

# Wie kann Naturnähe von Wäldern bewertet werden?

## How can forest naturalness be quantified?

Heike Schneider, Peter Meyer, Maria Aljes, Heike Culmsee,  
Marco Diers, Agnes Förster und Christoph Leuschner

### Zusammenfassung

Die Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt sieht in Deutschland eine natürliche Entwicklung auf 5 % der Waldfläche vor. Um die Naturnähe von Wäldern besser definieren und bewerten zu können, wurden verschiedene Parameter aus den Bereichen Waldstruktur, Artenvielfalt und Waldfunktionen in 16 Waldgebieten unterschiedlichen Alters und unterschiedlicher Baumartenzusammensetzung im Norddeutschen Tiefland untersucht. Als Referenz für die Naturnähe der Waldstruktur reifer Waldentwicklungsstadien dienten Daten aus ostslowakischen Buchen-Urwäldern. Anhand dieser Daten wurde ein Old-Growth-Indikator (OGI) als ein Maß für die Ähnlichkeit der Waldstruktur mit reifen Waldentwicklungsphasen entwickelt. Die Urwälder zeigten eine deutlich größere Spanne der Waldstrukturdaten als die untersuchten heimischen Waldbestände. Einige alte Laubwälder wiesen jedoch ähnliche Werte auf. Die Untersuchungen zeigten außerdem, dass alte Laubwälder im Mittel etwa doppelt so viel Kohlenstoff in der oberirdischen Biomasse speicherten wie junge Kiefernforste. Letztere wiesen jedoch deutlich höhere Kohlenstoffvorräte im Mineralboden auf. Weiterhin nahm die Gesamtartenzahl der Krautschicht in alten Laubwäldern im Vergleich zu Kiefern(misch)wäldern ab. Die Zahl der auf geschlossene Wälder spezialisierten Arten sowie der an Totholz gebundenen Käfer- und Pilzarten stieg dagegen mit zunehmender Ähnlichkeit der Waldstruktur mit reifen Waldentwicklungsphasen an. Geeignete Referenzdaten sind essenziell für die Beurteilung der natürlichen Waldentwicklung ohne direkten menschlichen Einfluss. Für die erfassten Biodiversitätskenngrößen fehlten diese jedoch. Dennoch können Daten zur Biodiversität unterstützend zum OGI in die Naturnähebewertung von Wäldern eingehen.

Natürliche Waldentwicklung – Naturnähe – Waldstruktur – Biodiversität – Kohlenstoffspeicherung

### Abstract

The German National Strategy on Biological Diversity aims for natural development on 5 % of the forest area. To better define and assess the level of forest naturalness, various parameters of forest structure, species diversity and forest functions were investigated in 16 forest areas differing in age and tree species composition in the North German Plain. Data collected in Slovakian primeval beech forests served as a reference for naturalness of forest structure of old-growth forests. Using this data, an old-growth indicator (OGI) was developed as a measure of similarity to old-growth forest structures. In general, these primeval forests were characterised by a significantly wider range of values of forest-structure variables than the forest stands studied in northern German lowlands. However, certain deciduous forests with management history also met some of the old-growth criteria which characterise primeval forests. The study further found that old deciduous forests store on average about double the amount of carbon in the aboveground biomass than the younger pine forests. Then again, carbon pools in the mineral soil were considerably higher under pine forests. The total number of plant species decreased in old deciduous forests compared to (mixed) pine forests. In contrast, the number of plant species dependent on closed forest canopies as well as the number of saproxylic species of beetles and fungi increased with similarity to old-growth forest structures. Suitable references are essential when assessing natural forest development without direct human impact. So far, such comparable references for biodiversity variables are absent. However, biodiversity information can indeed be used in addition to the OGI indicator developed here when quantifying the naturalness of forests.

Natural forest development – Naturalness – Forest structure – Biodiversity – Carbon sequestration

Manuskripteinreichung: 15.11.2021, Annahme: 9.11.2022

DOI: 10.19217/NuL2023-02-01

## 1 Einleitung

Vor dem Hintergrund klimatischer Veränderungen steht auch im Wald die Steigerung von Anpassungsfähigkeit und Resilienz an oberster Stelle. Die Förderung von Vielfalt, Heterogenität und grundlegenden Waldfunktionen spielt dabei eine große Rolle. Neben Wiederbewaldung, Waldumbau und naturnaher Waldbewirtschaftung gilt die Erhöhung des Anteils an Wäldern mit natürlicher Entwicklung als ein möglicher Lösungsweg (Höltermann et al. 2019). Die Bundesregierung verfolgte mit der Nationalen Strategie zur biologischen Vielfalt u. a. das Ziel einer natürlichen Entwicklung auf 5 % oder circa 5.500 km<sup>2</sup> der Waldfläche Deutschlands bis zum Jahr 2020 (BMU 2007). Im Kontext einer naturnahen Waldbewirtschaftung bzw. einer natürlichen Waldentwicklung stellt sich die grundlegende Frage, was eigentlich unter den Begriffen „natürlich“ und „naturnah“ genau zu verstehen

ist und wie dies bewertet werden kann. Kowarik (1999) unterscheidet zwischen „Naturnähe“ als Maß für die Ursprünglichkeit von Standorten oder Vegetationsausschnitten aus einer historischen Perspektive und „Hemerobie“ als Maß für den menschlichen Kultureinfluss auf Grundlage der heutigen standörtlichen Verhältnisse. Überlässt man Wälder der natürlichen Entwicklung, so wird angenommen, dass durch nachlassende menschliche Einflussnahme der Grad der Hemerobie sinkt und in vielen Fällen die Naturnähe im Gegenzug ansteigt. Bislang fehlen Informationen darüber, wie genau und wie schnell diese Entwicklung abläuft. Bestehende Bewertungsmethoden verzichten auf eine Validierung der Naturnähebewertung anhand von Referenzwerten aus Urwäldern, die hier als natürlich entstandene Wälder mit einheimischen Baumarten und ohne Anzeichen für menschliche Aktivitäten oder gestörte ökologische Prozesse verstanden werden (Wirth et al. 2009; Winter et al. 2010; Schall, Ammer 2013; Kahl, Bauhus 2014; FAO 2020).

Aufgrund der langen, intensiven Nutzungsgeschichte unserer Landschaft fehlen Urwälder hierzulande vollständig und trotz der Zunahme von Wäldern mit natürlicher Entwicklung (Engel 2019) machen längerfristig ungenutzte Wälder nur einen Bruchteil der Waldfläche Deutschlands aus (Sabatini et al. 2018). Die Erhebung vergleichbarer Referenzdaten für die Naturnähebewertung heimischer Wälder ist daher sehr schwierig. Eine Möglichkeit, die Kennzeichen naturnaher Wälder zu quantifizieren, besteht darin, die verbliebenen Urwaldrelikte in Naturräumen des östlichen Mitteleuropas, die den naturräumlichen Verhältnissen in Deutschland ähneln, zu nutzen. Allerdings bilden diese Restbestände nur einen Ausschnitt der gesamten natürlichen Waldentwicklung ab. Hier werden v.a. reife Waldentwicklungsstadien naturnaher Wälder betrachtet, während frühe Sukzessions- und Entwicklungsstadien, die sich nach größeren Störungen einstellen, weitgehend fehlen (Swanson et al. 2011). Durch Untersuchungen in Urwaldrelikten ist das sog. „Old-Growth-Stadium“ von Wäldern in der Literatur verhältnismäßig klar definiert (Bauhus et al. 2009; Wirth et al. 2009). Die Bedeutung und die Auswirkungen großflächiger Störungen können allerdings nur erahnt werden.

Für das Projekt „Wildnis Naturerbe“ (WiNat) untersuchten wir bewirtschaftete sowie aus der Nutzung entlassene Waldbestände im Norddeutschen Tiefland mit dem Ziel, geeignete Kenngrößen zur Naturnähebewertung zu identifizieren und den Grad der Naturnähe zwischen den Wäldern zu vergleichen. Dazu wurden verschiedene Kenngrößen aus den Bereichen Waldstruktur, Waldfunktionen und Biodiversität erhoben und der Einfluss der Nutzungsaufgabe untersucht. Als Referenz maximaler Naturnähe konnten wir für die Waldstrukturdaten auf vergleichbare Untersuchungen

aus ostslowakischen Buchen-Urwäldern zurückgreifen (Feldmann 2018; Glatthorn 2018). Im Folgenden werden die verwendeten Erfassungsmethoden sowie die Ergebnisse erläutert und diskutiert. Insbesondere wird der anhand unserer Daten und der Urwald-Referenzdaten entwickelte Waldstruktur-Indikator (Old-Growth-Indikator – OGI) dargestellt, der – unterstützt durch weitere Daten zur Artenvielfalt und Kohlenstoffspeicherung – eine Naturnähebewertung der Waldbestände ermöglicht.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiete



Die 16 Untersuchungsgebiete verteilen sich über das gesamte Norddeutsche Tiefland und repräsentieren die auf den Standorten großflächig verbreiteten potenziellen natürlichen Waldgesellschaften (Abb. 1, Tab. A im Online-Zusatzmaterial unter [https://online.natur-und-landschaft.de/zusatz/2\\_2023\\_A\\_Schneider](https://online.natur-und-landschaft.de/zusatz/2_2023_A_Schneider)). Dabei handelt es sich vorwiegend um basenarme bis basenreichere Buchenwälder sowie im Fall der drei Untersuchungsgebiete Weißhaus, Prösa und Zschornoer Wald im Ostdeutschen Tiefland um Eichen-Kiefernmischwälder auf Sandböden. Die Untersuchungsgebiete sind entweder aus der Nutzung entlassene Naturwaldreservate bzw. bewirtschaftete Bestände der Landesforsten Niedersachsen und Sachsen-Anhalt oder Teil des Nationalen Naturerbes im Eigentum der Naturerbe GmbH, Tochter der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU).

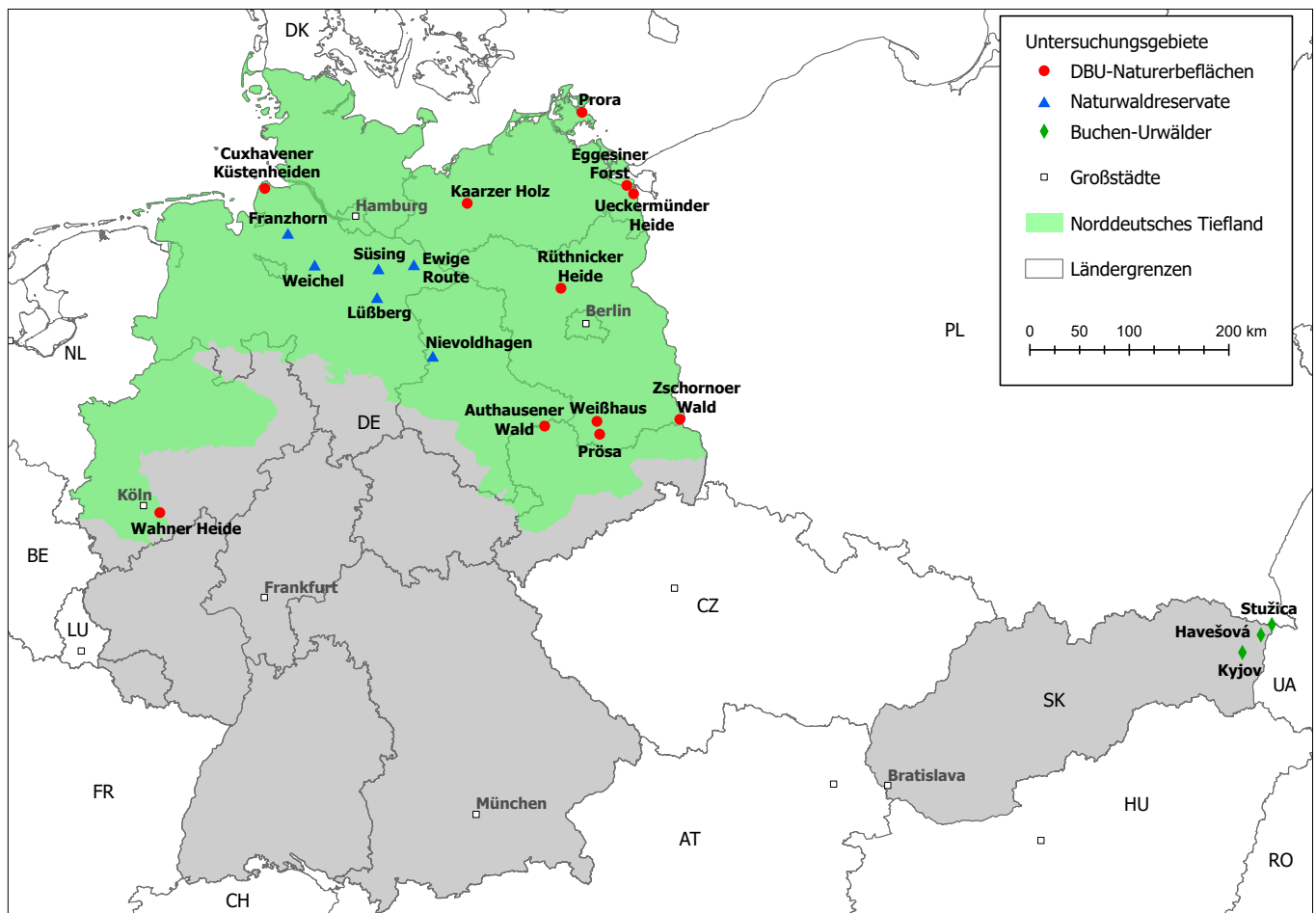


Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete im Norddeutschen Tiefland und Lage der als Referenz für die Waldstrukturdaten dienenden slowakischen Buchen-Urwälder. Weitere Informationen zu den Waldbeständen in Tab. A im Online-Zusatzmaterial.

Fig. 1: Location of studied forest areas in the North German Plain and location of the Slovakian primeval beech forests as reference for forest-structure data. For further information on the forest stands, see Table A in the online supplementary material.

**Tab. 1: Beschreibung der Kategorien der Untersuchungsbestände in Anlehnung an die Waldkategorien der DBU Naturerbe GmbH (DBU 2014) und Beschreibung der Kategorie der Referenzbestände (slowakische Buchen-Urwälder).**

Table 1: Description of the categories of the studied forest stands according to forest categories of DBU Natural Heritage (DBU 2014) and description of the category of reference stands (Slovakian primeval beech forests).

Waldkategorie		Bestandsbeschreibung	Bewirtschaftung
<b>N</b>	Natürliche Entwicklung	Wälder älter als 100 Jahre, Baumartenzusammensetzung ähnelt der potenziellen natürlichen Vegetation	Wälder befinden sich in natürlicher Entwicklung ohne weitere Eingriffe
<b>ÜK</b>	Überführung kurzfristig	Mischbestände aus Kiefern älter als 80 Jahre und standortheimischen Laubbaumarten im Hauptbestand	Begrenzte Eingriffe zur Entwicklungssteuerung in ≤20 Jahren, nicht standortheimische Baumarten werden sukzessive entnommen
<b>ÜL</b>	Überführung langfristig	Kiefernbestände jünger als 80 Jahre, standortheimische Laubbaumarten kommen nur im Unterstand vor	Langfristige Entwicklungssteuerung in >20 Jahren, nicht standortheimische Baumarten werden sukzessive entnommen
<b>OG</b>	Old-Growth-Referenz (slowakische Buchen-Urwälder)	Buchen-Urwälder, ca. 400 Jahre	Keine bekannte forstliche Bewirtschaftung

In jedem Untersuchungsgebiet haben wir drei Waldbestände in Anlehnung an die Waldkategorien der DBU Naturerbe GmbH ausgewählt (DBU Naturerbe GmbH 2014; Tab. 1). Wälder mit natürlicher Entwicklung (**Kategorie N**) sind charakterisiert durch über 100-jährige Buchen- bzw. Eichenbestände, in denen die Bewirtschaftung vor bis zu 40 Jahren eingestellt wurde und die sich seitdem in natürlicher Entwicklung befinden. In der näheren Umgebung dieser Bestände wurden jeweils folgende Wälder mit ähnlichen Standortbedingungen ausgewählt: ein Kiefern-Laubmischwald (>80 Jahre) als Beispiel für einen Wald, der kurzfristig in eine natürliche Entwicklung überführt wird (**Kategorie ÜK**), und ein bewirtschafteter Kiefernwald (<80 Jahre) als Beispiel für einen Wald, der langfristig in eine natürliche Entwicklung überführt wird (**Kategorie ÜL**). Für die Datenerhebungen wurden in jedem Waldbestand zehn zufällig verteilte Probekreise mit einem Mindestabstand von 66 m zueinander und mit einer Fläche von jeweils 1.000 m<sup>2</sup> eingerichtet.

Als Referenzbestände maximaler Naturnähe dienen die drei ungefähr 400 Jahre alten ostslowakische Buchen-Urwälder Kyjov, Havešová, Stužica (**Kategorie OG = Old-Growth-Referenz**; Tab. 1), aus denen uns Waldstrukturdaten zur Verfügung gestellt wurden, die mit derselben Methodik erfasst wurden (Feldmann 2018; Glathorn 2018; Abb. 1). In jedem der drei Referenzbestände wurden zwölf Probekreise erfasst. Trotz gewisser Unterschiede in den edaphischen (den Boden betreffenden) und klimatischen Bedingungen zwischen den Untersuchungs- und Referenzbeständen ist davon auszugehen, dass die Wuchsbedingungen und die Strukturdynamik innerhalb des natürlichen Verbreitungsgebiets der mitteleuropäischen Rotbuchenwälder hinreichend ähnlich sind (Markgraf 1931; Peters 1992).

## 2.2 Erfassungs- und Auswertungsmethoden

In allen Waldbeständen im Norddeutschen Tiefland untersuchten wir verschiedene Parameter aus den Bereichen Waldstruktur, Waldfunktion und Biodiversität. Die Waldstruktur erfassten wir nach der Methodik von Meyer et al. (2013). Dabei wurden der lebende Derbholzbestand  $\geq 7$  cm Brusthöhendurchmesser (BHD = Durchmesser eines Baumes in 1,3 m Höhe), Totholz (stehendes Totholz  $\geq 7$  cm BHD, liegendes Totholz  $\geq 20$  cm Durchmesser am stärkeren Ende), die Baumartenverjüngung und Mikrohabitate innerhalb der Probekreise erfasst.

Als funktionale Kenngrößen untersuchten wir die Kohlenstoffspeicherung und -sequestrierung (Kohlenstoffbindung). Die Kohlenstoffvorräte in der oberirdischen Biomasse berechneten wir anhand der auf allen Probekreisen erfassten Waldstrukturdaten. Die oberirdische Nettoprimärproduktion als Summe der Holz- und Streuproduktion erfassten wir auf sechs zufällig ausgewählten Probekreisen in den N- und ÜL-Beständen unter Verwendung von Zuwachsmaßbändern und Streufängern in drei aufeinanderfolgenden Jahren (Methodenbeschreibung in Förster et al. 2021a). Die Feinwurzelbiomasse und Feinwurzelnekromasse (organische

Auflage und Mineralboden 0–20 cm) und das Feinwurzelwachstum (0–20 cm Boden inklusive organischer Auflage) wurden auf denselben sechs Probekreisen bestimmt (Förster et al. 2021b). Zur Messung des Feinwurzelwachstums nutzten wir die Ingrowth-Core-Methode (Persson 1980; Majdi 1996). Zur Umrechnung von Biomasse in Kohlenstoff wurde ein Kohlenstoffgehalt von 50 % angenommen. Zusätzlich entnahmen wir Bodenproben bis zu einer Tiefe von 60 cm in jedem Probekreis zur Ermittlung der Bodenkohlenstoffvorräte (Diers et al. 2021). Sämtliche erhobenen Kenngrößen aus den bewirtschafteten und den aus der Nutzung entlassenen Wäldern wurden miteinander verglichen und Einflussfaktoren untersucht.

Als Biodiversitätskenngrößen wurden die Bodenvegetation, epiphytische Moose und Flechten, xylobionte Käfer (Holzkäfer) sowie Pilze erfasst. Die Bodenvegetation (Krautschicht, bodenbewohnende Moose und Flechten, Verjüngung der Gehölze <7 cm BHD) untersuchten wir in jedem Probekreis auf einer Unterfläche von 100 m<sup>2</sup>. In der Hauptvegetationsperiode von Mai bis Juli wurden für jede auftretende Art prozentuale Deckungsgrade und die Höhe getrennt nach Schichten angegeben. Die Diversität epiphytischer Flechten und Moose erfassten wir innerhalb der Probekreise auf allen Bäumen innerhalb einer Fläche von 500 m<sup>2</sup> stehende Bäume bis zu einer Höhe von 2 m, liegendes Totholz auf der ganzen Oberfläche). Für die Inventur xylobionter Käfer (inklusive fakultativ xylobionter Käfer, Altholzkäfer) installierten wir eine Flugfensterfalle pro Waldbestand, die monatlich von Mai bis September/Oktober geleert wurde. Die Pilzinventuren führten wir auf vier zufällig ausgewählten Probekreisen pro Waldbestand durch. Mittels einer zeitstandardisierten Begehung wurde jeder Probekreis jeweils 45 min pro Person und Erfassungsdurchgang begangen und nach den relevanten Pilzvorkommen hin visuell untersucht. Zusätzlich wurde der Gesamtbestand auf der Suche nach naturschutzfachlich relevanten bzw. gebietstypischen Arten abgegangen. In drei Erfassungsdurchgängen pro Jahr kartierten wir den Frühjahrs-, Haupt- und Spätherbstaspekt folgender Artengruppen: Ektomykorrhiza-Pilze, Holz- und Streuzersetzer (Basidiomycota: Agaricales, Boletales, Cantharellales, Russulales, Thelephorales und polyporoide sowie corticioide Pilze; alle Ascomyzeten mit großen Fruchtkörpern).

Aus den von uns erhobenen Waldstrukturdaten und Urwald-Referenzdaten konnte der OGI als Instrument für die Naturnähebewertung der Waldstruktur entwickelt werden. Der OGI bezieht sich ausschließlich auf die Waldstruktur reifer Waldentwicklungsstadien. Für eine umfassende Naturnähebewertung, die auch größere Störungs- und Sukzessionsflächen berücksichtigt (Swanson et al. 2011), fehlen belastbare Daten über deren natürliche Häufigkeit und Flächenausdehnung in mitteleuropäischen Wäldern. Für den OGI identifizierten wir 27 urwaldtypische Kenngrößen aus 10 thematischen Gruppen (Totholz, Dichte Derbholz, Dichte Verjüngung, Waldentwicklungsphase, Durchmesser, Habitate, Zersetzungsgrad, Autochthonie, Baumarten, sukzessionaler Status) aus den vorliegenden Waldstrukturdaten der Buchen-Urwälder und verglichen diese mit unseren Untersuchungsbeständen. Eine detaillierte

## Kasten 1: Herleitung des Old-Growth-Indikators (OGI) zur Naturnähebewertung der Waldstruktur.

Box 1: Generating the old-growth indicator (OGI) for the assessment of naturalness of forest structure.

Mit dem OGI sollte eine Methode entwickelt werden, um die Ähnlichkeit genutzter bzw. aus der Nutzung genomener Wälder mit Old-Growth-Stadien von Buchen-Urwäldern anhand ausgewählter, charakteristischer Strukturmerkmale zu bewerten. Als Referenz nutzen wir 3 ostslowakische Buchen-Urwälder, in denen im Rahmen von Doktorarbeiten auf jeweils 12 Plots Waldstrukturaufnahmen nach Meyer et al. (2013) durchgeführt wurden. Für die Entwicklung des OGI berechneten wir aus diesen Daten zunächst für jeden Plot 134 Strukturvariablen (z. B. prozentualer Anteil von Bäumen einer bestimmten Durchmesserklasse, Totholzvolumen des liegenden und stehenden Totholzes verschiedener Durchmesserklassen, Anzahl verschiedener Baumarten im Derbholz). Dieses Set an Variablen wurde in einem nächsten Schritt von den Autorinnen und Autoren gutachterlich geprüft und auf eine Auswahl von 41 Variablen reduziert, die für die Beschreibung der Waldstruktur relevant und möglichst einfach zu erheben und zu interpretieren sind. Anschließend prüften wir mit einem nicht-parametrischen Kruskal-Wallis-Rangsummentest ( $p \leq 0,05$ ), für welche der 41 ausgewählten Variablen keine signifikanten Unterschiede zwischen den 3 Buchen-Urwäldern vorlagen. Diese wurden als „urwaldtypisch“ betrachtet und in 10 thematische Gruppen eingeordnet, die nach unserer Auffassung essenziell für die Beschreibung der Waldstruktur reifer Buchenwälder sind (Tab. B im [Online-Zusatzmaterial](#)).

Um miteinander korrelierende Variablen auszuschließen, führten wir anschließend eine Überprüfung der Multikollinearität innerhalb der thematischen Gruppen durch (prog-reg-Protokoll in SAS 9.4<sup>®</sup>, option vif collin). Dabei wurde ein variance inflation factor von  $> 10$  und/oder tolerance-Wert von  $< 0,2$  als Schwellenwert verwendet, um die Variablenselektion vergleichbar zu halten. Für Variablen, bei denen eine Multikollinearität nachgewiesen werden konnte, wurde jeweils die Variable behalten, die in Strukturbeschreibungen in der Literatur weiter verbreitet und/oder leichter zu berechnen ist. Daraus ergab sich ein Set aus 27 Variablen für die Berechnung des OGI. Im Folgenden wird die Zuordnung der Variablen zu den jeweiligen Gruppen sowie deren Berechnung beschrieben:

- **Sukzessionaler Status:** Old-Growth-Stadien sind insbesondere durch die Dominanz spätsukzessionaler Baumarten gekennzeichnet (Korpeľ 1995). Der momentane sukzessionale Status des Derbholzbestands (Brusthöhendurchmesser – BHD  $\geq 7$  cm) sowie der Verjüngung wurde ermittelt, indem der Anteil der Stammzahl von Pionierbaumarten (z. B. Birke – *Betula*, Pappel – *Populus*, Kiefer – *Pinus*) mit dem Faktor 1, der Anteil der Stammzahl von Intermediärbaumarten (z. B. Eiche – *Quercus*, Ahorn – *Acer*, Esche – *Fraxinus*) mit dem Faktor 2 und der Anteil der Anzahl schattentoleranter Klimaxbaumarten (Buche – *Fagus*) mit dem Faktor 3 multipliziert wurde. Die Summe der Werte ergibt den **sukzessionalen Status**.
- **Waldentwicklungsphase:** Für die Berechnung der **Waldentwicklungsphase eines Plots** wurden zunächst alle Bäume des Derbholzbestands anhand ihres BHD in sog. „natürliche Altersklassen“ eingeteilt (NFP 2001) mit der Abstufung 1 ( $< 20$  cm), 2 (20 – 35 cm), 3 ( $> 35$  – 50 cm), 4 ( $> 50$  – 80 cm) und 5 ( $> 80$  cm). Auch hier wurde aus den Anteilen der Stammzahlen pro Klasse die Summe gebildet, um die Variable zu erhalten. Die zweite Variable

dieser thematischen Gruppe ist die **Anzahl der vorhandenen Altersklassenstufen**.

- **Baumartendiversität:** Alte Buchenwaldstadien weisen eine sehr geringe Baumartendiversität auf (Leuschner 2015). Diesem Merkmal wurde mit der Variablen „**Baumartenanzahl**“ Rechnung getragen.
- **Autochthone Baumarten:** Die Baumartenzusammensetzung in Old-Growth-Beständen besteht ausschließlich aus autochthonen Gehölzen. Daher wurde der **Anteil nicht-autochthoner Baumarten** sowohl im Derbholzbestand als auch in der Verjüngung als Indikator für anthropogene Einflüsse auf die Bestände gewertet.
- **Differenzierung der Baumdimensionen:** Als Annäherung an die für Urwälder als typisch beschriebene umgekehrte Sigmoidkurve der Durchmesserverteilung (Goff, West 1975; Westphal et al. 2006; Feldmann et al. 2018) verwendeten wir den **minimalen und maximalen BHD**, die **BHD-Spanne** und die **Anzahl von Bäumen mit einem Durchmesser von mehr als 80 cm** („Urwaldriesen“).
- **Dichte:** Hier wurden sowohl **Anzahl der Stämme** als auch **Volumen des lebenden Derbholzbestands pro ha** ausgewählt.
- **Verjüngungsdichte:** Zur Beschreibung der Verjüngung in Old-Growth-Beständen wurden die Merkmale **Gesamtdichte der Verjüngung (Stückzahl pro ha)** sowie die **Dichte innerhalb der Höhenklasse 0,5 – 1,5 m und  $\geq 1,5$  m** ausgewählt.
- **Totholz:** Durch die natürliche Alterung von Old-Growth-Beständen kommt es zu einer starken Akkumulation von Totholz (Bauhus et al. 2009). Diese Gruppe wird von 6 Variablen gebildet: **Gesamttotholzvolumen** sowie das einzeln berechnete **Volumen stehenden und liegenden Totholzes in 3 bzw. 2 Durchmesserklassen**. Die Old-Growth-Bestände stechen insbesondere in Bezug auf starkes stehendes Totholz hervor, wohingegen Totholz in den geringeren Durchmesserklassen aufgrund einer geringen Selbstdurchforstungsrate weniger vertreten ist.
- **Zersetzungsgrad:** Totholz durchläuft während der Zersetzung verschiedene Stadien, die in die Zersetzungsgrade 1 (frisch abgestorben) bis 5 (stark zersetzt, vermodert) (Meyer et al. 2013) eingeordnet werden. Die relative Häufigkeit der Anzahl der Objekte im jeweiligen Stadium wurde mit dem Zersetzungsgrad multipliziert und die Summe ergibt den **mittleren Zersetzungsgrad**. Typischerweise sind Old-Growth-Bestände durch einen hohen Wert gekennzeichnet, da zum Erreichen eines hohen Zersetzungsgrads wesentlich mehr Zeit benötigt wird als für niedrige Zersetzungsgrade (Müller-Using, Bartsch 2009).
- **Mikrohabitate:** Es wurden drei Typen von Mikrohabitaten gewählt, die wichtige Merkmale für Old-Growth-Bestände darstellen: Die **Anzahl von Höhlenbäumen** und **Bäumen mit Pilzkonsolen** ist in Old-Growth-Beständen hoch, während die **Anzahl von Wurzel-tellern** durch eine starke Schwankungsbreite gekennzeichnet ist.

Für das Bootstrapping nach der Variablenselektion siehe Abschnitt 1 im [Online-Zusatzmaterial](#).

Insgesamt identifizierten wir 11 verschiedene Möglichkeiten der Übereinstimmung zwischen kontinuierlichen oder Punktwerten, bei teilweiser oder vollständiger Übereinstimmung der Schwankungsbereiche (Abb. A im [Online-Zusatzmaterial](#)). Die Erklärung zu den einzelnen Fallberechnungen findet sich in Tab. C im [Online-Zusatzmaterial](#).

Methodenbeschreibung zur Entwicklung des OGI findet sich in [Kasten 1](#) und in Meyer et al. (2021). Anhand einer Hauptkomponentenanalyse (PCA) der 27 OGI-Kenngrößen wurden Unterschiede in den Wertespannen zwischen Untersuchungs- und Referenzbeständen deutlich gemacht.

Die statistische Datenanalyse führten wir mit den Programmen R (Version 3.5.1, R Core Team, 2018) und SAS 9.4<sup>®</sup> durch. Weitere Einzelheiten können außerdem der „Methodenbeschreibung Naturnähe Monitoring“ sowie dem Abschlussbericht des Projekts „WiNat – Wildnis Naturerbe“ entnommen werden (Culmsee et al. 2021).

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Waldstruktur

Baumartenzusammensetzung, Bestandsalter und nutzungsfreie Zeit in den drei Waldkategorien N, ÜK und ÜL wirkten sich deutlich auf die Bestandsstruktur aus. Die Werte für Derbholz- und Totholzvolumen, Durchmesserspanne und Vorkommen von Mikrohabitaten (Höhlenbäume) unterschieden sich signifikant zwischen den untersuchten Waldkategorien (Tab. 2). Auch wenn Laubwälder der Kategorie N deutlich höhere Werte aufwiesen als die



**Tab. 2: Mittelwerte verschiedener Waldstrukturparameter und Gesamtartenzahlen der Pilz-, Käfer- und Pflanzendiversität in allen Untersuchungsbeständen der drei Waldkategorien N, ÜK und ÜL sowie in den Buchen-Urwäldern (Kategorie OG). Für weitere Informationen zu den Waldkategorien siehe Tab. 1, S. 51. Unterschiedliche Buchstaben a, b, c, d zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Waldkategorien (Wilcoxon-Rangsummentest mit  $p \leq 0,05$ ; Daten der Buchen-Urwälder aus Feldmann 2018 und Glatthorn 2018).**

Table 2: Mean values of forest-structure parameters and absolute species numbers of fungal, beetle and plant diversity in all studied stands of the three forest categories N, ÜK and ÜL as well as in the Slovakian primeval beech forests (category OG). For more information on the forest categories, see Table 1, p. 51. Different letters a, b, c, d indicate significant differences between the mean values of forest categories (Wilcoxon rank sum test with  $p \leq 0.05$ ; data on primeval beech forests from Feldmann 2018 and Glatthorn 2018).

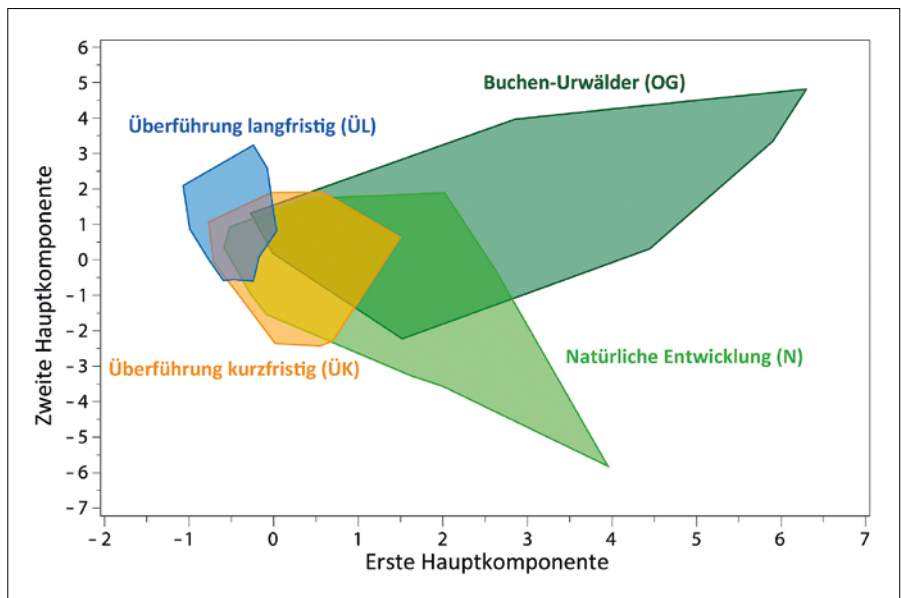
Gruppe	ÜL	ÜK	N	OG
Mittleres Derbholzvolumen gesamt [m <sup>3</sup> je ha]	289 <sup>a</sup>	312 <sup>a</sup>	455 <sup>b</sup>	591 <sup>c</sup>
Mittlere Durchmesserspanne Derbholz [cm]	33 <sup>a</sup>	44 <sup>b</sup>	56 <sup>c</sup>	74 <sup>d</sup>
Mittleres Totholzvolumen gesamt [m <sup>3</sup> je ha]	6 <sup>a</sup>	12 <sup>b</sup>	16 <sup>b</sup>	153 <sup>c</sup>
Mittlere Anzahl Totholzstämme [je ha]	48 <sup>a</sup>	61 <sup>a</sup>	38 <sup>b</sup>	111 <sup>c</sup>
Mittlere Anzahl Höhlenbäume [je ha]	2 <sup>a</sup>	5 <sup>b</sup>	8 <sup>c</sup>	24 <sup>d</sup>
Mittlere Anzahl Verjüngungspflanzen [je ha]	7.160 <sup>a</sup>	17.127 <sup>a</sup>	11.381 <sup>a</sup>	33.252 <sup>b</sup>
Gesamtartenzahl Pilze	846	950	1.033	K. A.
Gesamtartenzahl Holzpilze (Xylobionte)	469	516	538	K. A.
Gesamtartenzahl Naturnähezeiger Pilze (Blaschke et al. 2009)	16	15	25	K. A.
Gesamtartenzahl Käfer	476	510	547	K. A.
Gesamtartenzahl Holzkäfer (Xylobionte)	200	330	349	K. A.
Gesamtartenzahl Urwaldreliktarten (Müller et al. 2005)	4	4	2	K. A.
Gesamtartenzahl krautige Arten (Bodenvegetation)	110	110	98	K. A.
Gesamtartenzahl Gehölzarten (Bodenvegetation)	29	29	25	K. A.
Gesamtartenzahl Moose/Flechten (Bodenvegetation)	25	26	18	K. A.
Gesamtartenzahl walddtypischer Gefäßpflanzen (Schmidt et al. 2011)	37	43	45	K. A.
Gesamtartenzahl epiphytischer Moose	41	41	43	K. A.
Gesamtartenzahl epiphytischer Flechten	17	22	28	K. A.

N = natürliche Entwicklung, ÜK = Überführung kurzfristig, ÜL = Überführung langfristig, OG = Old-Growth-Referenz, K. A. = keine Angabe

Kiefernwälder (Kategorie ÜL), so zeigte der Vergleich mit Urwäldern noch einmal deutliche Unterschiede. Das Totholzvolumen war in den Buchen-Urwäldern (Kategorie OG) fast zehnmal so hoch wie in den Wäldern der Kategorie N, die mittlere Anzahl an Totholzstämmen, Höhlenbäumen und Verjüngungspflanzen immerhin dreimal höher. Die Ergebnisse der PCA zeigten, dass Wälder mit natürlicher Entwicklung insgesamt eine größere Spanne der 27 für den OGI verwendeten Waldstrukturdaten (Tab. B im Online-Zusatzmaterial) aufwiesen als die Kiefern(misch)wälder (Abb. 2). Die Wertespannen der Wälder mit natürlicher Entwicklung wichen trotz gewisser Überlappungen deutlich von den Buchen-Urwäldern ab. Es zeigte sich auch, dass der OGI nach einer Nutzungsaufgabe im Laufe der Zeit zunimmt (Abb. 3, S. 54).

Demnach ergaben sich insgesamt signifikant höhere OGI-Werte für Buchen-Urwälder im Vergleich zu den heimischen Untersuchungsbeständen aller drei Kategorien (Abb. 4, S. 55; Meyer et al. 2021). Die Mittelwerte des OGI für alle Bestände jeweils einer Waldkategorie betragen 0,83 für Buchen-Urwälder (Kategorie OG), 0,35 für Wälder der Kategorie N gefolgt von 0,26 für Wälder der Kategorie ÜK und 0,18 für Wälder der Kategorie ÜL. Das Vorhandensein autochthoner Baumarten und Mikrohabitate hatten in den meisten heimischen Untersuchungsbeständen (Kategorien N, ÜK, ÜL) einen hohen Einfluss auf den OGI mit 27 % bzw. 17 % (übrige Waldstrukturparameter jeweils ca. 7 %). Die Kategorie ÜK unterschied sich von ÜL v.a. in den Gruppen „Waldentwicklungsphase“ und

„Totholz“. Der im Vergleich zu den Kategorien ÜK und ÜL höhere Gesamtwert des OGI in Wäldern der Kategorie N basierte v.a. auf hohen Werten in den Gruppen „sukzessionaler Status“ und „Anzahl Baumarten“.



**Abb. 2: Hauptkomponentenanalyse (PCA) zum Vergleich der Wertespanne der Waldstrukturdaten auf Plotebene zwischen den slowakischen Buchen-Urwäldern (Kategorie OG = Old-Growth-Referenz; n = 36) und den untersuchten Waldbeständen (Kategorien N = natürliche Entwicklung, ÜK = Überführung kurzfristig und ÜL = Überführung langfristig; jeweils mit n = 160). Für weitere Informationen zu den Waldkategorien siehe Tab. 1, S. 51. Quelle: DBU (2020), verändert.**

Fig. 2: Principal component analysis (PCA) for comparison of range of forest-structure data between Slovakian primeval beech forests (category OG = old-growth reference; n = 36) and the forest stands studied (categories N = natural development, ÜK = transfer in the short term, ÜL = transfer in the long term; with n = 160 each). For more information on the forest categories, see Table 1, p. 51. Source: DBU (2020), modified.

### 3.2 Kohlenstoffspeicherung

Die hier untersuchten alten Laubwälder der Kategorie N speichern signifikant mehr Kohlenstoff in der oberirdischen Biomasse als die Kiefern(misch)bestände (Kategorien ÜK, ÜL). Die oberirdischen Biomasse-Kohlenstoffvorräte in den Wäldern der Kategorie N waren im Mittel etwa doppelt so hoch wie in den jüngeren Kiefernreinbeständen, aber rund 35 % niedriger als der Durchschnitt der Buchen-Urwälder (Kategorie OG; Tab. 3; Glatthorn et al. 2018; Förster et al. 2021a). Einzelne Naturwälder der Kategorie N erreichten mit bis zu  $228 \text{ t C ha}^{-1}$  aber sogar genauso hohe Werte wie die Buchen-Urwälder. In unseren Untersuchungsbeständen erwies sich die Hauptbaumart in einem gemischten linearen Modell dabei als der wichtigste Faktor, aber auch im Laufe der Zeit nach einer Nutzungsaufgabe erhöhten sich die Kohlenstoffvorräte (Förster et al. 2021a). Unsere Untersuchungen zeigten, dass Kiefernreinbestände (Kategorie ÜL) jährlich etwa ein Viertel weniger oberirdische Biomasse produzierten als Laubwälder in natürlicher Entwicklung.

Der Vergleich zwischen Laubwäldern (Kategorie N) und Kiefernbeständen (Kategorie ÜL) zeigte, dass auch die Biomasse und Produktivität der Feinwurzeln in den Kiefernwäldern deutlich geringer waren als in den aus der Nutzung entlassenen Laubwäldern (Tab. 3, S. 56; Förster et al. 2021b). Ein Einfluss der Nutzungsaufgabe ließ sich bei diesen Kenngrößen allerdings nicht nachweisen. Der von uns untersuchte Kohlenstoffvorrat im Mineralboden war unter den jüngeren Kiefernbeständen (Kategorie ÜL) größer als unter Buche (Kategorie N) (Diers et al. 2021).

### 3.3 Artenvielfalt

In den Wäldern mit natürlicher Entwicklung konnten wir die meisten (xylobionten) Pilz- und Käferarten erfassen (Tab. 2, S. 53). Urwaldreliktarten der Käfer (Müller et al. 2005) wurden kaum nachgewiesen. Sowohl die Naturnähezeiger unter den Pilzen (Blaschke et al. 2009) als auch die xylobionten Käfer zeigten eine Zunahme mit steigender Menge und damit auch mit steigender Variabilität des Totholzes hinsichtlich Baumarten, Durchmesser und Zersetzungsgraden (Auswertungen dazu in Culmsee et al. 2021; Schneider, Karasch 2022). Weiterhin konnten wir eine positive Reaktion der xylobionten Arten auf ein hohes Bestandsalter und eine lange Zeitdauer seit der Nutzungsaufgabe nachweisen. Im Gegensatz zu Pilzen und Käfern wiesen Gefäßpflanzen in unseren Untersuchungen die geringsten Artenzahlen in den Wäldern der Kategorie N auf. Waldtypische Gefäßpflanzen (Schmidt et al. 2011) und epiphytische Moose und Flechten waren dort dagegen häufiger vertreten.

## 4 Diskussion

Auf Grundlage der von uns erhobenen Daten sowie der Referenzdaten aus Buchen-Urwäldern konnte der OGI als Maß für die Ähnlichkeit der Waldstruktur mit reifen Waldentwicklungsphasen abgeleitet werden. Dies ermöglicht die Beurteilung der Ähnlichkeit der Waldstruktur für jeden einzelnen Untersuchungsbestand. Für Waldbestände der Kategorie N wurden im Durchschnitt höhere OGI-Werte berechnet als für die Kiefern(misch)wälder der Kategorien ÜK und ÜL. Dennoch fehlen in den N-Beständen die für Old-Growth-Bestände typischen Merkmale, insbesondere eine große Totholzmenge und -diversität, höhere Baumdimensionen, eine größere Anzahl verschiedener Waldentwicklungsphasen und eine ausgeprägte Naturverjüngung. Es zeigte sich, dass sich die Untersuchungsbestände im Zuge der natürlicher Waldentwicklung den Old-Growth-Beständen hinsichtlich ihrer Waldstruktur annähern. Ohne größere Störungsereignisse wird sich der Eintritt des Hauptbestands in die Zerfallsphase sowie die nachfolgende Bestandsverjüngung jedoch noch Jahre bis Jahrhunderte hinziehen (Jönsson et al. 2009; Svoboda et al. 2010). Momentan befinden sich unsere

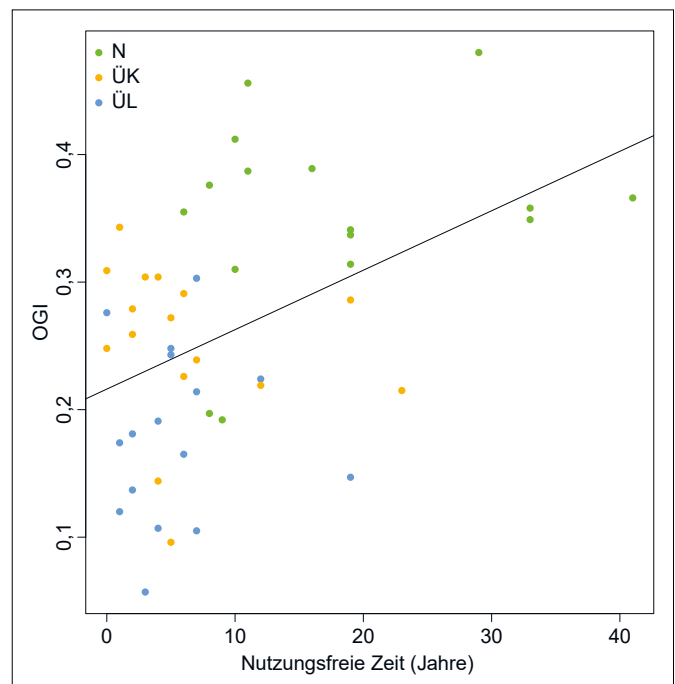


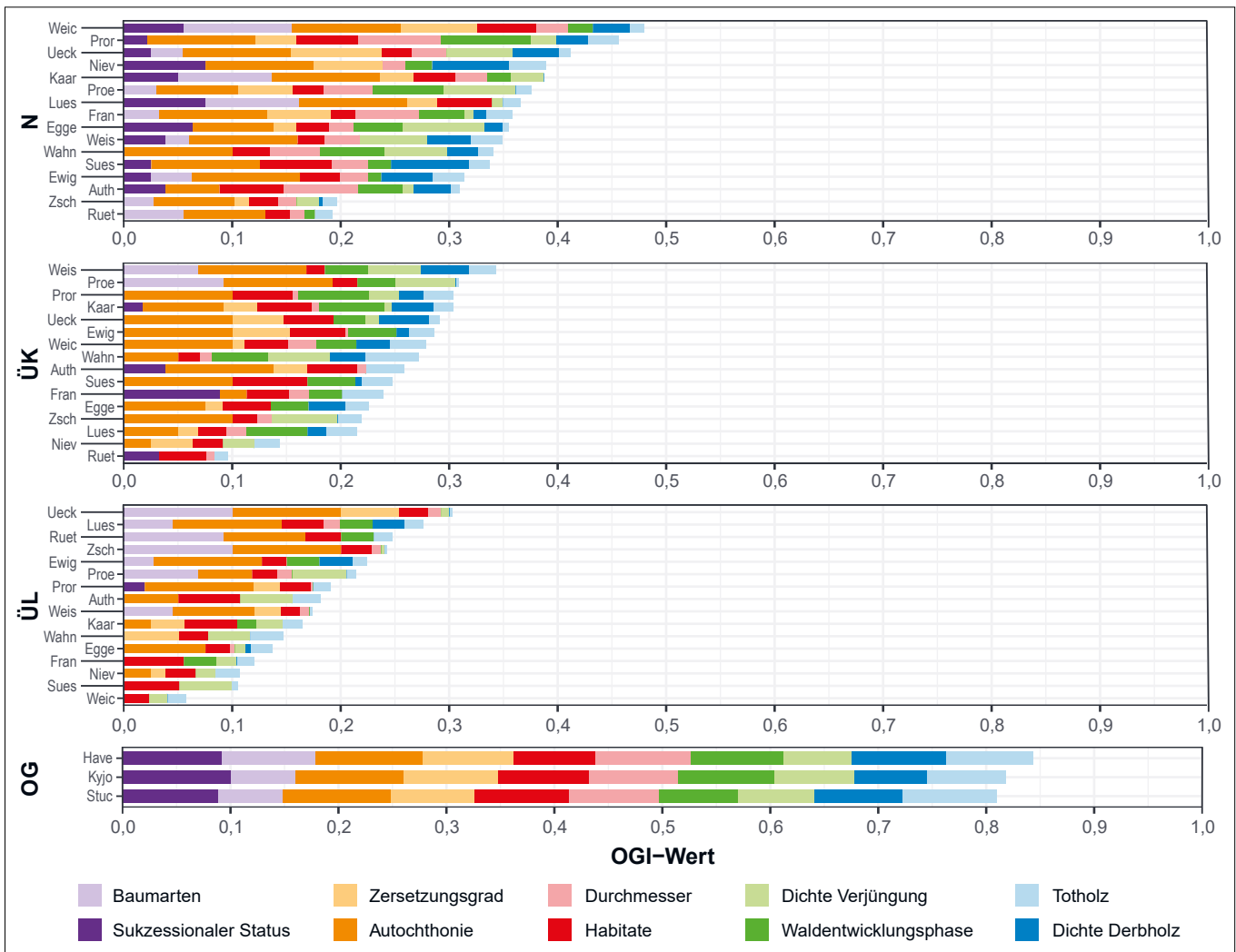
Abb. 3: Korrelation zwischen dem Old-Growth-Indikator (OGI) und der nutzungsfreien Zeit dargestellt für Bestände der drei Waldkategorien N = natürliche Entwicklung, ÜK = Überführung kurzfristig, ÜL = Überführung langfristig. Korrelationskoeffizient (Pearson) für alle drei Waldkategorien = 0,45 mit  $p = 0,001$ . Für weitere Informationen zu den Waldkategorien siehe Tab. 1, S. 51.

Fig. 3: Correlation between old-growth indicator (OGI) and the time since last silvicultural intervention for forest stands of the three categories N = natural development, ÜK = transfer in the short term, ÜL = transfer in the long term. Correlation coefficient (Pearson) for all three forest categories = 0.45 with  $p = 0.001$ . For more information on the forest categories, see Table 1, p51.

Untersuchungsbestände größtenteils in der Optimalphase ohne Störungen und mit einem geringen Lichtangebot. Das Totholzangebot und damit einhergehend auch die Variabilität des Totholzes (Baumarten, Durchmesserstärken, Zersetzungsgrade) fällt in diesen Wäldern im Vergleich zu Buchen-Urwäldern im Old-Growth-Stadium eher gering aus (Kunttu et al. 2015).

Der Vergleich der Kohlenstoffvorräte in der oberirdischen Biomasse und der Nettoprimärproduktion in den heimischen Untersuchungsbeständen mit den Buchen-Urwäldern weist auch in Bezug auf die funktionalen Kenngrößen der Kohlenstoffspeicherung und -sequestrierung auf eine Annäherung der aus der Nutzung entlassenen Laubwälder an die Reifephase von Buchen-Urwäldern hin. Zwar hatte die Hauptbaumart den größten Einfluss auf die Kohlenstoffvorräte in der oberirdischen Biomasse, diese nahmen aber auch nach der Nutzungsaufgabe im Laufe der Zeit zu und zeigten, dass nach Nutzungsaufgabe Biomasse und damit Kohlenstoffvorräte bis zum Beginn natürlicher Störungen weiter ansteigen können.

Aufgrund fehlender Referenzdaten aus Urwäldern ist eine zur Waldstruktur analoge Beurteilung von Waldbodenvegetation, Pilz- und Käferarten bislang nicht möglich. Auch spielen abweichende Umweltvariablen (Höhe, Temperatur, Niederschlag, Bodenbedingungen) in den Referenzbeständen bei der Beurteilung der Artenvielfalt eine größere Rolle. Eine Einordnung im Vergleich zu den Buchen-Urwäldern konnte daher nicht vorgenommen werden. Grundsätzlich gilt, dass ein reiches und vielfältiges Totholzangebot die Voraussetzung für eine hohe Diversität an xylobionten Pilzen und Insekten darstellt (Heilmann-Clausen, Christensen 2004; Brin et al. 2011) – dies bestätigen auch die Ergebnisse aus den von uns



**Abb. 4:** Einzelwerte und aggregierte Werte des Old-Growth-Indikators (OGI) für die Untersuchungsgebiete der drei Waldkategorien N = natürliche Entwicklung, ÜK = Überführung kurzfristig und ÜL = Überführung langfristig und der slowakischen Buchen-Urwälder (Kategorie OG = Old-Growth-Referenz) mit jeweils gleicher Gewichtung der zehn thematischen Gruppen. Jede der Waldkategorien N, ÜK und ÜL beinhaltet 16 Untersuchungsbestände; in den Buchen-Urwäldern wurden 3 Waldbestände untersucht (Abkürzungen der Untersuchungsgebiete und weitere Bestandsinformationen siehe Tab. A im [Online-Zusatzmaterial](#)). Die Entwicklung des OGI und der dafür genutzten Gruppen urwaldtypischer Kenngrößen ist in [Kasten 1](#), S 52 näher beschrieben. Für weitere Informationen zu den Waldkategorien siehe [Tab. 1](#), S. 51. Quelle: [DBU \(2020\)](#), verändert.

**Fig. 4:** Single and aggregated values of old-growth indicator (OGI) for the study areas of the forest categories N = natural development, ÜK = transfer in the short term, ÜL = transfer in the long term and Slovakian primeval beech forests (category OG = old-growth reference) with equal weight of the ten thematic groups. Each of the forest categories N, ÜK and ÜL comprises 16 study areas; in the primeval beech forests, three forest stands were investigated (abbreviations of the study areas and further information on forest stands in [Table A](#) in the [online supplementary material](#)). The development of the OGI and the utilised groups of typical old-growth attributes are explained in [Box 1](#), p. 52. For more information on the forest categories, see [Table 1](#), p. 51. Source: [DBU \(2020\)](#), modified.

untersuchten Waldbeständen ([Culmsee et al. 2021](#)). Die im Gegensatz dazu stehende geringere Artenvielfalt in der Bodenvegetation in Wäldern mit natürlicher Entwicklung zeigen auch Vergleichsuntersuchungen von Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern ([Meyer 2018](#)). Durch fehlende Störungen in den Wäldern der Optimalphase ist das Lichtangebot flächendeckend eher gering. Der Wert nutzungsfreier Wälder für die Bodenvegetation gründet sich vielmehr auf einer höheren Anzahl schattentoleranter, waldtypischer Gefäßpflanzen ([Schmidt et al. 2011](#)).

## 5 Fazit

In einem so stark durch den Menschen beeinflussten Naturraum wie Mitteleuropa ist es schwierig, die Struktur, Artenzusammensetzung und Funktion ursprünglicher Waldlebensräume zu definieren.

Essenziell bei der Bewertung der Naturnähe von Wäldern sind daher die zugrunde gelegten Referenzbestände. Der im WiNat-Projekt entwickelte OGI erlaubt eine Naturnähebewertung der Struktur reifer Wälder auf Basis ähnlicher Daten aus Buchen-Urwäldern. Auch die Kohlenstoffspeicherung lässt sich durch einen Vergleich mit Werten aus Buchen-Urwäldern in Bezug auf die erreichbaren Kohlenstoffvorräte in reifen Buchenwäldern einordnen. Die weiterhin erfassten Biodiversitätskenngrößen sind jedoch auch ohne Referenzierung von großer Bedeutung und geben weiterführende Hinweise auf die Naturnähe von Wäldern, z.B. über das Vorkommen von Arten mit enger Waldbindung oder von bereits in der Literatur verifizierten Indikatorarten.

Der relative Einfluss der Nutzungsaufgabe, der Baumartenzusammensetzung und des Bestandsalters auf die untersuchten Kenngrößen ließ sich nur vereinzelt identifizieren. Es zeigte sich jedoch, dass der OGI mit zunehmender nutzungsfreier Zeit ansteigt. Eine

**Tab. 3: Mittlere Kohlenstoffvorräte sowie oberirdische Nettoprimär- und unterirdische Feinwurzelproduktion in den untersuchten Waldkategorien N, ÜK und ÜL und in den Buchen-Urwäldern (Kategorie OG). Für weitere Informationen zu den Waldkategorien siehe Tab. 1, S. 51. Quellen: Tabelle aus DBU 2020, verändert; Daten der Buchen-Urwälder aus Glatthorn et al. 2018, verändert.**

Table 3: Average carbon stocks, aboveground net primary production and belowground fine root production in the studied forest categories N, ÜK and ÜL and in the Slovakian primeval beech forests (category OG). For more information on the forest categories, see Table 1, p. 51. Sources: table from DBU 2020, modified; data on primeval beech forests from Glatthorn et al. 2018, modified).

Kompartiment	Mittlere Kohlenstoffvorräte [t C ha <sup>-1</sup> ]			
	ÜL	ÜK	N	OG
Lebende Baumbiomasse oberirdisch	70,0	83,0	142,0	192,0
Totholz	1,6	3,3	4,6	35,0
Gehölzverjüngung	0,4	0,3	1,0	1,5
<b>Summe oberirdisch</b>	<b>72,0</b>	<b>87,0</b>	<b>148,0</b>	<b>228,0</b>
Lebende Feinwurzeln (organische Auflage und 0–20 cm Mineralboden)	0,2	–	1,2	–
Tote Feinwurzeln (organische Auflage und 0–20 cm Mineralboden)	0,9	–	2,1	–
Kohlenstoffvorrat im Mineralboden	141,0	–	99,0	–
<b>Summe unterirdisch</b>	<b>142,0</b>	<b>–</b>	<b>102,0</b>	<b>–</b>
<b>Summe insgesamt</b>	<b>214,0</b>	<b>–</b>	<b>249,0</b>	<b>–</b>
Nettoprimärproduktion oberirdisch pro Jahr	3,3	–	4,3	–
Feinwurzelproduktion (0–20 cm Bodentiefe) pro Jahr	0,4	–	0,7	–

N = natürliche Entwicklung, ÜK = Überführung kurzfristig, ÜL = Überführung langfristig, OG = Old-Growth-Referenz

naturnahe Ausstattung der Waldstruktur ist wiederum Voraussetzung für das Auftreten weiterer Naturnähezeiger wie spezialisierter Pflanzen-, Flechten-, Pilz- oder Insektenarten. Nicht untersucht wurde, in welchem Umfang Wälder jüngerer Sukzessions- und Entwicklungsstadien in unserer Landschaft natürlicherweise eine Rolle spielen würden. Es bestehen noch große Wissenslücken über Bedeutung und Auswirkungen größerer natürlicher Störungen wie Sturm oder Feuer in temperaten Wäldern.

## 6 Literatur

Bauhus J., Puettmann K., Messier C. (2009): Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258(4): 525–537.

Blaschke M., Helfer W. et al. (2009): Naturnähezeiger – Holz bewohnende Pilze als Indikator für Strukturqualität im Wald. *Natur und Landschaft* 84(12): 560–566.

BMU/Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit (Hrsg.) (2007): Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt. BMU. Berlin: 178 S.

Brin A., Bouget C. et al. (2011): Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation* 15(5): 653–669.

Culmsee H., Schneider H. et al. (2021): WiNat – Wildnis Naturerbe. Naturwald-Entwicklung und Wildnisgebiet-Umsetzung im Nationalen Naturerbe. Bundesprogramm Biologische Vielfalt. Förderschwerpunkt Ökosystemleistungen. DBU Naturerbe GmbH. Osnabrück: 96 S.

DBU/Deutsche Bundesstiftung Umwelt (Hrsg.) (2020): Wildnis Naturerbe – Wie können wir Naturnähe im Wald messen? Ergebnisse des Projekts „Wildnis Naturerbe“ (WiNat) – Naturwald-Entwicklung und Wildnisgebiet-Umsetzung im Nationalen Naturerbe. DBU. Osnabrück: 38 S.

DBU Naturerbe GmbH (2014): Naturnahe Waldentwicklung auf DBU-Naturerbeflächen. Grundsätze zur Entwicklungssteuerung. Stand: 1.12.2014. DBU Naturerbe GmbH. Osnabrück: 8 S.

Diers M., Weigel R. et al. (2021): Soil carbon and nutrient stocks under Scots pine plantations in comparison to European beech forests: A paired-plot study across forests with different management history and precipitation regimes. *Forest Ecosystems* 8: 47.

Engel F., Meyer P. et al. (2019): Wälder mit natürlicher Entwicklung in Deutschland. *AFZ DerWald* 13: 30–33.

FAO/Food and Agriculture Organization (2020): Global forest resources assessment 2020: Main report. FAO. Rome: 184 S. DOI: 10.4060/ca9825en

Feldmann E. (2018): Forest structure and structural dynamics of virgin beech forests in Slovakia. Dissertation. Georg-August-Universität Göttingen. Göttingen: 132 S.

Feldmann E., Glatthorn J. et al. (2018): A novel empirical approach for determining the extension of forest development stages in temperate old-growth forests. *European Journal of Forest Research* 137(3): 321–335.

Förster A., Culmsee H., Leuschner C. (2021a): Thinned northern German Scots pine forests have a low carbon storage and uptake potential in comparison to naturally developing beech forests. *Forest Ecology and Management* 479: 118575.

Förster A., Hertel D. et al. (2021b): Belowground consequences of converting broadleaf to conifer forest: Comparing the fine root systems of European beech and Scots pine. *Forest Ecology and Management* 496: 119457.

Glatthorn J. (2018): Structure, productivity and carbon storage of primeval European beech forests. Dissertation. Georg-August-Universität Göttingen. Göttingen: 128 S.

Glatthorn J., Feldmann E. et al. (2018): Biomass stock and productivity of primeval and production beech forests: Greater canopy structural diversity promotes productivity. *Ecosystems* 21(4): 704–722.

Goff F.G., West D. (1975): Canopy-understory interaction effects on forest population structure. *Forest Science* 21(2): 98–108.

Heilmann-Clausen J., Christensen M. (2004): Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* 201(1): 105–117.

Höltermann A., Jessel B. et al. (2019): Wälder im Klimawandel: Steigerung von Anpassungsfähigkeit und Resilienz durch mehr Vielfalt und Heterogenität. Ein Positionspapier des Bundesamtes für Naturschutz. BfN. Bonn: 31 S.

Jönsson M.T., Fraver S., Jonsson B.G. (2009): Forest history and the development of old-growth characteristics in fragmented boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 20(1): 91–106.

Kahl T., Bauhus J. (2014): An index of forest management intensity based on assessment of harvested tree volume, tree species composition and dead wood origin. *Nature Conservation* 7: 15–27.

Korpel' Š. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer. Stuttgart: 310 S.

Kowarik I. (1999): Natürlichkeit, Naturnähe und Hemerobie als Bewertungskriterien. In: Konold W., Böcker R., Hampicke U. (Hrsg.): *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege*. Kap. V-2.1. Ecomed. Landsberg: 18 S.

Kunttu P., Junninen K., Kouki J. (2015): Dead wood as an indicator of forest naturalness: A comparison of methods. *Forest Ecology and Management* 353: 30–40.

Leuschner C. (2015): Monospecific and mixed stands of *Fagus* and *Nothofagus* species in the temperate zones of the world. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 27: 49–63.

Majdi H. (1996): Root sampling methods – Applications and limitations of the minirhizotron technique. *Plant Soil* 185: 255–258.

Markgraf F. (1931): Aus den südosteuropäischen Urwäldern. Die Wälder Albanien. *Zeitschrift für das Forst- und Jagdwesen* 73(1): 1–32.



- Meyer P. (2018): Wald ohne Bewirtschaftung: Sinnvoll oder überflüssig? *AFZ DerWald* 20: 26–29.
- Meyer P., Aljes M. et al. (2021): Quantifying old-growthness of lowland European beech forests by a multivariate indicator for forest structure. *Ecological Indicators* 125: 107575.
- Meyer P., Brößling S. et al. (2013): Monitoring von Waldstruktur und Vegetation in hessischen Naturwaldreservaten. Stand: April 2013. Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt. Göttingen: 63 S.
- Müller J., Bußler H. et al. (2005): Urwald relict species – Saproxyllic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie Online* 2: 106–113.
- Müller-Using S., Bartsch N. (2009): Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in Central Germany. *European Journal of Forest Research* 128: 287–296.
- NFP/Niedersächsisches Forstplanungsamt (2001): Anweisung zur Betriebsinventur. Unveröff. NFP. Wolfenbüttel: 88 S.
- Persson H. (1980): Fine-root dynamics in a Scots pine stand with and without near optimum nutrient and water regimes. *Acta Phytogeographica Suecica* 68: 101–110.
- Peters R. (1992): Ecology of beech forests in the northern hemisphere. Dissertation. Universität Wageningen. Wageningen: 122 S.
- Sabatini F.M., Burrascano S. et al. (2018): Where are Europe's last primary forests? *Diversity Distribution* 24(10): 1.426–1.439.
- Schall P., Ammer C. (2013): How to quantify forest management intensity in Central European forests. *European Journal of Forest Research* 132(2): 379–396.
- Schmidt M., Kriebitzsch W.-U., Ewald J. (2011): Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. *BfN-Skripten* 299: 111 S.
- Schneider H., Karasch P. (2022): Diversität holzbewohnender Pilze in nutzungsfreien Buchenwäldern. *AFZ DerWald* 3: 30–34.
- Svoboda M., Fraver S. et al. (2010): Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260(5): 707–714.
- Swanson M.E., Franklin J.F. et al. (2011): The forgotten stage of forest succession: Early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9(2): 117–125.
- Westphal C., Tremer N. et al. (2006): Is the reverse J-shaped diameter distribution universally applicable in European virgin beech forests? *Forest Ecology and Management* 223(1–3): 75–83.
- Winter S., Fischer H.S., Fischer A. (2010): Relative quantitative reference approach for naturalness assessments of forests. *Forest Ecology and Management* 259: 1.624–1.632.
- Wirth C., Gleixner G., Heimann M. (2009): Old-growth forests – Function, fate and value. *Ecological Studies* 207. Springer. Berlin: 540 S.

## Förderung

Das Projekt „WiNat – Wildnis Naturerbe“ wurde im Rahmen des Bundesprogramms Biologische Vielfalt in der Fördermaßnahme „Forschung zur Umsetzung der Nationalen Strategie zur biologischen Vielfalt (F & U NBS)“ von 2014 bis 2020 durch das Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) und das Bundesamt für Naturschutz (BfN) mit Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und nukleare Sicherheit (BMU) gefördert.

**Dr. Heike Schneider**  
**Korrespondierende Autorin**  
**DBU Naturerbe GmbH**  
**Deutsche Bundesstiftung Umwelt**  
**An der Bornau 2**  
**49090 Osnabrück**  
**E-Mail: [h.schneider@dbu.de](mailto:h.schneider@dbu.de)**



Die Autorin (Jahrgang 1983) studierte an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Universität Göttingen im Schwerpunkt Waldökologie und -naturschutz. Anschließend folgte die Promotion im Bereich Waldbau. Seit 2014 arbeitet sie bei der DBU Naturerbe GmbH im Bereich Naturerbe-Entwicklungsplanung und Wald-Monitoring.

**Dr. Peter Meyer**  
**Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt**  
**Abteilung Waldnaturschutz**  
**Prof.-Oelkers-Straße 6**  
**34346 Hann. Münden**  
**E-Mail: [peter.meyer@nw-fva.de](mailto:peter.meyer@nw-fva.de)**

**Maria Aljes**  
**Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt**  
**Abteilung Waldnaturschutz**  
**Prof.-Oelkers-Straße 6**  
**34346 Hann. Münden**  
**E-Mail: [maria.aljes@nw-fva.de](mailto:maria.aljes@nw-fva.de)**

**Dr. Heike Culmsee**  
**Landesamt für Umwelt, Naturschutz**  
**und Geologie Mecklenburg-Vorpommern**  
**Abteilung Naturschutz und Naturparke**  
**Goldberger Straße 12 b**  
**18273 Güstrow**  
**und**  
**Universität Göttingen**  
**Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften**  
**Abteilung Pflanzenökologie und Ökosystemforschung**  
**Untere Karspüle 2**  
**37073 Göttingen**  
**E-Mail: [heike.culmsee@t-online.de](mailto:heike.culmsee@t-online.de)**

**Marco Diers**  
**Universität Göttingen**  
**Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften**  
**Abteilung Pflanzenökologie und Ökosystemforschung**  
**Untere Karspüle 2**  
**37073 Göttingen**  
**E-Mail: [marco.diers@uni-goettingen.de](mailto:marco.diers@uni-goettingen.de)**

**Agnes Förster**  
**Universität Göttingen**  
**Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften**  
**Abteilung Pflanzenökologie und Ökosystemforschung**  
**Untere Karspüle 2**  
**37073 Göttingen**  
**E-Mail: [afoerst4@gwdg.de](mailto:afoerst4@gwdg.de)**

**Prof. Dr. Christoph Leuschner**  
**Universität Göttingen**  
**Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften**  
**Abteilung Pflanzenökologie und Ökosystemforschung**  
**Untere Karspüle 2**  
**37073 Göttingen**  
**E-Mail: [cleusch@gwdg.de](mailto:cleusch@gwdg.de)**