdynamik nach Borkenkäferbefall bestätigen damit die bekannte Annahme, dass Waldökosysteme bei angepassten Wildbeständen eine große Resilienz nach Störungen aufweisen können (Pellerin et al. 2010, Heinze et al. 2011), und diese Einschätzung allem Anschein nach auch bei geringer Vorausverjüngung in den Ausgangsbeständen zutrifft.

Die Erwartung, dass die Keimung von Gehölzen nach dem Störungsereignis auf bestimmte, der Keimung förderliche Kleinstandorte beschränkt wäre (z.B. erhöhte und geschützte Positionen mit reduzierter Konkurrenz und ausgeglichenen Feuchtigkeitsverhältnissen), ließ sich durch die Ergebnisse nur eingeschränkt bestätigen. Die Bedeutung des Totholzes als Wuchssubstrat nahm besonders in den hochmontanen Beständen von den Fichtenaltbeständen zum fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium zu (Abb. 2.4). Die Mehrheit des 20 Jahre nach dem Störungsereignis aufgekommenen Jungwuchses war jedoch nicht an besonderen, *sicheren* Wuchsorten, sondern in der Streu-, Moos- und auch Krautschicht zu finden. Dies steht in scheinbarem Widerspruch zu der mehrfach belegten zentralen Bedeutung des Totholzes für die Naturverjüngung der Fichte in (Mittel-) Gebirgslagen (z.B. Jehl 2001, Meyer und Petersen 2003, Jonášová und Prach 2004, Kupferschmid und Bugmann 2005, Baier et al. 2007, Keidel et al. 2008). Ein für die Keimung günstiger Zersetzungsgrad des Totholzes ergibt sich in höheren Lagen etwa 30 bis 60 Jahre nach Bestandeszusammenbruch (Zielonka 2006), mit mehrjähriger Verzögerung bei Stehendbefall und zeitversetztem Zusammenbruch des Totholzes (Storaunet und Rolstad 2002). Es wird daher erwartet, dass die Bedeutung des Totholzes als Keim- und Wuchssubstrat im Untersuchungsgebiet, besonders in den höheren Lagen, in den nächsten Jahrzehnten weiter zunehmen und damit auch die Jungwuchsdichten in diesen Lagen weiter erhöhen wird. Untersuchungen in Borkenkäfer-Befallsflächen und Windwürfen in der Schweiz über die Effektivität von stehendem und liegendem Totholz als Schutz gegen Naturgefahren, besonders Schneegleiten und das Anreißen von Lawinen, haben gezeigt, dass ein effektiver Schutz durch Totholzobjekte 20 bis 30 Jahre auf den Flächen gegeben sein kann (Kupferschmid Albisetti et al. 2003, Bebi et al. 2015). Bei erfolgreicher Naturverjüngung, die nach etwa 30 Jahren die Schutzwirkung übernehmen kann, kommt es damit zu einer weitgehend lückenlosen Lawinenschutzwirkung in den gestörten Beständen (Kupferschmid Albisetti et al. 2003, Bebi et al. 2015). Dem nach Störungen im Bestand verbleibenden Totholz ist damit im Bergwald zusätzlich zur Wirkung als Wuchssubstrat und für den Humuserhalt bzw. -aufbau (Baier 2006), ein weiter wesentlicher Einfluss auf eine erfolgreiche Naturverjüngung zuzuschreiben.

Die Höhe und Deckung der Bodenvegetation, die Höhenstufe und die Entfernung der Samenbäume wurden als wesentlichste Einflussfaktoren auf die Artenzusammensetzung des Jungwuchses in dieser Studie identifiziert (Abb. 2.6). Es ist kaum erforscht, inwieweit sich das großflächige Absterben eines

Altbestandes nicht nur auf die Samenverfügbarkeit, sondern auch auf die Mykorrhizierung der nachfolgenden Baumgeneration auswirkt und wo die diesbezüglich kritischen Befallsflächengrößen liegen (Peter et al. 2013). Einzelne überlebende Altbäume und Naturverjüngungspflanzen scheinen die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Mykorrhizierung der aufkommenden Naturverjüngung jedoch zu erhöhen (Baier 2006, Peter et al. 2013). Die Samenverfügbarkeit für die Fichte war auf den kleinen Befallsflächen dieser Studie aufgrund des nahen Bestandesrandes und auch einzelnen überlebenden Altbäumen innerhalb der Befallsfläche kein limitierender Faktor für die Verjüngung (Tabelle 2.2). Die weiteren Hauptbaumarten des natürlichen Bergmischwaldes der nördlichen Kalkalpen – Europäische Buche und Weißtanne (Walentowski et al. 2006) – waren hingegen nur in wenigen Fällen als Samenbaum in der Nähe der Befallsflächen zu finden, was sich auch in den geringen Anteilen dieser beiden Baumarten im Jungwuchs widerspiegelte (Tabelle 2.2 und 2.3). Gleichzeitig konnten auch auf etwa 65 % der Flächen auf denen entsprechende Samenbäume in unmittelbarer Nähe zu finden waren keine Naturverjüngung der Tanne und Buche beobachtet werden. Dies verstärkt die Annahme, dass verstärkter Verbiss durch Schalenwildarten die Beteiligung von Buche und Tanne in der nächsten Baumgeneration gegenüber der Gemeinen Fichte zusätzlich erschweren wird (Ammer 1996a, Motta 1996, Prietzel und Ammer 2008, Klopčič et al. 2010). Mit einer natürlichen *Rückwanderung* von Europäischer Buche und Weißtanne in die Bestände ist daher auch, bei für diese Baumarten tendenziell günstigeren Verjüngungsbedingungen unter Schirm (Otto 1994), eher im Laufe der nächsten Jahrhunderte als im Laufe der nächsten Jahrzehnte zu rechnen (Küßner 1997, Diaci 2002). Eventuell kann eine Rückkehr der großen Beutegreifer in die Bergwälder diese Entwicklung durch die Reduktion des Verbissdrucks in manchen Fällen beschleunigen. Die Anteile der Gemeinen Fichte waren in der Bestockung 20 Jahre nach dem Borkenkäferbefall im Vergleich zu den Fichtenaltbeständen bereits deutlich reduziert. Auch wenn davon auszugehen ist, dass die hohe Beteiligung der eher lichtbedürftigen Arten Bergahorn und Vogelbeere mit fortschreitender Sukzession wieder abnehmen wird (Hein et al. 2009, Höllerl und Mosandl 2009), ist dennoch ein erheblicher Einfluss des derzeitigen hohen Laubbaumartenanteils auf Bestandesklima, Humusform und Habitatbedingungen und damit auch auf die Artenzusammensetzung verschiedener Artengruppen zu erwarten.

Veränderung der Biodiversität

Borkenkäferbefall stellt gemeinsam mit Sturmereignissen das natürliche Störungsregime mitteleuropäischer Fichtenwaldökosysteme dar (Svoboda et al. 2012), und die Mehrzahl der heute in temperierten Fichtenwäldern vorzufindenden Arten scheint sich durch Anpassung an die natürlichen Störungsregime der Vergangenheit entwickelt zu haben (Sousa 1984, Bengtsson et al. 2000). In den hochmontanen Lagen des Untersuchungsgebiets mit natürlicherweise weitgehend reinen Fichtenwäldern ist davon auszugehen, dass die Störungen durch den Borkenkäferbefall dem natürlichen Störungsregime entsprechen und die Artengemeinschaften an abrupte Bestandesveränderungen angepasst sind. Ein Teil der Arten von Fichtenwaldökosystemen scheint auf die temporär lichten und totholzreichen Bedingungen nach Störungen geradezu angewiesen zu sein und von diesen zu profitieren (Müller et al. 2008, Svoboda et al. 2012). Durch die einzelbaum- bis truppweise Mischung von Europäischer Buche, Weißtanne und Gemeiner Fichte der natürlicherweise in den unteren und mittleren Lagen des Untersuchungsgebiets stockenden Bergmischwälder, ist ein natürlicher großflächiger Einfluss des Borkenkäferbefalls in diesen Wäldern eher unwahrscheinlich. Dennoch haben Untersuchungen in slowenischen Bergmischwäldern gezeigt, dass auch diese natürlicherweise periodisch durch mittelstarke Sturmereignisse beeinflusst wurden (Nagel et al. 2007, Firm et al. 2009), und deren Artengemeinschaften damit vermutlich an vergleichbare Störungsbedingungen mit temporären Öffnungen und starker Totholzanreicherung angepasst sind.

Gefäßpflanzen

Es ist bekannt, dass die Artenvielfalt der Bodenvegetation von Waldökosystemen durch zunehmenden Lichteinfall in der Regel ansteigt (Ammer 1996b) und dass die vermehrte Lichtverfügbarkeit in frühsukzessionalen Stadien lichtbedürftige Arten begünstigt (Holeska 2003, Lehnert et al. 2013). Erhöhte Mineralisationsraten in den ersten Jahren nach Borkenkäferbefall verstärken lokal die Nitrat-Verfügbarkeit (NO_3^- , Huber 2005) und fördern stickstoffliebende Pflanzenarten (Sayer und Reif 1998, Ewald et al. 2011). Der Borkenkäferbefall im Nationalpark Berchtesgaden und die nachfolgende Sukzession erhöhten die Artenvielfalt der Gefäßpflanzen sowohl in der Kraut- als auch in der Strauchschicht und veränderten die Artenzusammensetzung zugunsten licht- und nährstoffliebender Pflanzenarten (siehe Abb. 3.3 und Tabelle 3.4). Auch zwanzig Jahre nach dem Störungsereignis war noch kein Rückgang dieser Entwicklung erkennbar. Die Begünstigung der licht- und nährstoffliebenden Pflanzenarten war hauptsächlich als Änderung der Dominanzverhältnisse nachweisbar. Die große Überlappung der Artengemeinschaften der drei Sukzessionsstadien in der NMDS-Ordination zeigte, dass es bei den Gefäßpflanzen durch die Störung zu einer Erweiterung der Artengemeinschaft auf Alpha-Diversitätsebene, nicht aber zu einer starken Änderung der Artenzusammensetzung kam (Abb. 4.3). Dies scheint insofern nachvollziehbar, als dass

es durch den Stehendbefall des Borkenkäfers zu keiner direkten Veränderung der Waldbodenbedingungen kommt (Roberts 2004, Jonášová und Prach 2008). Die Veränderung der Strahlungsverhältnisse führt zu einer Begünstigung der licht- und nährstoffliebenden Pflanzenarten, die vereinzelt und in geringer Artmächtigkeit aber auch schon in lichterem Bereichen einzelner Fichtenaltbestände zu finden waren. Eine Störung der Bodenoberfläche durch Windwurf, Lawinenabgänge oder Räumung kann hingegen, zumindest temporär, zu einer deutlicheren Erweiterung der Artengemeinschaft der Gefäßpflanzen führen (Kupferschmid Albisetti 2003, Fischer und Fischer 2009, Bohner et al. 2010, Ewald et al. 2011, Fischer et al. 2012) und eine größere Dominanz der Pionierbaumarten Weide (*Salix* spp.) und Aspe (*Populus tremula* L.) in der nachfolgenden Sukzession auslösen (Jehl 2001, Fischer und Fischer 2009). Im Gegensatz zu der Dynamik auf einer durch Vivian/Wiebcke 1990 verursachten Windwurffläche im Untersuchungsgebiet (Klausbachtal) mit wesentlicher Beteiligung der genannten Pionierbaumarten an der Naturverjüngung (Konnert und Siegrist 2000), waren diese auf den Borkenkäfer-Befallsflächen nur selten als Einzelindividuen zu finden.

Epigäische Tierartengruppen

Entgegen der eingangs erwähnten Hypothese führte die Veränderung der Bodenbedeckung durch Borkenkäferbefall und nachfolgende Sukzession kaum zu einer Änderung der Artenvielfalt der bodenbesiedelnden (epigäischen) Arten der Käfer (Coleoptera), Spinnentiere (Arachnida), Mollusken (Mollusca) und Springschwänze (Collembola, siehe Abb. 3.3). Kenter et al. (1998.) wiesen durch erhöhte Strukturvielfalt auf Windwurfflächen eine Zunahme der Abundanzen und Artenzahlen epigäischer Käferfamilien (Carabidae und Staphilinidae) im Vergleich mit angrenzenden Fichtenaltbeständen nach. Mit zunehmender Deckung der Bodenvegetation gingen Artenzahlen und Abundanzen wieder zurück (Kenter et al. 1998) und erreichten bei den Laufkäfern (Carabidae) nach sechs Jahren wieder weitgehend das Niveau und die Artenzusammensetzung der ungestörten Artengemeinschaft (Fischer 1998).

Bisherige Studien haben ergeben, dass sich die Artenvielfalt von Spinnentieren sowohl durch eine Abnahme der Kronenüberschirmung (Vierling et al. 2011) als auch durch zunehmende Artenvielfalt der Bodenvegetation erhöhen kann (Mrzljak und Wiegler 2000). Die Störungsflächen der vorliegenden Untersuchung waren durch beide Bedingungen – geringe Kronenüberschirmung und hohe Pflanzenvielfalt – geprägt und deuteten einen Anstieg der Artenvielfalt der Spinnentiere an. Dieser Anstieg war jedoch nicht statistisch signifikant.

Begünstigende Einflussgrößen der Artenvielfalt von waldbesiedelnden Mollusken sind Temperatur, Bestandesalter, Baumhöhe, stärker zersetztes Totholz, Gefäßpflanzenvielfalt und Diversität der

Habitatbedingungen (Barker und Mayhill 1999, Aubry et al. 2005, Müller et al. 2005, Müller et al. 2009, Rieger et al. 2010). Während die untersuchten Fichtenaltbestände durch höhere Bestandesalter und Baumhöhen, aber geringere Totholzvolumina und Artenzahlen der Gefäßpflanzen gekennzeichnet waren, zeigten die störungsbeeinflussten frühsukzessionalen Bestände die gegenteiligen Charakteristika. Im Verlauf von Störung und Sukzession kam es zu einer Veränderung der Mollusken-Artengemeinschaft, die sich aber nicht in veränderten Artenzahlen niederschlug. In ähnlicher Weise konnten auch Spelda et al. (1998) in ihrer Untersuchung der Molluskenfauna auf Windwurfflächen im Muschelkalkgebiet Südwestdeutschlands keine Veränderung der Artenvielfalt im Vergleich mit angrenzenden Fichtenaltbeständen nachweisen.

Springschwänze scheinen sowohl von einer Anreicherung von Totholz und Nadelstreu (Ulyshen et al. 2011) als auch von einer artenreichen Krautschicht zu profitieren (Salamon et al. 2008). Die Artenvielfalt der Springschwänze wies in dieser Untersuchung ihr Maximum im beginnenden frühsukzessionalen Stadium auf, das durch das Absterben der Fichtenaltbestände durch hohe Totholzvolumina und Streumengen gekennzeichnet war. Die Artenvielfalt der Springschwänze war jedoch signifikant negativ mit der zunehmenden Höhe der Bodenvegetation korreliert (siehe Tabelle 3.3). Dies mag gemeinsam mit der ausbleibenden Nachlieferung an Nadelstreu deren Rückgang im fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium erklären.

Phytophage und bestäubende Insekten

Die begünstigenden Bedingungen des fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadiums für die phytophagen (pflanzenfressenden) und bestäubenden Insekten zeigten sich zum einen an den hohen Artenzahlen und zum anderen an der großen Anzahl an Indikatorarten in diesem Stadium (Abb.3.3 und Tabelle 3.4). Von den untersuchten funktionellen Gruppen reagierten diese beiden Gruppen gemeinsam mit den Gefäßpflanzen am deutlichsten auf das Absterben des Fichtenaltbestandes auf Alpha-Diversitätsebene. Möglicherweise hängt dies mit dem Anstieg der spezifischen Blattfläche (*specific leaf area*, SLA) durch ein Nebeneinander an Nadel- und Laubgehölzen in den frühsukzessionalen Stadien zusammen, das zu einer Förderung der Konsumenten führen kann (Campbell und Donato 2014). Der Zusammenhang zwischen Primärproduktion und Konsumenten zeigt sich auch in dem gleichläufigen Anstieg von Blütenpflanzen und Bestäubern im Verlauf der durch den Borkenkäfer initiierten Sukzession. Die durch den Borkenkäfer verursachten Waldinnenränder mit erhöhter Strahlungsbilanz können neben Käfern, Wanzen, Stechimmen und Florfliegen (Müller et al. 2007) zahlreiche weitere lichtbedürftige Arten verschiedenster Taxa und Entwicklungsgeschichten zumindest temporär begünstigen (Lehnert et al. 2013).

Totholzbesiedelnde Arten

Durch Borkenkäferbefall verursachte große Mengen an Fichtentotholz und Strahlung haben einen positiven Effekt auf die Abundanzen xylobionter (totholzbesiedelnder) Käferarten, besonders unter den Generalisten und den auf Nadelholz spezialisierten Gilden (Müller et al. 2008, 2010). Durch die abnehmende Nährstoffverfügbarkeit im Verlauf der Totholzzersetzung reduziert sich die Attraktivität des Totholzes (besonders des Nadelholzes; Saint-Germain et al. 2007) für xylobionte Käfer im Verlauf der Zersetzung (Kopf und Funke 1998). In Übereinstimmung mit den Ergebnissen war auch in dieser Studie im beginnenden frühsukzessionalen Stadium die höchste Artenvielfalt derjenigen xylobionten Käfer zu finden, die frühe Zersetzungsstadien des Holzes präferieren (Abb. 3.3). Im fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium scheint das Totholz den günstigen Zersetzungsgrad für diese Arten bereits überschritten zu haben, während es für die Arten der reifen Zersetzungsstadien noch nicht weit genug zersetzt war. Gleichzeitig unterschied sich die Artenzusammensetzung der xylobionten Käfer im fortgeschrittenen frühsukzessionalen Stadium deutlich von jener der beiden vorhergehenden Stadien und wies eine erheblich größere Beta-Diversität auf Landschaftsebene auf (Abb. 4.3 und Tabelle 4.2). Während die Pilze mit abnehmender Beta-Diversität die abnehmende Heterogenität der Totholzzersetzungsgrade widerzuspiegeln scheinen (siehe nächster Abschnitt), wird die Diversität der xylobionten Käferarten vermutlich von nicht erfassten Struktur-, bzw. Totholzparametern beeinflusst. Möglicherweise spielten hier, wie in einer Gefährdungsanalyse der Käferfauna Deutschlands ermittelt (Seibold et al. 2014), unterschiedliche Besonnungsverhältnisse des Totholzes eine wesentliche Rolle.

Die Artenvielfalt totholzbesiedelnder Pilze hängt, nach den Ergebnissen etlicher Studien, an der Menge und Vielfalt des zur Besiedlung verfügbaren Totholzes (Sippola und Renvall 1999, Küffer und Senn-Irlet 2005, Lonsdale et al. 2008, Bässler et al. 2010, 2012, 2015). Auch wenn die Totholzmengen durch den Borkenkäferbefall im Nationalpark Berchtesgaden erheblich zugenommen haben, war dies für die Vielfalt der Totholzobjekte nicht nachzuweisen (Tabelle 4.2). Zum einen unterblieb auf den Störungsflächen die stetige Nachlieferung an Feinmaterial, wie Äste und Zweige (*fine woody debris*, FWD), die eine andere Artengemeinschaft tragen als dicke Totholzobjekte (*coarse woody debris*, CWD, Heilmann-Clausen und Christensen 2004, Bässler et al. 2012). Zum anderen führte der einheitliche Absterbezeitpunkt durch den Borkenkäferbefall zu relativ einheitlichen Zersetzungsgraden auf den Störungsflächen, während die einzelnen in den Fichtenaltbeständen aufgenommenen Totholzobjekte durch individuelle Absterbezeitpunkte heterogenere Habitatbedingungen für die totholzbesiedelnden Pilze zur Folge hatten. Dies mag die gleichbleibenden Artenzahlen auf Alpha-Diversitätsebene und die abnehmende Beta-Diversität der Artenzusammensetzung im Verlauf der Sukzession erklären. Durch das räumliche Mosaik der

verschiedenen Sukzessionsstadien auf Landschaftsebene erhöht sich die Gamma-Diversität des Gebiets, was die abweichende Artenzusammensetzung auf den Störungsflächen im Vergleich zu den Fichtenaltbeständen verdeutlicht (Abb. 4.3 und Tabelle 4.S11). Die große Differenz zwischen erfassten und extrapolierten Artenzahlen und die ungesättigten Artenakkumulationskurven weisen jedoch auch auf eine unzureichende Erfassungsintensität der totholzbesiedelnden Pilze in dem sehr artenreichen Untersuchungsgebiet der Berchtesgadener Alpen hin (Abb. 3.4, Falkner 1997, Gotelli und Colwell 2001, Magurran 2004). Dies mag zum einen auf die einmalige Aufnahmekampagne im Herbst 2013 zurückzuführen sein, und zum anderen an der alleinigen Erfassung der Fruchtkörper liegen. Durch Gewinnung von Holzproben und Untersuchung, auf deren zum Zeitpunkt der Aufnahmen nicht fruchtkörperbildenden Arten, wäre eine vollständigere Erfassung der totholzbesiedelnden Pilze zu erwarten (Honold und Oberwinkler 1998, 1999). Diese wurde jedoch aus organisatorischen Gründen nicht durchgeführt.

Durch die fortschreitende Zersetzung jedes Totholzobjektes und der damit verbundenen stetigen Veränderungen der Habitatbedingungen ist Totholz ein dynamisches Habitat, dessen Kontinuität z.B. für Insekten und Pilzarten von der kontinuierlichen Bereitstellung frischen Totholzes abhängt (Kraus et al. 2013). Dies ist durch Störungsereignisse mit zeitlich einheitlichem Absterben der Baumschicht, zumindest lokal, nicht gegeben, wie in dieser Studie durch den Mangel an Feinreisig (FWD) bei den Pilzartengemeinschaften bereits zu erkennen war. Die Bedeutung von Totholz als Einflussfaktor xylobionter Artengemeinschaften nimmt nach Kraus und Krumm (2013) mit zunehmendem räumlichem Maßstab zu. Ein Mosaik verschiedenster Sukzessionsstadien in unmittelbarer Nachbarschaft, wie sie durch den zerstreuten Borkenkäferbefall in dem untersuchten Prozessschutzgebiet verursacht wurden, ermöglicht daher eine gewisse Habitatkontinuität zumindest auf Landschaftsebene. Gleichzeitig führt das kleinbestandesweise Absterben der Fichtenbestände zu Totholzvolumina, die auch die Schwellenwerte von sehr anspruchsvollen Arten lokal überschreiten und den Erhalt von Populationen sehr seltener Arten fördern können (Müller und Bütler 2010).

Einfluss von Flächenräumung und unterstützender Pflanzung

Aufgrund der überwiegend schattseitigen montanen Lage des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung im Nationalpark Berchtesgaden und dem Fehlen einer größeren Anzahl an Vergleichsflächen außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung, basiert diese Auswertung auf dem Vergleich von nur sechs Borkenkäfer-Befallsflächen der beginnenden Sukzession mit Flächenräumung und Pflanzung innerhalb, mit sechs Borkenkäfer-Befallsflächen der beginnenden Sukzession ohne Maßnahmen außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung. Für die Auswertung der Artdaten der faunistischen Artengruppen und der Pilze, die aufgrund organisatorischer Restriktionen generell nur auf der Hälfte der Probeflächen erhoben wurden, standen nur drei Vergleichspaare zur Verfügung. Die Ergebnisse und folgende Diskussion können daher nur einer ersten vorläufigen Einschätzung dienen, der weitere und intensivere Aufnahmen für diese Fragestellung folgen müssen.

Bei vergleichbarer Lückengröße wiesen die geräumten Flächen innerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung in der Tendenz höhere Anteile an direkter Strahlung auf (siehe Abb. 5.6). Dies korrespondiert mit den geringeren Volumina des lebenden und stehenden toten Bestandes auf diesen Flächen und schafft, bei gleichbleibender Konkurrenzsituation durch die Bodenvegetation, begünstigende Lichtverhältnisse für die natürliche Verjüngung dieser Störungsflächen (Ammer 1996b). Gleichzeitig scheint die Kahlfächensituation mit reduzierter Oberflächenrauigkeit und damit geringerer Reduzierung der Windgeschwindigkeiten tendenziell zu geringeren mittleren Jahrestemperaturen und durch verstärkte Erwärmung am Tag und gleichzeitig erhöhter Wärmeabstrahlung in der Nacht zu größeren Schwankungen zwischen Tages- und Nachttemperaturen zu führen (Abb. 5.6). Dies kann die Spätfrostgefahr erhöhen (Otto 1994), was durch die überwiegende Hanglage des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung und dem damit wahrscheinlichen Abfluss möglicher Kaltluftströme jedoch als unwahrscheinlich einzustufen ist. Gleichzeitig sind diese Unterschiede in den klimatischen Verhältnissen eine mögliche Erklärung für die unterschiedliche Artenzusammensetzung mancher Artengruppen innerhalb und außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung.

Der Borkenkäferbefall lag zum Zeitpunkt der Aufnahmen auf den einzelnen Flächen 2-5 Jahre zurück. Bei den Jungwuchsdichten war kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Managementvarianten zu sehen, bei tendenziell höheren Individuenzahlen auf den ungeräumten, unbepflanzten Flächen (Abb. 5.7). Ein Teil des zum Zeitpunkt der Störung eventuell bereits im Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung vorhandenen Jungwuchses wurde möglicherweise auch durch die Räumung der Bestände geschädigt. Nach derzeitigem Kenntnisstand scheint das durchgeführte Management mit Räumung und Pflanzung daher nicht zu einem zügigeren

Lückenschluss der Befallsflächen durch den Jungwuchs zu führen. Europäische Buche und Weißtanne, die natürlicherweise einen Großteil der montanen Bergmischwälder prägen würden (Walentowski et al. 2006), wurden in ihren Anteilen durch die Pflanzmaßnahmen allerdings deutlich erhöht (Abb. 5.8). Die im Anschluss an den Borkenkäferbefall in der Managementzone gepflanzten Jungpflanzen von Buche und Tanne befanden sich zum Zeitpunkt der Aufnahmen zum Großteil noch im mittelgroßen Jungwuchs, mit Höhen zwischen 20-50 cm. Auch wenn derzeit im höheren Aufwuchs (50-200 cm) noch keine wesentlichen Unterschiede im mittleren Buchenanteil zwischen Beständen innerhalb und außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung zu sehen waren, wird der Anteil der Buche wie auch der Tanne bei gleichbleibenden oder absinkenden Wilddichten im Maßnahmenbereich mittelfristig höher sein als außerhalb. Durch das Belassen des Totholzes auf den Flächen war kein schützender Effekt gegenüber Wildverbiss zu erkennen; beide Managementvarianten wiesen vergleichbare Anteile mit Terminaltriebverbiss von knapp 50 % auf. Dies mag zum einen an dem im Stadium der beginnenden Sukzession noch überwiegend stehenden Totholzes liegen, und zum anderen an den hohen Schneehöhen im Gebiet, die die Erreichbarkeit der Triebspitzen trotz Totholzverhau bei verfestigter Schneedecke für das Wild dennoch ermöglichen (Odermatt und Wasem 2007). Darüber hinaus konnten durch Kupferschmid und Bugmann (2005) und Moser et al. (2008) auch beim Sommergebiss und liegendem Totholz keine eindeutigen Unterschiede der Verbissituation durch Gämse oder Rehwild zwischen geräumten und ungeräumten Beständen festgestellt werden.

Die untersuchten Artengruppen reagierten unterschiedlich auf die beiden Managementvarianten. Während Schnecken, Wanzen und die bestäubenden Käferarten mit signifikant höheren Artenzahlen auf den geräumten Flächen zu finden waren, wiesen totholzbesiedelnde Käferarten signifikant höhere Artenzahlen in den vom Management unbeeinflussten Beständen auf (Abb. 5.9). Die unterschiedlichen Artenzahlen der totholzbesiedelnden Käferarten bei signifikant unterschiedlichen Totholzmengen in den Beständen entspricht den Erwartungen aufgrund bisheriger Erkenntnisse (u.a., Kopf und Funke 1998, Saint-Germain et al. 2007). Dennoch wiesen auch die geräumten Flächen mit einer mittleren Totholzmenge von knapp 60 fm/ha in Form der verbliebenen Stubben immer noch ein deutlich höheres Volumen auf als dies aus klassischen Wirtschaftswäldern bekannt ist (Müller und Bütler 2010, Priewasser et al. 2013). Aufgrund des bereits weiter fortgeschrittenen mittleren gewichteten Zersetzungsgrades der Stubben im Maßnahmenbereich Borkenkäferbekämpfung im Vergleich zu den stehenden und liegenden Stämmen außerhalb, scheint sich auch die Artenzusammensetzung der Totholzarten – der Käfer wie der Pilze – deutlich zu unterscheiden. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Duelli et al. (2002), die die faunistische Artengemeinschaften nach Windwürfen in geräumten und ungeräumten Beständen verglichen haben und zu einer Kombination beider Managementvarianten raten, um die Artenvielfalt durch ein Mosaik an Strukturen zu

maximieren. Eine ähnliche Situation zeigte sich bei den epigäischen, also bodenbesiedelnden, Arten, die durch eine Kombination der beiden Managementvarianten unterschiedliche Feuchte- und Beschattungssituationen bei Vorhandensein bzw. Nicht-Vorhandensein von Totholz vorfanden (Abb. 5.10).

Eine globale Metaanalyse zum Einfluss von Flächenräumung nach natürlichen Störungen auf die Biodiversität solcher Flächen, in die auch die Ergebnisse dieser Teiluntersuchung eingeflossen sind, wies einen Anstieg der Artenzahlen totholzunabhängiger Artengruppen – Schnecken, Spinnen und Laufkäfern – nach (Thorn et al. eingereicht). Gleichzeitig war dort ein signifikanter Rückgang der Artenzahlen von totholzabhängigen Artengruppen – Moosen, Flechten, totholzbesiedelnden Pilzen, Vögeln, xylobionten Käfern und Springschwänzen – belegbar. Diese Veränderungen waren zum Großteil auf eine Reduktion der Totholz mengen zurückzuführen und wurden nur zu einem geringen Anteil durch eine geringere Heterogenität der Totholzbedingungen auf den geräumten Flächen erklärt (Thorn et al. eingereicht).

Durch das flächige Räumen der befallenen Fichten gehen, neben dem auf flachgründigen Humusstandorten kritisch zu bewertenden Kohlenstoff- und Nährstoffverlust (Harmon et al. 1986, Laiho und Prescott 2004, Baier 2006), wertvolle Kleinstandorte für die Verjüngung (Brang 1996, Bače et al. 2012) und Habitate für xylobionte Artengruppen verloren (Kopf und Funke 1998, Saint-Germain et al. 2007). Zusätzlich kommt dem Totholz eine wesentliche Schutzfunktion vor Schneebewegungen zu (Kupferschmid Albisetti et al. 2003, Bebi et al. 2015). Wissensdefizite bestehen noch beim Einfluss von großflächigen Störungsereignissen auf die Mykorrhizierung der Verjüngung. Für die Naturverjüngung kritische Flächenausdehnungen ergeben sich möglicherweise nicht nur durch eine Limitierung des Samenangebots, sondern auch durch fehlende Mykorrhizapartner nach großflächigem Absterben der Altbestände. Es hat sich aber gezeigt, dass sowohl einzelne überlebende Altbäume als auch bereits vorhandene Naturverjüngungspflanzen die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Mykorrhizierung der Naturverjüngung und damit auch die Überlebenswahrscheinlichkeit des Jungwuchses erhöhen können (Peter et al. 2013).

Im Gegensatz zu den Ergebnissen der vorliegenden Studie bescheinigten Pröll et al. (2015) den Bergwaldbeständen der österreichischen Kalkalpen auf südexponierten Windwurfflächen durch sehr geringe natürliche Jungwuchsdichten eine geringe Resilienz. Bei Flächen von Pröll et al. (2015) handelte es sich ausschließlich um geräumte Windwurfflächen. Priewasser et al. (2013) konnten hingegen in einer Untersuchung der Verjüngungsdynamik geräumter Windwurfflächen verschiedenster Expositionen in der Schweiz keinen wesentlichen Einfluss der Räumung auf die Naturverjüngung feststellen.

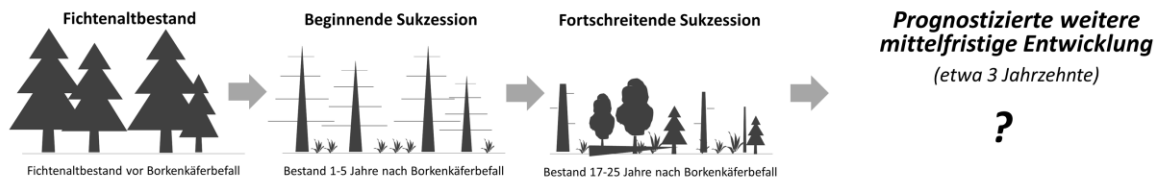
Resümee und Ausblick

Auf Grundlage der wesentlichen Ergebnisse dieser Studie (siehe Tabelle 6.1 und Zusammenfassung), der vorhergehenden Diskussion und unter der Annahme vergleichbarer Rahmenbedingungen in den nächsten etwa 3 Jahrzehnten werden vorsichtig folgende weitere mittelfristige Entwicklungen der untersuchten Waldbestände im Nationalpark Berchtesgaden prognostiziert: Durch zunehmende Verjüngungsdichten wird es besonders auf der Mehrzahl der montanen Befallsflächen zu einer Verringerung des Strahlungseinfalls am Waldboden und damit voraussichtlich zu einer Reduktion der Artenvielfalt lichtliebender Arten in den Beständen kommen (Tabelle 6.1). In den hochmontanen und subalpinen Lagen wird mit zunehmender Zersetzung des Totholzes dessen Bedeutung als Keim- und Wuchssubstrat ansteigen und zu zunehmenden Verjüngungsdichten auch in diesen Lagen führen. Einhergehend mit dem Schließen der Lücken auf zahlreichen Befallsflächen ist mit einer abnehmenden horizontalen Bestandesheterogenität zu rechnen. Die bisherige Baumartenmischung aus Gemeiner Fichte, Bergahorn und Vogelbeere wird mit Rückgang der eher lichtbedürftigen Arten Bergahorn und Vogelbeere zu einer größeren Dominanz der Fichte führen. Dennoch wird auch mittelfristig eine, im Vergleich zu den Fichtenaltbeständen erhöhte strukturelle Vielfalt der Fichten-Laubholzbestände prognostiziert. Auf Landschaftsebene wird durch zukünftige Störungsereignisse wie Windwurf, Borkenkäferbefall oder auch kleinräumige Seneszenz in den verbliebenden Fichtenaltbeständen in den nächsten Jahrzehnten eine weitgehende Habitatkontinuität frühsukzessionaler Stadien in den Bergwäldern des Prozessschutzgebietes erwartet (Tabelle 6.1).

Die Ergebnisse dieser Studie bestätigen die besondere Möglichkeit von Nationalparks als langfristige Lernorte der natürlichen (Wald)Dynamik für Wissenschaft, Umweltbildung und Öffentlichkeit. Die im Rahmen dieser Studie genutzten 140 Probeflächen der unechten Zeitreihe wurden als Dauerbeobachtungsflächen im Gelände angelegt, und ihre dauerhafte genaue Lokalisierung durch Erfassung der GPS-Koordinaten und durch Bodenmagnete sichergestellt. Die Temperaturlogger stehen weiterhin auf den Probeflächen und erweitern stetig die mesoklimatischen Zeitreihen. Ebenso wird die Entwicklung der Probeflächen im zweijährigen Turnus auch weiterhin standardisiert fotografisch erfasst und dokumentiert werden. Eine Wiederholungsaufnahme der Standort-, Bestandes- und Arterfassungen im Jahr 2022, zehn Jahre nach den Erstaufnahmen, würde detaillierte Aussagen einer *echten* zeitlichen, auch in den kommenden Jahrzehnten noch sehr dynamischen Entwicklung ermöglichen und einige der noch offenen Fragen dieser Studie beantworten können. Die Fortführung des Monitorings zur natürlichen Waldentwicklung nach Borkenkäferbefall im Nationalpark Berchtesgaden wird daher dringend empfohlen.

Tabelle 6.1 Resümee der wesentlichen Ergebnisse dieser Studie (linke Spalte) und auf Grundlage vorhergehender Diskussion prognostizierte weitere mittelfristige Entwicklung von Standortparametern, Bestandesstrukturen, Verjüngung und Biodiversität im Verlauf der nächsten etwa drei Jahrzehnten (rechte Spalte).

Table 6.1 Summary of the main study results (left column) and predicted future medium-term development of site conditions, stand structures, regeneration and biodiversity in the next three decades (right column).



Standort

Durch den Borkenkäferbefall mit mittelgroßen Flächendimensionen und die nachfolgende Sukzession waren kein Humusabbau und keine signifikante Veränderungen des Mesoklimas nachzuweisen.

Die durch das Absterben des Kronendachs erhöhten Anteile an direkter Strahlung am Waldboden führten zu einer zunehmenden Deckung und Höhe der Bodenvegetation. Die erhöhten Strahlungswerte und die hohe Deckung der Bodenvegetation waren auch zwei Jahrzehnte nach dem Störungsereignis noch zu beobachten.

Rückgang des Strahlungseinfalls am Waldboden mit Schließen der Lücken, besonders in montaner Lage. Damit einhergehend Reduktion der hohen Deckung der Bodenvegetation.

Bestandesstruktur

Durch das vom Borkenkäferbefall initiierte Absterben der Fichtenaltbestände reduzierten sich Bestandesvolumen und Kronenüberschirmung erheblich, bei gleichzeitig massiver Zunahme an stehendem Totholz. Große Anteile des stehenden Totholzes brachen bei fortschreitender Zersetzung im Verlauf der untersuchten etwa 20-jährigen Sukzession zusammen.

Der Borkenkäferbefall mit mittelgroßen Flächendimensionen und die nachfolgende Sukzession führten unter anderem durch das räumlich unregelmäßige Aufkommen des Jungwuchses zu einer erhöhten strukturellen Heterogenität auf Bestandes- und Landschaftsebene.

Abnahme der kleinräumigen Bestandesheterogenität mit Verringerung bestockungsfreier Flächen, besonders in montaner Lage.

Dennoch auch mittelfristig strukturreichere Fichten-Laubholzbestände als die Ausgangsbestände.

Weiterhin erhöhte strukturelle Heterogenität durch Mosaik an verschiedenen Sukzessionsstadien auf Landschaftsebene.

Verjüngung

Trotz der verstärkten Konkurrenzsituation mit der Bodenvegetation kam es zwei Jahrzehnte nach dem Borkenkäferbefall zu einer zügigen Verjüngung der Befallsflächen in montaner Lage. Hochmontan war diese Entwicklung verzögert zu beobachten.

Der Jungwuchs wurde von Gemeiner Fichte, Bergahorn und Vogelbeere dominiert. Die natürlichen Hauptbaumarten des Bergmischwaldes, Europäische Buche und Weißtanne, fehlten auf Grund der historischen Bewirtschaftung sowohl als Samenbäume als auch im Jungwuchs weitgehend.

Die überwiegende Mehrheit der Jungwuchsindividuen war nach dem Störungsereignis gekeimt und bestätigt damit eine große Resilienz der Bergwälder nach mittelgroßen Störungsereignissen unter der Voraussetzung angepasster Schalenwildbestände.

Weitere Zunahme der Verjüngungsdichten.

Zunehmende Bedeutung des Totholzes als Keim-/Wuchssubstrat in hochmontanen/subalpinen Lagen mit fortschreitender Zersetzung.

Rückgang der Anteile von Bergahorn und Vogelbeere und zunehmende Dominanz der Gemeinen Fichte.

Biodiversität

Nach der Störung waren bei den untersuchten epigäischen Artengruppen keine Veränderungen (Käfer, Spinnentiere, Mollusken), bzw. ein Rückgang der Artenvielfalt (Springschwänze) aufgrund fehlender Streunachlieferung zu beobachten.

Die licht-, nährstoff- und totholzbedürftigen Arten profitierten von den temporären Lückenbedingungen und reagierten überwiegend mit einem Anstieg der Artenvielfalt im Verlauf der Sukzession. Dieser Anstieg war auch zwei Jahrzehnte nach dem Störungsereignis trotz zunehmender Verjüngungsdichten noch zu beobachten.

Die große Heterogenität der Bestandesstrukturen auf Landschaftsebene erhöhte die Gamma-Diversität des untersuchten Waldgebietes von totholzbesiedelnden Pilzen und Käfern.

Rückgang der Vielfalt licht- und stickstoffliebender Arten mit Schließen der Lücken, besonders in montaner Lage auf Bestandesebene.

Veränderung der Artenzusammensetzung der totholzbesiedelnden Artengruppen mit fortschreitender Totholzzersetzung.

Habitatkontinuität auf Landschaftsebene durch Entstehen neuer Lücken durch erneuten Windwurf/Borkenkäferbefall oder Seneszenz der Fichtenaltbestände.

Schlussfolgerungen für die forstliche und naturschutzfachliche Praxis

Aus den Ergebnissen lassen sich unter Berücksichtigung der vorhergehenden Diskussion folgende Schlussfolgerungen für die forstliche und naturschutzfachliche Praxis ableiten:

Bei entsprechender Störungsdynamik mit mittelgroßen Störungsflächen kann ein Prozessschutzgebiet nicht nur dem Erhalt von Arten dienen die Altholz- und Zerfallsstadien benötigen, sondern auch den Erhalt lichtbedürftiger Arten fördern. Um gleichzeitig die lokalen Populationen von jenen Artengruppen nicht zu gefährden, die mit einem Rückgang der Artenvielfalt auf die Störungen auf Bestandesebene reagieren, bedarf es ausreichend großer Schutzgebiete. Großflächige Prozessschutzgebiete scheinen durch natürliche Störungen, zumindest im kalkalpinen Bergwald, ein Mosaik verschiedenster Sukzessionsstadien und Bestandesstrukturen auf Landschaftsebene zu ermöglichen und können damit die Gamma-Diversität eines Waldgebietes erhöhen.

Die Entwicklung von strukturarmen sekundären Fichtenwäldern in Richtung strukturreicherer Bergmischwaldestände kann durch Störungen mit mittelgroßen Flächendimensionen beschleunigt werden. Unter der Voraussetzung angepasster Wildbestände weisen die im Gebiet stockenden Bergwälder bei mittelgroßen Störungsereignissen eine große Resilienz auf. Auch bei fehlender Vorausverjüngung in den Altbeständen lassen die Ergebnisse dieser Studie in den montanen Lagen ein zügiges Schließen der Bestandeslücken durch Naturverjüngung erwarten und bei ausreichenden Totholzvorräten erscheint auch in den hochmontanen Lagen eine erfolgreiche natürliche Verjüngung innerhalb weniger Jahrzehnte wahrscheinlich.

Bei mangelnden Samenbäumen von Europäischer Buche und Weißtanne in erreichbarer Nähe der Bestände kann auch nach Störungen nicht von einer wesentlichen natürlichen Beteiligung dieser Baumarten in den nächsten Baumgenerationen ausgegangen werden. Wo es im bewirtschafteten Bergwald das Ziel ist, die natürliche Baumartenzusammensetzung der Bergmischwälder kurzfristig wieder herzustellen, müssen Buche und Tanne künstlich eingebracht werden und die lokalen Schalenwildbestände im Hinblick auf das Überleben der Jungpflanzen angepasst werden.

Temporäre Bestandeslücken haben eine große Bedeutung für den Erhalt lichtbedürftiger Artengruppen in den Bergwaldökosystemen. Der Verzicht auf direkte Anpflanzungen, wo dies im Hinblick auf die Schutzwirkung gegenüber Naturgefahren vertretbar ist, ermöglicht durch das allmähliche Schließen der Bestandeslücken durch die Naturverjüngung Entwicklungsmöglichkeiten für lichtliebenden Artengruppen fortgeschrittener Sukzessionsstadien.

Das Belassen von Totholz auf den Störungsflächen fördert vor allem langfristig, bei entsprechenden Zersetzungsgraden, als Keim- und Wuchssubstrat die natürliche Verjüngung in den hochmontanen und subalpinen Wäldern und erhält den Lebensraum xylobionter Arten. Zusätzlich erhält es die Schutzwirkung des Bergwaldes gegenüber Schneeabtrag auf den Störungsflächen um bis zu 30 Jahre und ist besonders auf den flachgründigen Tangelhumusböden essentiell für den Erhalt der Humusvorräte in den Bergwäldern. Bei Konflikten mit Zielen des Waldschutzes besteht die Möglichkeit des Entrindens oder des Schlitzens der Rinde gefällter Bäume, wobei Letzteres sowohl aus Kostengründen als auch zum Erhalt wertvoller Habitatbedingungen als günstiger einzuschätzen ist (siehe auch Thorn et al. 2016).

Für die anstehende Waldentwicklungsplanung im Nationalpark Berchtesgaden wird der Nationalparkverwaltung empfohlen zur Förderung der Boden- und Objektschutzwirkung und der Biodiversität der Bergwaldbestände künftig keine aktive Holzentnahme im Rahmen des Waldumbaus außerhalb des Maßnahmenbereichs Borkenkäferbekämpfung zu planen. Stattdessen sollte das durch Durchforstungsmaßnahmen, ebenso wie durch natürliche Störungen, anfallende Holz in den Beständen verbleiben und Buche und Tanne durch Voranbau in geeignete Bestände und natürlich entstandene Lücken des Waldumbaubereichs eingebracht werden.

Verzeichnisse



*Stadium der fortschreitenden
Sukzession mit Jungwuchs aus
Gemeiner Fichte und Bergahorn
im Wimbachtal, 20 Jahre nach
Borkenkäferbefall
(Foto: M.B. Winter).*

Literaturverzeichnis der Kapitel 1, 5 und 6

- Ammer C. 1996a. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manage.* 88 (1-2): 43–53.
- Ammer C. 1996b. Konkurrenz um Licht. Zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. *Forstliche Forschungsberichte München* 158: 1-198.
- Ammer C. 1998. Die Fichte in der natürlichen Verjüngung des Bergmischwaldes. Nur eine unter vielen. *AFZ-Der Wald* 8: 396–399.
- Ammer C., Balandier P., Bentsen N.S., Coll L., Löf M. 2011. Forest vegetation management under debate: an introduction. *Eur. J. For. Res.* 130: 1–5.
- Attwill P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *For. Ecol. Manage.* 63: 247–300.
- Aubry S., Magnin F., Bonnet V., Preece R.C. 2005. Multi-scale altitudinal patterns in species richness of land snail communities in south-eastern France. *J. Biogeography* 32 (6): 985–998.
- Bače R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Červenka J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *For. Ecol. Manage.* 266: 254–262.
- Baier R. 2006. Wurzelentwicklung, Ernährung, Mykorrhizierung und “positive Kleinstandorte” der Fichtenverjüngung (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Schutzwaldstandorten der Bayerischen Kalkalpen. Technische Universität München. Dissertation.
- Baier R., Meyer J., Göttlein A. 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *Eur. J. For. Res.* 126 (1): 11–22.
- Barker G.M., Mayhill P.C. 1999. Patterns of diversity and habitat relationships in terrestrial mollusk communities of the Pukeamaru Ecological District, northeastern New Zealand. *J. Biogeography* 26: 215–238.
- Bässler C., Müller J., Cadotte M.W., Heibl C., Bradtka J.H., Thorn S., Halbwachs H. (im Druck). Functional response of lignicolous fungal guilds to bark beetle deforestation. *Ecological Indicators*.
- Bässler C., Müller J., Dziock F., Brandl R. 2010. Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *Journal of Ecology* 98 (4): 822–832.
- Bässler C., Müller J., Svoboda M., Lepšová 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 (1): 33–49.
- Batllori E., Guitérrez E. 2008. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* 96: 1275–1288.
- Bauer M.L. 2002. Walddynamik nach Borckenkäferbefall in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. TU München. Dissertation.
- Bauhus J., Puettmann K.J., Messier C. 2009. Silviculture for old-growth attributes. *For. Ecol. Manage.* 258: 525–537.

- Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen 1987. Verordnung über den Alpen- und den Nationalpark Berchtesgaden in der Fassung der Bekanntmachung vom 16. Februar 1987. GVBl 5/1987.
- Bebi P., Putallaz J.-M., Fankhauser M., Schmid U., Schwitter R., Gerber W. 2015. Die Schutzfunktion in Windwurfflächen. *Swiss Forestry Journal* 166 (3): 168–176.
- Beer K., Wiepcke T. 2014. Vergleich der natürlichen Wiederbewaldung auf lückigen und flächigen Borkenkäferkalamitätsflächen im Bayerischen Gebirgswald. Hochschule Weihenstephan-Triesdorf. Bachelorarbeit.
- Bengtsson J., Nilsson S.G., Franc A., Menozzi P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *For. Ecol. Manag.* 132: 39–50.
- Beniston M., Stephenson D.B., Christensen O.B., Ferro C.A., Frei C., Goyette S. et al. 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81: 71–95.
- Beudert B., Bässler C., Thorn S., Noss R., Schröder B., Dieffenbach-Fries H. et al. 2015. Bark Beetles Increase Biodiversity While Maintaining Drinking Water Quality. *Conserv. Lett.*: 8: 272–281.
- Bochter R. 1984. Bodenbildung auf Kalk- und Gneisbergsturzböcken unter subalpinem Fichtenwald. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 147: 604–613.
- Bochter R., Neuerburg W., Zech W. 1981. Humus und Humusschwund im Gebirge. Forschungsbericht 2.
- Bohner A., Habeler H., Starlinger F., Svanjak M. 2010. Avalanches keep habitats open and species-rich in the montane and subalpine belt. *Eco Mont - Journal on protected mountain areas research* 2 (1): 53–57.
- Bouget C., Duelli P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biolog. Conserv.* 118 (3): 281–299.
- Brang P. 2001. Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. *For. Ecol. Manag.* 145: 107–119.
- Brang P., Hilfiker S., Wasem U., Schwyzer A., Wohlgemuth T. 2015. Langzeitforschung auf Sturmflächen zeigt Potenzial und Grenzen der Naturverjüngung. *Swiss Forestry Journal* 166 (3): 147–158.
- Brang P., Moran J., Puttonen P., Vyse A. 2003. Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse-logs. *The Forestry Chronicle* 79 (2): 273–279.
- Brang, Peter 1996. Experimentelle Untersuchungen zur Ansamlungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen 77.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3rd edn. Springer, Wien, New York.
- Bruehlheide H., Luginbühl U. 2009. Peeking at Ecosystem Stability: Making Use of a Natural Disturbance Experiment to Analyze Resistance and Resilience. *Ecology* 90 (5): 1314–1325.
- Campbell J.L., Donato D.C. 2014. Trait-based approaches to linking vegetation and food webs in early-seral forests of the Pacific Northwest. *For. Ecol. Manag.* 324: 172–178.

- Christophel D., Spengler S., Schmidt B., Ewald J., Prietzel J. 2013. Customary selective harvesting has considerably decreased organic carbon and nitrogen stocks in forest soils of the Bavarian Limestone Alps. *For. Ecol. Manage.* 305: 167–176.
- Clark P.J., Evans F.C. 1954. Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology* 35 (4): 445–453.
- Cremer E., Ziegenhagen B., Schulerowitz K., Mengel C., Donges K., Bialozyt R. et al. 2012. Local seed dispersal in European silver fir (*Abies alba* Mill.): lessons learned from a seed trap experiment. *Trees* 26 (3): 987–996.
- Diaci J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *For. Ecol. Manage.* 161: 27–38.
- Diaci J., Pisek R., Boncina A. 2005. Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *Eur. J. For. Res.* 124 (1): 29–36.
- Donato D.C., Campbell J.L., Franklin J.F. 2012. Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex? *J. Veg. Sci.* 23 (3): 576–584.
- Donato D.C., Harvey B.J., Romme W.H., Simard M., Turner M.G. 2013. Bark beetle effects on fuel profiles across a range of stand structures in Douglas-fir forests of Greater Yellowstone. *Ecolog. App.* 23 (1): 3–20.
- Dorren L.K., Berger F., Imeson A.C., Maier B., Rey F. 2004. Integrity, stability and management of protection forests in the European Alps. *For. Ecol. Manage.* 195 (1-2): 165–176.
- Duelli P., Obrist M.K., Wermelinger B. 2002. Windthrow-induced changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forests. *For. Snow Landsc. Res.* 77 (1/2): 117–131.
- El Kateb H., Felbermeier B., Schmerbeck J., Ammer C., Mosandl R. 2006. Silviculture and Management of Mixed Mountain Forests in the Bavarian Alps. *Silvicultural Experiments* 3.
- El Kateb H., Schölch M., Mosandl R. 2009. Waldbau-Verfahren für den Bergmischwald Empfehlungen für die Praxis auf wissenschaftlicher Grundlage. *LWF aktuell* 71: 9–11.
- Ellenberg H., Leuschner C. 2010. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Ulmer, Stuttgart.
- Ewald J. 2002. Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *phytocoenologia* 32 (1): 85–100.
- Ewald J., Jehl H., Braun L., Lohberger E. 2011. Die Vegetation des Nationalparks Bayerischer Wald als Ausdruck von Standort und Walddynamik. *Tuexenia* 31: 9–38.
- Falkner G. 1997. Introduction to the malacological excursion to the Berchtesgaden National Park. *Heldia* 4 (5): 185–187.
- Firm D., Nagel T.A., Diaci J. 2009. Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *For. Ecol. Manage.* 257 (9): 1893–1901.
- Fischer A., Fischer H.S. 2009. 25 Jahre Vegetationsentwicklung nach Sturmwurf – Eine Dauerbeobachtungsstudie im Bayerischen Wald. *Forstarchiv* 80: 163–172.
- Fischer A., Fischer H.S., Lehnert U. 2012. Avalanches creating high structural and floristic diversity in mountain mixed forests in the Alps. *Biodivers. Conserv.* 21 (3): 643–654.

- Fischer, Anton (Ed.) 1998. Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf, Landsberg. ecomed.
- Franklin J.F., Spies T.A., van Pelt R., Carey A.B., Thornburgh D.A., Berg D.R. et al. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *For. Ecol. Manage.* 155 (1-3): 399–423.
- Frelich L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes Studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frich P., Alexander L.V., Della-Marta P., Gleason B., Haylock M., Klein Tank A., Peterson T. 2002. Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Climate Research* 19: 193–212.
- Gadow K.v. 2003. Waldstruktur und Waldwachstum Beiträge zur Vorlesung im Wintersemester 2003 / 2004. Universitätsverlag Göttingen, Göttingen.
- Gotelli N.J., Colwell R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* (4): 379–391.
- Gray A.N., Spies T.A., Easter M.J. 2002. Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Can. J. For. Res.* 32 (2): 332–343.
- Greene D., Johnson E. 1997. Secondary dispersal of tree seeds by snow. *J. Ecol.* 85: 329–340.
- Grimm V., Wissel C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323–334.
- Halpern C.B., Spies T.A. 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecolog. App.* 5 (4): 913–934.
- Harmon M., Franklin J.F., Swanson F., Sollins P., Gregory S., Lattin J. et al. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15: 133–302.
- Hartl-Meier C., Dittmar C., Zang C., Rothe A. 2014. Mountain forest growth response to climate change in the Northern Limestone Alps. *Trees* 28 (3): 819–829.
- 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 (1): 105–117.
- Hein S., Collet C., Ammer C., Le Goff N., Skovsgaard J.P., Savill P. 2009. A review of growth and stands dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for silviculture. *Forestry* 82 (4): 361–385.
- Heinze E., Boch S., Fischer M., Hessenmöller D., Klenk B., Müller J. et al. 2011. Habitat use of large ungulates in northeastern Germany in relation to forest management. *For. Ecol. Manage.* 261: 288–296.
- Holeska J. 2003. Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology* 168: 57–67.
- Hollaus A.R. 2012. Evaluation of methods estimating soil loss after coarse-scale disturbances on a montane mixed forest site in the Northern Limestone Alps. BOKU Vienna. Master Thesis.

- Höllerl S. 2009a. Auswirkungen von waldbaulichen Maßnahmen auf die Stabilität (Resistenz und Elastizität) von Fichtenreinbeständen in der Bergmischwaldstufe der Bayerischen Alpen Eine Analyse aus waldbaulich-forstökonomischer Sicht. Technische Universität München. Dissertation.
- Höllerl S. 2009b. Berücksichtigung finanzieller Aspekte bei waldbaulichen Entscheidungen - eine Fallstudie für reine Fichtenbestände in der Bergmischwaldzone. *Forstarchiv* 80: 4–14.
- Höllerl S., Mosandl R. 2009. Der Bergahorn im Bergmischwald - unübertroffen in seinem Verjüngungspotential. *LWF Wissen* 62.
- Honold A., Oberwinkler F. 1998. Pilze im Totholz. In Anton Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Landsberg: ecomed: 214–226.
- Honold A., Oberwinkler F. 1999. Sukzession saprophytischer und parasitischer Pilze im Fichtentotholz. S.B. Botanisches Institut. Projektbericht.
- Huber C. 2005. Long Lasting Nitrate Leaching after Bark Beetle Attack in the Highlands of the Bavarian Forest National Park. *J. Environ. Qual.* 34 (5): 1772.
- Jehl H. 2001. Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. Wissenschaftliche Reihe 14.
- Jonášová M., Prach K. 2004. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecolog. Engin.* 23 (1): 15–27.
- Jonášová M., Prach K. 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biolog.Conserv.* 141 (6): 1525–1535.
- Jonášová M., Vávrová E., Cudlín P. 2010. Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. *For. Ecol. Manage.* 259 (6): 1127–1134.
- Kärvemo S., Rogell B., Schroeder M. 2014. Dynamics of spruce bark beetle infestation spots: Importance of local population size and landscape characteristics after a storm disturbance. *For. Ecol. Manage.* 334: 232–240.
- Kautz M., Lehmborg K., Schopf R., Lindauer M., Schmid H.P., Wolpert B. et al. 2011. Borkenkäferbefall auf Windwurfflächen: Prozessanalyse für Handlungsoptionen Tätigkeitsbericht 2011. TU München.
- Keidel S., Meyer P., Bartsch N. 2008. Regeneration eines naturnahen Fichtenwaldökosystems im Harz nach großflächiger Störung. *Forstarchiv* 79: 187–196.
- Kenter B., Bellmann H., Spelda J., Funke W. 1998. Makrofauna - Zoophage der Streu und der Bodenoberfläche. In Anton Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Landsberg: ecomed: 259–279.
- Klopčič M., Klemen J., Boncina A. 2010. Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: are red deer an important factor? *Eur. J. For. Res.* 129: 277–288.
- Knott H., Bernhart A., Feulner M. 1988. Geschichte der Salinenwälder von Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 12.
- Kohlermann L. 1950. Untersuchungen über die Windverbreitung der Früchte und Samen mitteleuropäischer Waldbäume. *Forstw. Cbl.* 69 (10): 606–624.

- Kohlpaintner M., Göttlein A. 2009. Mit dem Wald verschwindet auch der Humus. Großflächige Störungen in Hochgebirgswäldern führen zu Nährstoffverlusten und beeinträchtigen langfristig die Waldentwicklung. *LWF aktuell* 71: 22–24.
- Kolb E. 2013. Geoökologische Karte Nationalpark Berchtesgaden. Verlag Anton Plenk, Berchtesgaden.
- Konnert V. 2004. Standortkarte Nationalpark Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 49.
- Konnert V., Siegrist J. 2000. Waldentwicklung im Nationalpark Berchtesgaden von 1983 bis 1997. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 43.
- Kopf A., Funke W. 1998. Xylobionte Arthropoden. In Anton Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Landsberg: ecomed: 282–291.
- Köstler J., Mayer H. 1974. Gutachten über die künftige Behandlung des Waldes im Alpenpark Berchtesgadener Land.
- Kraller G., Warscher M., Kunstmann H., Vogl S., Marke T., Strasser U. 2012. Water balance estimation in high Alpine terrain by combining distributed modeling and a neural network approach (Berchtesgaden Alps, Germany). *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 16: 1969–1990.
- Kral F., Rall H. 1990. Wälder - Geschichte, Zustand, Planung. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 20.
- Kräuchi N., Brang P., Schönenberger W. 2000. Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manage.* 132: 73–82.
- Kraus, Daniel; Krumm, Frank (Eds.) 2013. Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute, Joensuu.
- Krehan H., Steyrer 2006. Klimaänderung – Schadorganismen bedrohen unsere Wälder. *BFW-Praxisinformation* (10): 15–17.
- Küffer N., Senn-Irlet B. 2005. Influence of Forest Management on the Species Richness and Composition of Wood-inhabiting Basidiomycetes in Swiss Forests. *Biodivers. Conserv.* 14 (10): 2419–2435.
- Kupferschmid A.D. 2003. Zerfall und Verjüngung eines Schutzwaldes nach dem Absterben der Fichten durch Buchdruckerbefall. *GAIA* 12 (4): 271–274.
- Kupferschmid A.D., Bugmann H. 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *For. Ecol. Manage.* 205 (1-3): 251–265.
- Kupferschmid Albisetti A.D. 2003. Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. Swiss Federal Institute of Technology Zürich. Dissertation.
- Kupferschmid Albisetti A.D., Brang P., Schönenberger W., Bugmann H. 2003. Decay of *Picea abies* snag stands on steep mountain slopes. *The Forestry Chronicle* 79 (2): 257.
- Küßner R. 1997. Sukzessionale Prozesse in Fichtenbeständen (*Picea abies*) des Osterzgebirges — Möglichkeiten ihrer waldbaulichen Beeinflussung und ihre Bedeutung für einen ökologisch begründeten Waldumbau. *Forstw. Cbl.* 116: 359–369.

- Kutter M., Gratzner G. 2006. Neue Methoden zur Abschätzung der Samenverbreitungsdistanzen von Waldbäumen am Beispiel der Verbreitung von *Picea abies*, *Abies alba* und *Fagus sylvatica*. *Austrian Journal of Forest Science* 123 (3): 103–120.
- Laiho R., Prescott C.E. 2004. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Can. J. For. Res.* 34 (4): 763–777.
- Lausch A., Fahse L., Heurich M. 2011. Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *For. Ecol. Manage.* 261 (2): 233–245.
- Lehnert L.W., Bässler C., Brandl R., Burton P.J., Müller J. 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. *J. Nat. Conserv.* 21 (2): 97–104.
- Leyer I., Wesche K. 2007. *Multivariate Statistik in der Ökologie: Eine Einführung*. Springer, Heidelberg.
- Lonsdale D., Pautasso M., Holdenrieder O. 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *Eur. J. Forest Res.* 127 (1): 1–22.
- Lüscher P. 2002. Humus dynamics and changes in rooting patterns in windthrow areas. *For. Snow Landsc. Res.* 77 (1/2): 49–59.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Margreth S. 2004. Die Wirkung des Waldes bei Lawinen. *Forum für Wissen* 2004: 21–28.
- McElhinny C., Gibbons P., Brack C., Bauhus J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *For. Ecol. Manage.* 218 (1-3): 1–24.
- Meddens A.J., Hicke J.A. 2014. Spatial and temporal patterns of Landsat-based detection of tree mortality caused by a mountain pine beetle outbreak in Colorado, USA. *For. Ecol. Manage.* 322: 78–88.
- Meddens A.J., Hicke J.A., Ferguson C.A. 2012. Spatiotemporal patterns of observed bark beetle-caused tree mortality in British Columbia and the western United States. *Ecolog. App.* 22 (7): 1876–1891.
- Meister G. 1969. Überlegungen zur künftigen Betriebsgestaltung im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstw. Cbl.* 88: 202–230.
- Meyer P. 2013. Wie schnell werden Wirtschaftswälder zu Urwäldern? *AFZ-Der Wald* 24: 11–13.
- Meyer P., Petersen R. 2003. Regeneration naturnaher Fichtenwälder nach großflächigen Störungen Beispiele aus dem Harz. *Forst und Holz* 58 (13/14): 401–406.
- Moser B., Schütz M., Hindenlang K.E. 2008. Resource selection by roe deer: Are windthrow gaps attractive feeding places? *For. Ecol. Manage.* 255 (3-4): 1179–1185.
- Motta R. 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *For. Ecol. Manage.* 88 (1-2): 93–98.
- Mrzljak J., Wiegand G. 2000. Spider colonization of former brown coal mining areas — time or structure dependent? *Landsc. Urban Plan.* 51 (2-4): 131–146.

- Müller J., Bässler C., Strätz C., Klöcking B., Brandl R. 2009. Molluscs and Climate Warming in a Low Mountain Range National Park. *Malacologia* 51 (1): 89–109.
- Müller J., Bußler H., Goßner M., Gruppe A., Jarzabek-Müller A., Preis M., Rettelbach T. 2007. Forest edges in the mixed-montane zone of the Bavarian Forest National Park – hot spots of biodiversity. *Silva Gabreta* 13 (2): 121–148.
- Müller J., Bußler H., Goßner M., Rettelbach T., Duelli P. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers. Conserv.* 17 (12): 2979–3001.
- Müller J., Bütler R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.* 129 (6): 981–992.
- 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. *Biolog. Conserv.* 143 (11): 2559–2569.
- Müller J., Strätz C., Hothorn T. 2005. Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. *Eur. J. For. Res.* 124 (3): 233–242.
- Nagel T.A., Levanic T., Diaci J. 2007. A dendroecological reconstruction of disturbance in an old-growth Fagus-Abies forest in Slovenia. *Ann. For. Sci.* 64 (8): 891–897.
- Nationalpark Berchtesgaden 2001. Nationalparkplan. Nationalpark Berchtesgaden.
- Nationalparkverwaltung Berchtesgaden 2003. Die Pflanzenwelt des Nationalparks Berchtesgaden. Berchtesgadener Anzeiger, Berchtesgaden.
- Nierhaus-Wunderwald D., Forster B. 2004. Zur Biologie der Buchdruckerarten. *WSL - Merkblatt für die Praxis* (18).
- Odermatt O., Wasem U. 2007. Schutzwirkung von liegend gelassenem Sturmholz. *Wald und Holz* 88 (7): 32–34.
- Otto H.-J. 1994. Waldökologie. Ulmer, Stuttgart.
- 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.
- Papaik M.J., Canham C.D. 2006. Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. *J. Ecol.* 94: 1011–1026.
- Pechmann H. von 1932. Beiträge zur Geschichte der Forstwirtschaft im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstw. Cbl.* 54: 605-622, 645-661, 693-709, 721-734.
- Pellerin M., Saïd S., Richard E., Hamann J.-L., Dubois-Coli C., Hum P. 2010. Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *For. Ecol. Manage.* 260: 429–437.
- Peter M., Buée M., Egli S. 2013. Biodiversity of mycorrhizal fungi as a crucial player in forest ecosystem functioning. In: Daniel Kraus, Frank Krumm (Eds.): Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute, Jonsuu.

- Prietzl J., Ammer C. 2008. Montane Bergmischwälder der Bayerischen Kalkalpen: Reduktion der Schalenwildichte steigert nicht nur den Verjüngungserfolg, sondern auch die Bondefruchtbarkeit. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 179 (5/6): 104–112.
- Prietzl J., Christophel D. 2014. Organic carbon stocks in forest soils of the German Alps. *Geoderma* 221-222: 28–39.
- Priewasser K. 2013. Factors influencing tree regeneration after windthrow in Swiss forests. ETH Zürich. Dissertation.
- 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 (2): 231–240.
- Pröll G., Darabant A., Gratzler G., Katzensteiner K. 2015. Unfavourable microsites, competing vegetation and browsing restrict post-disturbance tree regeneration on extreme sites in the Northern Calcareous Alps. *Eur. J. For. Res.* 134: 293–308.
- Puettmann K.J., Ammer C. 2007. Trends in North American and European regeneration research under the ecosystem management paradigm. *Eur. J. For. Res.* 126 (1): 1–9.
- R Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Online: <http://www.R-project.org/>.
- Rammig A., Fahse L., Bugmann H., Bebi P. 2006. Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *For. Ecol. Manage.* 222 (1-3): 123–136.
- Remmert H. 1991. Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz - eine Übersicht. *Laufener Seminarbeiträge* 5: 5–15.
- Ricotta C. 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica* 53: 29–38.
- Rieger A., Schmidberger G., Stelz V., Müller J., Strätz C. 2010. Ökologische Analyse der Molluskenfauna im Nationalpark Bayerischer Wald. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 9: 65–78.
- Ritter E., Dalsgaard L., Einhorn K.S. 2005. Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.* 206 (1-3): 15–33.
- Roberts M.R. 2004. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Can. J. Bot.* 82 (9): 1273–1283.
- Saint-Germain M., Drapeau P., M. Buddle C. 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography* 30 (6): 737–748.
- Salamon J.-A., Scheu S., Schaefer M. 2008. The Collembola community of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Pedobiologia* 51 (5-6): 385–396.
- Sayer U., Reif A. 1998. Entwicklung der Vegetation im überregionalen Vergleich. In: Anton Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Landsberg: ecomed: 146–168.
- Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., Schuck A. 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Glob. Change Biol.* 9: 1620–1633.

- Seibold S., Brandl R., Buse J., Hothorn T., Schmidl J., Thorn S., Müller J. 2014. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv. Biol.* 29 (2): 382–390.
- Seidl R., Schelhaas M.-J., Lexer M.J. 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Glob. Change Biol.* 17 (9): 2842–2852.
- Seidl R., Schelhaas M.-J., Lindner M., Lexer M.J. 2009. Modeling bark beetle disturbances in a large scale forest scenario model to assess climate change impacts and evaluate adaptive management strategies. *Reg. Environ. Change* 9: 101–119.
- Seidl R., Schelhaas M.-J., Rammer W., Verkerk P.J. 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change* 4: 806–810.
- Sippola A.-L., Renvall P. 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: A 40-year perspective. *For. Ecol. Manage.* 115 (2-3): 183–201.
- Sousa W.P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353–391.
- Spandau L. 1988. Angewandte Ökosystemforschung im Nationalpark Berchtesgaden. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsbericht 20.
- Spelda J., Müller K., Funke W. 1998. Makrofauna - Saprophage der Streu und der Bodenoberfläche. In: Anton Fischer (Ed.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. Landsberg: ecomed: 249–258.
- Spielvogel S., Prietzel J., Kögel-Knabner I. 2007. Changes of lignin phenols and neutral sugars in different soil types of a high-elevation forest ecosystem 25 years after forest dieback. *Soil Biol. Biochem.* 39 (2): 655–668.
- Stein A., Gerstner K., Kreft H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* 17 (7): 866–880.
- Storaunet K.O., Rolstad J. 2002. Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Can. J. For. Res.* 32 (10): 1801–1812.
- Svoboda M., Janda P., Nagel T.A., Fraver S., Rejzek J., Bače R., Cherubini P. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *J. Veg. Sci.* 23 (1): 86–97.
- Svoboda M., Pouska V. 2008. Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *For. Ecol. Manage.* 255 (7): 2177–2188.
- Swanson M.E., Franklin J.F., Beschta R.L., Crisafulli C.M., DellaSalla D.A., Hutto R.L. et al. 2011. The forgotten stage of forest succession: early successional ecosystems on forest sites. *Front. Ecol. Environ.* 9: 117–125.
- Swanson M.E., Studevant N.M., Campbell J.L., Donato D.C. 2014. Biological associates of early-seral pre-forest in the Pacific Northwest. *For. Ecol. Manage.* 324: 160-171.
- Szewczyk J., Szwagrzyk J. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio* 122: 37–46.
- Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M.C., Schwager M., Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31: 79–92.

- Thorn S., Bässler C., Brandl R., Burton P.J., Cahall R., et al. (eingereicht). Impacts of salvage logging on biodiversity – a global meta-analysis. *Nature communications*.
- Thorn S., Bässler C., Bußler H., Lindenmayer D.B., Schmidt S., Seibold S. et al. 2016. Bark-scratching of storm-felled trees preserves biodiversity at lower economic costs compared to debarking. *For. Ecol. Manage* 364: 10–16.
- Turner M.G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91 (10): 2833–2849.
- Turner M.G., Collins S.L., Lugo A.L., Magnuson J.J., Rupp T.S., Swanson F. 2003. Disturbance Dynamics and Ecological Response: The Contribution of Long-Term Ecological Research. *BioScience* 53 (1): 46–56.
- Turner M.G., Donato D.C., Romme W.H. 2013. Consequences of spatial heterogeneity for ecosystem services in changing forest landscapes: priorities for future research. *Landscape Ecol.* 28 (6): 1081–1097.
- 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 and exotic earthworms. *Pedobiologia* 54 (5-6): 261–265.
- United Nations 1992. Convention on Biological Diversity. Rio de Janeiro (7/5/1992).
- Vierling K., Bässler C., Brandl R., Vierling L., Weiß I., Müller J. 2011. Spinning a laser web: predicting spider distributions using LiDAR. *Ecolog. App.* 21 (2): 577–588.
- Wagner S. 1998. Calibration of grey values of hemispherical photographs for image analysis. *Agric. For. Meteorol.* 90 (2): 103–117.
- Wagner S. 2001. Relative radiance measurements and zenith angle dependent segmentation in hemispherical photography. *Agric. For. Meteorol.* 107: 103–115.
- Wäldchen J., Schulze E.-D., Mund M., Winkler B. 2011. Der Einfluss politischer, rechtlicher und wirtschaftlicher Rahmenbedingungen des 19. Jahrhunderts auf die Bewirtschaftung der Wälder im Hainich-Dün-Gebiet (Nordthüringen). *Forstarchiv* 82 (2): 35–47.
- Walentowski H., Ewald J., Fischer A., Kölling C., Türk W. 2006. Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns Ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz. 2nd edition. Geobotanica Verlag, Freising.
- Westfall P., Young S. 1993. Resampling-based Multiple Testing. John Wiley & Sons, New York.
- White P.S., Pickett S. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: Pickett S., White P.S., (Eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Whittaker R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2/3): 213–251.
- Whittaker R., Willis K., Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28 (4): 453–470.
- Wild J., Kopecký M., Svoboda M., Zenáhlíková J., Edwards-Jonášová M., Herben T., Vandvik V. 2014. Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *J. Veg. Sci.*: 25 (6): 1327-1340.
- Winter M.-B., Becker B. 2015. Walddynamik im Nationalpark Berchtesgaden. *Schriften des Nationalparks Gesäuse* 12: 106-111.

Wohlgemuth T., Kramer K. 2015. Waldverjüngung und Totholz in Sturmflächen 10 Jahre nach Lothar und 20 Jahre nach Vivian. *Swiss Forestry Journal* 166 (3): 135–146.

Wohlgemuth T., Kull P., Wüthrich H. 2002. Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *For. Snow Landsc. Res.* 77 (1/2): 17–47.

Zenner E.K. 2000. Do residual trees increase structural complexity in Pacific Northwest coniferous forests? *Ecolog. App.* 10 (3): 800–810.

Zeppenfeld T., Svoboda M., DeRose R.J., Heurich M., Müller J., Čížková P. et al. 2015. Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *J. Appl. Ecol.* 52 (5): 1402-1411.

Zhongsheng H., Jinfu L., Caiting W., Shiqun Z., Wei H., Songjin S., Chengzhen W. 2012. Effects of forest gaps on some microclimate variables in *Castanopsis kawakamii* natural forest. *J. Mt. Sci.* 9 (5): 706–714.

Zielonka T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *J. Veg. Sci.* 17: 739–746.

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1.1 Kategorien der Diversität in Abhängigkeit des Erhebungsmaßstabs	12
Tabelle 1.2 Wesentliche Attribute der Probeflächen der Fichtenaltbestände	30
Tabelle 1.3 Wesentliche Attribute der Probeflächen der beginnenden Sukzession	31
Tabelle 1.4 Wesentliche Attribute der Probeflächen der fortschreitenden Sukzession	32
Tabelle 1.5 Wesentliche Attribute der Probeflächen auf Störungsflächen > 1 ha	33
Tabelle 2.1 Mittelwert der Strukturattribute der drei Sukzessionsstadien	47
Tabelle 2.2 Entfernung der nächsten Samenbäume der sieben Hauptbaumarten	48
Tabelle 2.3 Mittlere Jungwuchsdichten und Baumartenanteile des Aufwuchses	50
Tabelle 3.1 Untersuchte Artengruppen innerhalb der funktionellen Gruppen	80
Tabelle 3.2 Median der strukturellen Attribute der drei Entwicklungsstadien	82
Tabelle 3.3 Rang-Korrelationsmatrix der Struktur-, Pflanzen-, Tier-, und Pilzattribute	85
Tabelle 3.4 Affinität einzelner Arten zu den Entwicklungsstadien (Indikatorarten-Analyse)	88
Tabelle 4.1 Erfasste Umweltparameter und deren Korrelation mit der Artenzusammensetzung	115
Tabelle 4.2 Alpha- und Beta-Diversität der Strukturen, Pflanzen, Pilze und Käfer in den Sukzessionsstadien	116
Tabelle 4.S4. Mittelwerte und Beta-Diversität funktioneller Merkmale von Pflanzen, Pilzen und Käfern	135
Tabelle 4.S5. Artenliste der Gefäßpflanzen und deren Stetigkeit	137
Tabelle 4.S6. Artenliste der totholzbesiedelnden Pilze und deren Stetigkeit	141
Tabelle 4.S7. Artenliste der totholzbesiedelnden Käfer und deren Stetigkeit	144
Tabelle 4.S11. Beobachtete und geschätzte Artenzahlen von Pflanzen, Pilzen und Käfern	149
Tabelle 5.1 Samenbäumen der Fichte in verschiedenen Entfernungsklassen	155
Tabelle 5.2 Mittlere Jungwuchsdichten und Baumartenanteile an verschiedenen Lückenpositionen	157
Tabelle 5.3 Mittlere Jungwuchsdichten und Baumartenanteile auf Flächen ohne/mit Räumung & Pflanzung	161
Tabelle 6.1 Resümee der Studie und prognostizierte weitere mittelfristige Entwicklung	183

Abbildungsverzeichnis

Abb. 8.1 Modelkonzept des Störungseinflusses auf Waldökosysteme	9
Abb. 1.9 Einflussparameter natürlicher Störungen auf die Artenzusammensetzung von Wäldern	10
Abb. 1.10 Lage des Nationalparks Berchtesgaden	13
Abb. 1.11 Zonierung des Nationalparks Berchtesgaden	16
Abb. 1.12 Konzept der unechten Zeitreihe und des Untersuchungsdesigns	20
Abb. 1.13 Lage der Probeflächen im Nationalpark	21
Abb. 1.14 Probeflächendesign	22
Abb. 2.1 Karte des Nationalparks Berchtesgaden mit Verbreitung des Borkenkäferbefalls	40
Abb. 2.2 Unechte Zeitreihe der Waldentwicklung vor und nach Absterben des Fichtenbestandes	41
Abb. 2.3 Häufigkeitsverteilung der Flächenausdehnung des Borkenkäferbefalls	46
Abb. 2.4 Verfügbarkeit bestimmter Mikrostandorte und deren Nutzung als Keimstandort	49
Abb. 2.5 Jungwuchsdichten und mittlerer Anteil mit Terminaltriebverbiss	51
Abb. 2.6 NMDS Ordination des Jungwuchses und relevanter Umweltparameter	54
Abb. 2.7 Mittlere Verjüngungsraten	55
Abb. 3.1 Schlüsselstrukturen und Auswirkungen auf verschiedene funktionelle Gruppen	75
Abb. 3.2 Untersuchungsgebiet mit Waldfläche und Lage der Probeflächen	77
Abb. 3.3 Artenzahlen der funktionellen Artengruppen in den drei Entwicklungsstadien	83
Abb. 3.4 Arten-Akkumulationskurven von Tieren, Pilzen und Pflanzen	84
Abb. 4.1 Erwartete Veränderungen der Beta-Diversität von Strukturen, Pflanzen, Pilzen und Käfern	108
Abb. 4.2 Topographische Karte des Nationalparks Berchtesgaden mit der Lage der Probeflächen	110
Abb. 4.3 NMDS-Ordination der Pflanzen, Pilze und Käfer	119
Abb. 4.S8. Phylogenie der Artengemeinschaft der Gefäßpflanzen.	146
Abb. 4.S9. Phylogenie der Artengemeinschaft der totholzbesiedelnden Pilze	147
Abb. 4.S10. Phylogenie der Artengemeinschaft der totholzbesiedelnden Käfer	148
Abb. 5.1 Mittlere Humusmächtigkeiten an verschiedenen Lückenpositionen	153
Abb. 5.2 Digitalisierte Borkenkäfer-Befallsflächen > 1 ha über dem CIR-Luftbild von 2012	154
Abb. 5.3 Mittlere Anteile an direkter Strahlung an verschiedenen Lückenpositionen	155
Abb. 5.4 Jungwuchsdichten an verschiedenen Lückenpositionen	156
Abb. 5.5 Höhenzuwachs der Gemeinen Fichte im Jahr 2011 an verschiedenen Lückenpositionen	158
Abb. 5.6 Standort-/Bestandescharakteristika von Befallsflächen ohne und mit Räumung und Pflanzung	160
Abb. 5.7 Vergleich der Verjüngungsdichten zwischen Befallsflächen ohne und mit Räumung und Pflanzung	161
Abb. 5.8 Anteile der Hauptbaumarten auf den Probeflächen ohne und mit Räumung und Pflanzung	162
Abb. 5.9 Artenzahlen auf den Probeflächen ohne und mit Räumung und Pflanzung	163
Abb. 5.10 Venn-Diagramm der untersuchten funktionellen Gruppen	164

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wäre ohne die Unterstützung zahlreicher Personen nicht möglich gewesen.

Dr. Roland Baier hat das Projekt aufgrund aktuellen Anlasses im Nationalpark initiiert. Seine Begeisterung für die natürlichen Prozesse im Bergwald, sein unkomplizierter Pragmatismus bei Entscheidungen und seine wohlwollende Unterstützung haben diese Arbeit nicht nur ermöglicht, sondern die Zeit in der Nationalparkverwaltung in Berchtesgaden auch zu einer sehr wertvollen Zeit gemacht.

Prof. Dr. Christian Ammer übernahm erfreulicherweise die universitäre Betreuung des Projekts. Für seine immer zeitnahe, konstruktive und fachlich fundierte Unterstützung und sein großes Vertrauen in diese Arbeit, auch über die räumliche Distanz zwischen Göttingen und Berchtesgaden, bin ich ihm sehr dankbar.

Darüber hinaus danke ich Prof. Dr. Jörg Müller für wertvolle Unterstützung bei der Organisation und Auswertung des Biodiversitätsaspektes der Waldentwicklung, bei statistischen Fragen und als sehr forderndes, aber meist motivierendes Beispiel für effektives wissenschaftliches Arbeiten.

Auch von unbeteiligten Wissenschaftlern wurde ich fachlich unterstützt: Prof. Dr. Jörg Ewald und Prof. Dr. Manfred Schölch (Hochschule Weihenstephan-Triesdorf), Prof. Dr. Wolfgang Schmidt (Georg-August-Universität Göttingen), Prof. Dr. Hanno Schaefer (Technische Universität München), Dr. Markus Bernhardt-Römermann (Friedrich-Schiller Universität Jena), Dr. Hans-Gerd Michiels (Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg), Dr. Daniel Donato (Washington State Departments of Natural Resources) und Prof. Dr. Eric Zenner (Pennsylvania State University).

Ohne die tatkräftige Mithilfe vieler geländegängiger Studenten wären die umfangreichen Aufnahmen für dieses Projekt aber nicht zu bewältigen gewesen. Daher sei hier an dieser Stelle Roman Juríček, Lisa Schubert, Mona Reiss, Saskia Kolb (†), Tobias Wiepcke, Xaver Boigs, Stephan Steinbauer, Dani Findlay, Raluca Herascu und Karin Beer für ihre motivierte Mitarbeit und Ausdauer bei Regen, im Steilhang, und bei unzählbar scheinenden Naturverjüngungsbeständen oder Aaskäfermengen in Bodenfallen herzlich gedankt! Thomas Hackinger, Anton Specht, Xaver Boigs, Karin Beer, Tobias Wiepcke und Petra Demmel haben darüber hinaus ihre Bachelorarbeiten im Rahmen des Projekts geschrieben und durch ihre Auswertungen viele wertvolle Denkanstöße für diese Arbeit gegeben.

Fritz Eder hat wesentlich zur Vegetationskartierung im Gelände beigetragen. Dafür, und für seine Begeisterung für die belebten und unbelebten Elemente der Berchtesgadener Alpen danke ich ihm herzlich. Dr. Wolfgang Lippert von der Botanischen Staatssammlung München übernahm die

Bestimmung kritischer Herbarbelege. Darüber hinaus danke ich Hans Maltan, der alle Probeflächen professionell fotografisch erfasst hat und das Fotomonitoring und die Betreuung der Temperaturlogger auch in den kommenden Jahren weiterführen wird. Bernd Becker war mit seiner Erfahrung von der Waldinventur nicht nur eine unschätzbare Hilfe bei Organisations-, Material- und Logistikproblemen im Nationalpark, sondern hat auch als Büro- und Fachkollege vor Ort wertvolle Unterstützung bei Darstellungs- und Formulierungsfragen geleistet. Doris Huber hat hilfreiche Hinweise bei der Auswertung der Vegetationsdaten eingebracht. Anita Bacher und Brigitte Renoth bin ich für die herzliche Aufnahme in der Abteilung Parkmanagement der Nationalparkverwaltung sehr dankbar. Silke Hartman hat an der Georg-August-Universität Göttingen geduldig die bürokratische Organisation des Projekts begleitet.

Die zahlreichen faunistischen Proben der Barber- und Fensterfallen 2012 wurden von Theo Blick (Arachnida: Araneae), Martin Goßner (Heteroptera), Christoph Muster (Arachnida: Opiliones & Pseudoscorpiones), Jörg Salamon (Collembola), Christian Strätz (Mollusca), Alexander Szallies (Coleoptera) und Johannes Voith (Aculeata) auf Artniveau bestimmt. Die bislang noch nicht abschließend ausgewerteten Nachtfalterproben (Lepidoptera) aus Lichtfallenfängen wurden von Alfred Haslberger bestimmt. Peter Karasch und Andreas Gminder haben 2013 die Kartierung der Totholzpilze im Gelände übernommen.

Für Solidarität bei R-Problemen, Unterstützung bei der Auswertung und vielen wertvollen fachlichen Diskussionen danke ich Sebastian Seibold, Simon Thorn und Alois Simon.

Schließlich danke ich neben den Revierleitern Werner Vogel, Hans Neubauer und Matthias Hofbeck, den vielen weiteren, hier nicht namentlich erwähnten Kollegen der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, die das Projekt mit Fahrten über den Königssee und Obersee, mit Material, Orts- und EDV-Kenntnis unkompliziert und herzlich unterstützt haben.

Meine Familie, Freunde und Mitbewohner haben das Entstehen dieser Arbeit in den letzten Jahren interessiert begleitet und auch immer wieder durch kritische Gegenfragen unterstützt. Besonders Kommasetzung und deutsche und englische Grammatik wurden in den letzten Wochen durch meine Mutter Hildegund Winter und durch meinen Partner Steffen Endreß wesentlich verbessert. Für die Begleitung und Unterstützung bin ich ihnen allen, ebenso wie für gemeinsame Berg- und Skitouren auch oberhalb der Waldgrenze der Berchtesgadener Alpen, herzlich dankbar.

Das Forschungsprojekt *Natürliche Waldentwicklung nach Borkenkäferbefall im Nationalpark Berchtesgaden* (Laufzeit 01.01.2012 bis 28.02.2015), in dessen Rahmen diese Arbeit entstanden ist, wäre ohne die Finanzierung durch das Bayerische Staatsministerium für Umwelt und Verbraucherschutz (StMUV) nicht möglich gewesen.

Publikationsliste

Artikel in Zeitschriften mit Gutachtersystem

- Winter M.-B., Bässler C., Bernhardt-Römermann M., Krah F.-S., Schaefer H., Seibold S., Müller J. (eingereicht).** High spatial heterogeneity of early-seral forest ecosystems affects diversity of producers, consumers and decomposers differently. *J. Veg. Science*.
- Thorn S., Bässler C., Brandl R., Burton P.J., (...), Winter M.-B., Zmihorski M., Müller J. (eingereicht).** Impacts of salvage logging on biodiversity – a global meta-analysis. *Nat. Commun.*
- Winter M.-B., Baier R., Ammer C. 2015.** Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback. *Eur. J. For. Res.* 134: 949-968.
- Winter M.-B., Ammer C., Baier R., Donato D.C., Seibold S., Müller J. 2015.** Multi-taxon alpha diversity following severe bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *For. Ecol. Manage.* 338: 32–45.
- Winter M.-B., Wolff B., Gottschling H., Cherubini P. 2009.** The impact of climate on radial growth and nut production of Persian Walnut (*Juglans regia* L.) in Southern Kyrgyzstan. *Eur. J. For. Res.* 128 (6): 531-542.

Sonstige wissenschaftliche Artikel

- Winter M.-B., Becker B. 2015.** Walddynamik im Nationalpark Berchtesgaden. *Schriften des Nationalparks Gesäuse* 12: 106-111.
- Winter M.-B., Eder F. 2014.** Bemerkenswerter Wiederfund von *Botrychium virginianum* (L.) Sw. subsp. *europaeum* (Ångst.) Jáv. im Nationalpark Berchtesgaden. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 84: 135-137.
- Thorn S., Winter M.-B., Bussler H., Seibold S. 2014.** Forstdiensthütten sind wichtige Quartiere [für Fledermäuse] im Bergwald. *AFZ-Der Wald* 09/2014: 31-32.
- Winter M.-B., Schindler H. 2012.** Waldquellenmonitoring im Naturpark Pfälzerwald. *Wissenschaftliches Jahrbuch des grenzüberschreitenden Biosphärenreservates Pfälzerwald /Nordvogesen* 16: 182-212.
- Winter M.-B., Wolff B. 2008.** Zum Wachstum der Walnuss-Frucht-Wälder in Süd-Kirgistan unter Berücksichtigung verschiedener Standortfaktoren und Bewirtschaftungsformen. Beiträge zur Jahrestagung 2008, Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde.

Curriculum Vitae – Maria-Barbara Winter

Geboren am 18. April 1984 in Heilbronn am Neckar



Arbeitserfahrung

- seit 04/2015 **Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA), Freiburg**
Abteilung Waldnaturschutz, Arbeitsbereich Waldpflanzenökologie
 Wissenschaftliche Mitarbeiterin, Konzeption Artenschutz im Staatswald,
 Vegetationsmonitoring in Waldschutzgebieten.
- 01/2012 – 02/2015 **Georg-August-Universität Göttingen,**
Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen
 Wissenschaftliche Mitarbeiterin, Projektbearbeitung „Natürliche Waldentwicklung nach
 Borkenkäferbefall im Nationalpark Berchtesgaden“
- 12/2010 – 12/2011 **Landesforsten Rheinland-Pfalz, FAWF Trippstadt**
 Sachbearbeitung & Forschungscoordination am Rheinland-Pfalz Kompetenzzentrum für
 Klimawandelfolgen an der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft (FAWF)
- 11/2009 – 11/2010 **Landesforsten Rheinland-Pfalz, Forstamt Wasgau, Dahn**
 Vorbereitungsdienst für den gehobenen Forstdienst & Gebietsförsterin
- 02/2009 – 07/2009 **Universität für Bodenkultur Wien, Österreich**
 Institut für Waldbau: Assistenz bei Exkursionen & Übungen.
 Institut für Holzforschung: Jahrringanalyse für Provinienzversuche
- 08/2006 – 02/2007 **Fachhochschule Eberswalde, Fachbereich Forstwirtschaft**
 Assistenz bei Vorlesungen und Übungen im Fach Waldmesslehre und Forstinventur;
 Inventarisierung, Verwaltung und Wartung der Geräte
- 09/2003 – 08/2004 **Ökologische Schutzstation Steinhuder Meer, Wunstorf**
 Freiwilliges Ökologisches Jahr; Ornithologische und botanische Kartierungen,
 Renaturierung von Hochmoor und Feuchtgebietsflächen, Umweltbildung,
 Öffentlichkeitsarbeit

Ausbildung

- seit 04/2012 **Promotion „Forstwissenschaften und Waldökologie“**
 Georg-August-Universität Göttingen
- 08/2007 – 07/2009 **Master of Science „European Forestry“**
 Double degree Erasmus Mundus Studium an der Universität Joensuu (FIN) und der
 Universität für Bodenkultur Wien (A)
- 09/2004 – 08/2007 **Bachelor of Science „International Forest Ecosystem Management“**
 Fachhochschule Eberswalde, Fachbereich Forstwirtschaft
- 09/2000 – 07/2003 **Allgemeiner Hochschulabschluss**
 Agrarwissenschaftliches Gymnasium, Öhringen