

# Waldindikatoren zur Artenvielfalt – Erkenntnisse aus LFI und BDM Schweiz

Urs-Beat Brändli  
Christoph Bühler  
Adrian Zangger

Wissenschaftlicher Dienst LFI, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL\* (CH)  
Koordinationsstelle BDM, Hintermann & Weber AG (CH)  
Koordinationsstelle BDM, Hintermann & Weber AG (CH)

## Forest structures and species diversity – Findings from the NFI and BDM

In order to monitor species diversity, surveying indicators in habitats has often been recommended as more cost efficient than assessing species directly. In this study data from the Swiss National Forest Inventory (NFI) and the Biodiversity Monitoring Program (BDM) were used to verify the correlation of species density for vascular plants, mosses, and molluscs with 58 variables of forest structure, site conditions and forest management. The analyses show that site factors, in particular the biogeographic regions, the altitude, slope and the soil acidity, explain 18 to 49% of the observed variance in species density, depending on the species group (taxon). Of all the factors influenced by management, only the availability of light (stand density) was found to play an important role primarily on vascular plants. In addition the density of molluscs is positively correlated to shrub cover. However, none of the regression models tested explains more than 54% of the variance of species density. Therefore, the authors conclude that the species richness of the species groups investigated can be assessed reliably only by direct survey. The analyses confirm that certain data assessed in forest inventories is ecologically very important and relevant for environmental policy.

**Keywords:** species richness, biodiversity, forest, structure, indicators, inventory, monitoring  
**doi:** 10.3188/szf.2007.0243

\* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail [urs-beat.braendli@wsl.ch](mailto:urs-beat.braendli@wsl.ch)

Die globale Biodiversitätskonvention verlangt, dass die Vertragsstaaten, darunter die Schweiz, die Entwicklung ihrer biologischen Vielfalt überwachen müssen, um deren Erhaltung und Förderung zu dokumentieren.<sup>1</sup> Zudem hat sich die Schweiz an der UNO-Konferenz über Umwelt und Entwicklung (Erdgipfel Rio 1992) durch die Unterzeichnung der «Waldgrundsätze-Erklärung» (forest principles) zu einer nachhaltigen Waldbewirtschaftung verpflichtet. Daraufhin haben auf europäischer Ebene die Forstminister die Kriterien für eine nachhaltige Waldbewirtschaftung sowie Indikatoren für das Monitoring verabschiedet (Helsinki Resolution H1, 1993 bzw. Lissabon Resolution L2, 1998). Letztere wurden an der 4. Forstministerkonferenz in Wien in überarbeiteter Form bestätigt (MCPFE 2003). An diesen Paneuropäischen Kriterien und Indikatoren orientieren sich heute sowohl das erste Waldprogramm der Schweiz (Projektleitung WAP-CH & Brugger 2004) als auch die nationale Waldberichterstattung und damit auch das Waldmonitoring.

Die empfohlenen Indikatoren zur Überwachung der Biodiversität im Wald sind sehr viel-

schichtig (Brändli et al 2007). Denn die Erhaltung der Biodiversität ist ein komplexes Problem und bedeutet wesentlich mehr als die Maximierung der Artenvielfalt auf kleinem Raum. Dennoch kann die Erhöhung der kleinräumigen Artenvielfalt in vielen Wirtschaftswäldern Teil des Konzeptes sein. Für die Erfolgskontrolle wird immer wieder vorgeschlagen, Lebensraumdaten aus Waldinventuren als Stellvertreter für die Artenvielfalt zu verwenden, da Artenerhebungen sehr kostspielig sind. Doch fehlen oftmals empirische Grundlagendaten, um diesen Ansatz zu rechtfertigen (Neumann & Starlinger 2001, Lindenmayer et al 2000, Noss 1999). Die vorliegende Arbeit geht der Frage nach, inwieweit Merkmale zu Waldstandort und Waldstruktur mit der gemessenen Artenvielfalt korrelieren. Dabei werden anhand von LFI- und BDM-Daten Zusammenhänge aufgezeigt und mit anderen Studien verglichen.

## Landesforstinventar und Biodiversitätsmonitoring Schweiz

Als Folge der erwähnten umweltpolitischen Prozesse wandelte sich auch das Schweizerische Landesforstinventar (LFI) seit 1983 vom fast reinen

<sup>1</sup> CBD, Art. 7, siehe <http://www.biodiv.org> (20. Mai 2007)

Ressourcen-Inventar zu einer inhaltlich weit umfassenderen Waldinventur. Das LFI mit terrestrischen Stichprobenerhebungen im 1.4 km × 1.4 km-Netz ist heute unbestritten eines der wichtigsten Instrumente der Waldberichterstattung, auch bezüglich Biodiversität. Waldinventuren liefern zwar, abgesehen von der Baumartenvielfalt, in der Regel keine direkten Angaben zur Biodiversität (Vielfalt an Lebensräumen, Arten und Genen), aber wichtige Informationen über den Zustand des Lebensraumes Wald, der die Biodiversität beeinflusst. Zu den wichtigsten für das Waldmonitoring international empfohlenen Einflussfaktoren zählen beispielsweise die Menge an Totholz, der Anteil an Altholz oder der Anteil an Naturverjüngung (Brändli et al 2007).

Aufgrund der insgesamt unzureichenden Datenlage gab das Bundesamt für Umwelt (Bafu, vormals Buwal) Mitte der 90-er Jahre die Entwicklung eines landesweiten Biodiversitätsmonitorings (BDM) in Auftrag. Das Instrumentarium des BDM umfasst heute insgesamt über 30 Indikatoren, die mehrheitlich auf Daten aus Drittprogrammen beruhen. Im Zentrum stehen aber klar Zustandsindikatoren, welche die Veränderung der Biodiversität vor allem mit Hilfe von Artenvorkommen erfassen (Weber et al 2004). Dazu misst das BDM seit 2001 Flora und Fauna in zwei neu aufgebauten landesweiten Stichprobenerhebungen in Landschaften (Gefässpflanzen, Brutvögel und Tagfalter auf 520 Probeflächen von 1 km<sup>2</sup>) und in Lebensräumen (Gefässpflanzen, Moose und Mollusken auf 1600 Probeflächen von 10 m<sup>2</sup>). Das BDM-Messnetz für Artenvielfalt in Lebensräumen befindet sich auf einem Teilnetz des LFI. Das heisst, dass für einen Teil der LFI-Probeflächen aus dem BDM Angaben zum Vorkommen von Gefässpflanzen, Moosen und Mollusken vorliegen.

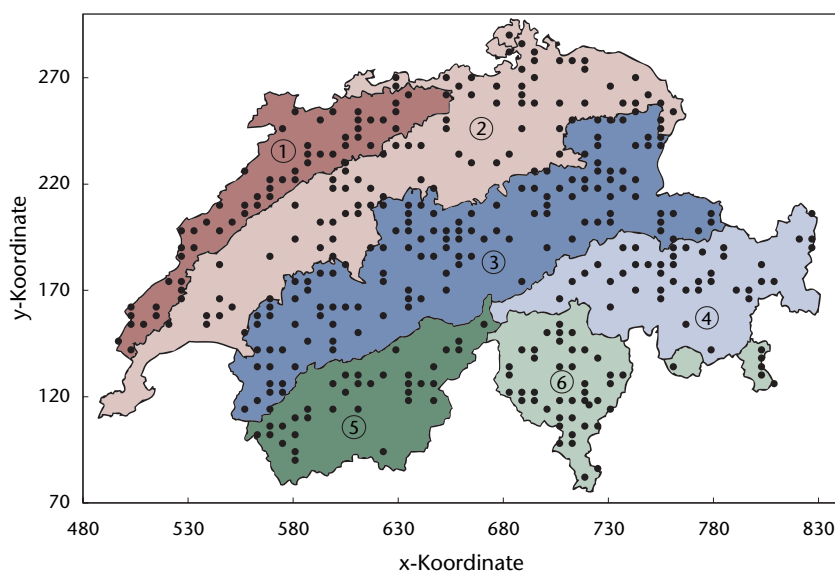


Abb 1 Lage der 381 untersuchten Probeflächen im Schweizer Wald mit den 6 biogeografischen Regionen 1) Jura, 2) Mittelland, 3) Alpennordflanke, 4) Östliche Zentralalpen, 5) Westliche Zentralalpen und 6) Alpensüdflanke.

## Material und Methoden

Die sich überlagernden Messnetze von LFI und BDM erlauben den Vergleich von Waldmerkmalen mit der Artenvielfalt an derselben Stelle im Waldbestand. Die landesweite Stichprobe bildet einen repräsentativen Teil des Schweizer Waldes ab. Da aber auf dem gemeinsamen Netz von LFI und BDM nur Gefässpflanzen, Moose und Mollusken erhoben werden, kann in dieser Analyse neben den Pilzen der grösste Teil der Waldfauna (Vögel, Säugetiere, Insekten) nicht berücksichtigt werden.

Als Indikator für die Artenvielfalt dient in erster Linie die Artendichte, d.h. die Anzahl Arten einer Gruppe pro BDM-Probefläche.

Die Artendichte beschreibt nur die Menge der vorhandenen Arten und ignoriert ihre ökologische Bedeutung. Für die Gefässpflanzen wurden deshalb zusätzlich noch a) die Anzahl der typischen Waldpflanzenarten nach Landolt (1992) und b) der Anteil seltener Waldpflanzen an der Gesamtzahl der Waldpflanzenarten berechnet. Als selten gelten hier jene Waldpflanzenarten, die auf den 363 Flächen mit gültigen Vegetationsaufnahmen höchstens zehn Mal gefunden wurden. Dies trifft auf 163 der total 248 erfassten Waldpflanzenarten zu. Dabei handelt es sich nicht um botanische Raritäten der Roten Liste, sondern um gängige Arten mit eingeschränkter standörtlicher Verbreitung. Beispiele dafür sind Maiglöckchen *Convallaria majalis*, Nestwurz *Neottia nidus-avis* oder Bergflockenblume *Centaurea montana*.

### Stichprobenerhebung

LFI und BDM arbeiten mit Stichprobenerhebungen auf permanenten, regelmässig angelegten Probeflächen unterschiedlicher Grössen und Erhebungsmerkmalen (Brassel & Brändli 1999, Hintermann et al 2002). Die sich überlagernden Daten aus den beiden Erhebungen liegen im Wald und auf einem Unternetz des LFI.

Die Probeflächen des LFI bestehen aus einer Interpretationsfläche von 50 m × 50 m für die Ansprache von Flächen- und Bestandesmerkmalen, aus zwei konzentrischen Kreisen von 2 und 5 Aren Fläche für die Aufnahme der Probebäume und aus zwei Kreisflächen von je 14.1 m<sup>2</sup> für die Aufnahme der Jungbäume (sog. Jungwald-Satelliten). Die meisten der hier verwendeten 58 Merkmale zu Waldstruktur, Standort und Nutzung (siehe Liste Walddaten)<sup>2</sup> beziehen sich auf die Interpretationsfläche von 50 m × 50 m und stammen aus den Felderhebungen zum LFI2 von 1993 bis 1995. Die BDM-Daten zur Artenvielfalt wurden zwischen 2001 und 2005 auf kreisförmigen Probeflächen von 10 m<sup>2</sup> erhoben. Alle 381 gemeinsamen LFI- und BDM-Waldprobeflächen,

<sup>2</sup> <http://www.lfi.ch/docperm/2007-05-18.pdf> (22. Mai 2007)

für die bis Ende 2004 Daten vorlagen, werden analysiert (Abbildung 1). Der Zeitabstand zwischen der LFI- und BDM-Datenaufnahme beträgt somit sechs bis elf Jahre. Sowohl im LFI wie im BDM sind die Felderhebungen standardisiert und dokumentiert (Stierlin et al 1994, Hintermann et al 2002). Dank Qualitätskontrollen wie Zweitaufnahmen auf einem Teil der Probeflächen können die Methoden validiert und methodisch bedingte Messfehler abgeschätzt werden.

### Messmethoden Arten

Als Messgrösse für die Artenvielfalt wird hier die Artendichte verwendet, also die Anzahl Arten pro Probefläche. Für jede der drei Taxa Gefässpflanzen, Moose und Mollusken wird pro Probefläche eine Liste aller bis auf eine Höhe von 1.5 m über Boden festgestellten Arten erstellt. Die Systematik der Arten folgt den Einteilungen von Lauber & Wagner (2001), Geissler et al (1998) und Turner et al (1998).

Für die Aufnahme der Gefässpflanzen erfolgen zwei Besuche jeder Probefläche innerhalb vorgegebener Zeitfenster zwischen April und September. Die Zeitfenster unterscheiden sich je nach Wärmestufe (Schreiber 1977). In den höchsten Lagen mit sehr kurzer Vegetationsperiode findet nur ein Besuch pro Saison statt. Notiert werden alle Arten, die innerhalb der 10 m<sup>2</sup> Probefläche wurzeln. Moose werden bei der ersten Begehung im Anschluss an die Vegetationsaufnahme auf derselben Fläche gesammelt. Von jeder mutmasslichen Moosart wird eine kleine Probe genommen, danach im Labor durch Spezialisten die Art bestimmt. Für die Mollusken findet die Probeentnahme während der zweiten Begehung der Probefläche im Anschluss an die Vegetationsaufnahme statt. Der Bearbeiter sticht mit einer rechteckigen Stanzform 8 Bodenproben von je 0.6 l Volumen. In die Proben gelangt der Oberboden samt Streuschicht bis in 5 cm Tiefe. Die Entnahmorte für die Proben liegen regelmässig angeordnet auf einer Kreislinie, 0.5 m ausserhalb der Probefläche. Der Feldmitarbeiter sucht auch den Luftraum über der Bodenprobe bis 1.5 m Höhe ab und sammelt dort die Mollusken auf Felsen, Baumstämmen, Pflanzenteilen etc. ein. Generell nicht registriert werden Nacktschnecken. Das Aufbereiten der Proben und die Bestimmungsarbeit erfolgen durch spezialisierte Teams im Labor.

### Datenkatalog Waldmerkmale

Das LFI2 umfasst einen Katalog von weit über 150 Merkmalen zu den Probeflächen und deren Waldbestände. Darunter befinden sich sowohl direkt im Feld gemessene als auch im Nachhinein abgeleitete, berechnete Merkmale. BDM- und LFI-Mitarbeitende erstellten eine Auswahl von 55 Waldmerkmalen, die für die Biodiversität eines Waldes bedeutsam sein könnten. Die Merkmale lassen sich

grob in die drei Kategorien Standortfaktoren, Bestandaufbau und Waldnutzung einteilen. Die Liste der ausgewählten Merkmale und eine Beschreibung dieser Merkmale sind im Internet zugänglich.<sup>3,4</sup> Die Methoden der Felderhebungen LFI2 sind in Stierlin et al (1994) beschrieben. Drei zusätzliche Merkmale aus dem BDM ergänzen diese Auswahl: Die biogeografischen Regionen nach Gonseth et al (2001), neu aggregiert in 6 Klassen, sowie die Wärmestufen und daraus abgeleitet die BDM-Vegetationshöhenstufen.

### Datenanalyse

Die vorgestellten Analysen sind explorativ und testen keine bestimmte Hypothese. Da die getesteten Merkmale teils voneinander abhängig sind, findet die Modellsuche für alle Zielvariablen in drei Durchgängen statt. Der erste Durchgang berücksichtigt nur Standortfaktoren. Der zweite Durchgang beschränkt sich auf Merkmale zur Waldstruktur und Waldnutzung. Im dritten Durchgang schliesslich wird das beste Modell aus Standortfaktoren mit Merkmalen aus dem zweiten Durchgang ergänzt. Diejenigen Struktur- und Bewirtschaftungsmerkmale, die auch im dritten Durchgang noch signifikante Anteile der Artenvielfalt erklären, sind von besonderem Interesse. Allerdings ist es nicht möglich, aus einem statistischen Zusammenhang kausal auf die Wirkung eines Merkmals auf die Artenvielfalt zu schliessen.

Als Zielvariable für die statistische Analyse verwenden wir die Quadratwurzel aus der Anzahl verschiedener Arten pro Taxon. Diese Wurzeltransformation ist für Werte aus Zählungen üblich (Snedecor & Cochran 1989) und verbessert die Häufigkeitsverteilung der Daten für die statistische Analyse. Zunächst werden alle Beziehungen zwischen Waldmerkmalen und Zielvariablen einzeln grafisch dargestellt. Anhand der Beurteilung von Auge wird pro Waldmerkmal entschieden, ob für die Regressionsanalysen transformierte oder untransformierte Werte zu verwenden sind.

Lineare Regressionsmodelle werden verwendet, um den Zusammenhang zwischen einem oder mehreren Waldmerkmalen und der Artenvielfalt zu quantifizieren. Gesucht wird diejenige Kombination von Merkmalen, mit der sich die Unterschiede zwischen den Probeflächen hinsichtlich ihrer Artenvielfalt am besten erklären lassen. Aus einer vorgegebenen Auswahl von 58 Merkmalen<sup>5</sup> werden die möglichen Kombinationen systematisch getestet und nach ihrem Erklärungsvermögen (Adjusted R<sup>2</sup>) geordnet. Die Zahl der Modell-Terme wird dabei schrittweise erhöht, bis der Anteil erklärbarer Varianz des besten Modells nicht mehr weiter zunimmt.

3 <http://www.lfi.ch/docperm/2007-05-18.pdf> (22. Mai 2007)

4 <http://www.lfi.ch/dienstleist/katalog.php> (22. Mai 2007)

5 <http://www.lfi.ch/docperm/2007-05-18.pdf> (22. Mai 2007)

Für die besten Modelle werden zusätzlich auch noch einfache Interaktionen zwischen den beteiligten Merkmalen getestet. Mehrfache Interaktionen werden nicht berücksichtigt, weil sich hier fast immer Merkmalskombinationen mit ungenügender Anzahl Probestellen ergeben.

Berechnung und Auswahl der Regressionsmodelle erfolgen mit Hilfe der Prozedur RSEARCH im Statistikpaket GenStat 7.1. Es werden nur lineare Beziehungen zwischen Waldmerkmalen und den Zielvariablen modelliert. Unterschiede zwischen verschiedenen Levels eines Faktors werden mittels der «Least Significant Difference LSD» beurteilt (Snedecor & Cochran 1989).

## Resultate

Die Tabellen 1 und 2 geben eine Zusammenfassung der besten Regressionsmodelle für jede der

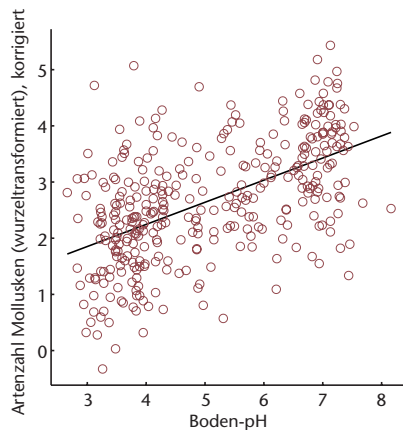
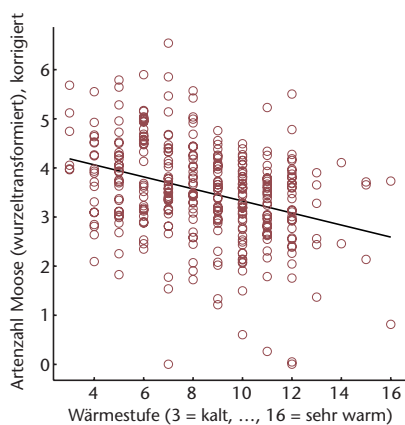
untersuchten Artengruppen. Die Modell-Schätzwerte für einzelne Faktorenlevels sind hier nicht aufgeführt. Entsprechende Details sind im Text erläutert oder exemplarisch in Grafiken dargestellt. In den Grafiken sind dabei die signifikanten Effekte der übrigen im Modell enthaltenen Merkmale bereits berücksichtigt, d.h. die Artenzahlen sind entsprechend dem vollständigen statistischen Modell korrigiert. Aus diesem Grund sind in den Grafiken theoretische Artenzahlen < 0 möglich.

### Standortfaktoren und Artenreichtum

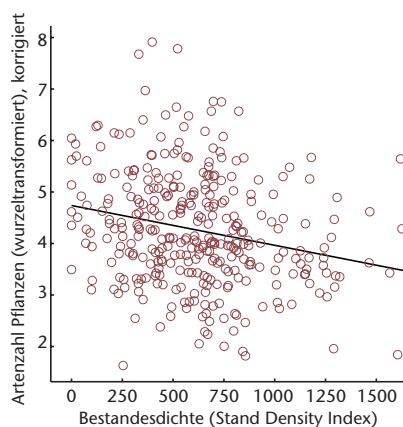
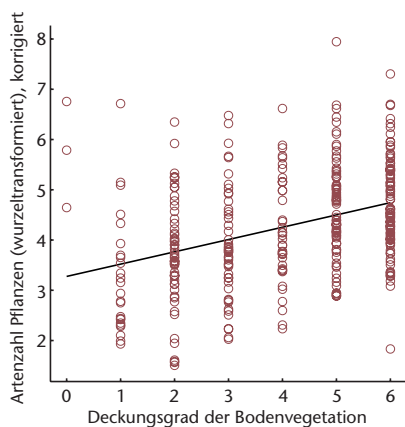
In allen drei untersuchten Artengruppen besteht zwischen den Standortbedingungen der Probestellen und der dort vorhandenen Artendichte ein signifikanter Zusammenhang (Tabelle 1a). Die biogeografischen Regionen erscheinen dabei in allen drei Gruppen als bedeutendes Merkmal. Je nach Artengruppe kommen dazu noch die Höhenlage (Gefässpflanzen, Mollusken), die Wärmestufe (Moose,

|                                   | Gefässpflanzen                    |   |             |                                   | Moose                             |             |                                   |                                   | Mollusken          |             |      |        |
|-----------------------------------|-----------------------------------|---|-------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-------------|-----------------------------------|-----------------------------------|--------------------|-------------|------|--------|
| a)<br>Standortfaktoren            |                                   | b | d.f.        | v.r.                              |                                   | b           | d.f.                              | v.r.                              |                    | b           | d.f. | v.r.   |
| Standortfaktoren                  | Region                            |   | 5           | 8.53                              | Region                            |             | 5                                 | 16.23                             | Region             |             | 5    | 34.69  |
|                                   | Höhenlage                         | ▲ | 1           | 5.84                              | Wärmestufe                        | ▼           | 1                                 | 20.68                             | Höhenlage          | ▼           | 1    | 50.57  |
|                                   | Höhenlage.Region                  |   | 5           | 4.01                              | Wärmest.Region                    |             | 5                                 | 2.93                              | Boden-pH           | ▲           | 1    | 112.93 |
|                                   | Boden-pH                          | ▲ | 1           | 4.27                              | Hangneigung                       | ▲           | 1                                 | 12.13                             |                    |             |      |        |
|                                   | Boden-pH.Region                   |   | 1           | 3.54                              | oder<br>Geomorphologie            |             |                                   |                                   |                    |             |      |        |
|                                   | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |   |             | 331<br>18.2                       | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |             | 347<br>25.1                       | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |                    | 345<br>48.9 |      |        |
| b)<br>Waldstruktur                | Deckung Bodenveg.                 | ▲ | 1           | 86.85                             | Kronenschlussgrad                 | ▼           | 1                                 | 34.86                             | Domin. Baumart     |             | 8    | 11.48  |
|                                   | Kronenschlussgrad                 | ▼ | 1           | 22.20                             | Domin. Baumart                    |             | 8                                 | 3.75                              | Mischungsgrad      |             | 3    | 10.26  |
|                                   | Dichte Bestand SDI                | ▼ | 1           | 13.45                             | Geomorphologie                    |             | 4                                 | 3.26                              | Dichte Bestand SDI | ▼           | 1    | 10.80  |
|                                   | Bestandeslücken                   |   | 2           | 3.39                              | EntwStufe                         |             | 5                                 | 2.55                              | Deckung Sträucher  | ▲           | 1    | 16.02  |
|                                   |                                   |   |             |                                   | Schichtung                        |             | 1                                 | 5.52                              | Altersstruktur     |             | 5    | 2.58   |
|                                   |                                   |   |             |                                   | EntwStufe                         |             | 5                                 | 2.07                              |                    |             |      |        |
| Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |                                   |   | 354<br>26.0 | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |                                   | 337<br>19.7 | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |                                   | 360<br>28.6        |             |      |        |
| c)<br>alle Merkmale               | Region                            |   | 5           | 10.30                             | Region                            |             | 5                                 | 17.33                             | Region             |             | 5    | 39.52  |
|                                   | Höhenlage                         | ▲ | 1           | 7.05                              | Wärmestufe                        | ▼           | 1                                 | 24.31                             | Höhenlage          | ▼           | 1    | 51.27  |
|                                   | Höhenlage.Region                  |   | 5           | 4.87                              | Wärmest.Region                    |             | 5                                 | 3.18                              | Boden-pH           | ▲           | 1    | 119.30 |
|                                   | Boden-pH                          | ▲ | 1           | 5.03                              | Hangneigung                       | ▲           | 1                                 | 13.50                             |                    |             |      |        |
|                                   | Boden-pH.Region                   |   | 5           | 4.34                              | Domin. Baumart                    |             | 8                                 | 2.27                              | Domin. Baumart     |             | 8    | 1.95   |
|                                   | Deckung Bodenveg.                 | ▲ | 1           | 55.33                             | EntwStufe                         |             | 5                                 | 2.35                              | Mischungsgrad      |             | 3    | 4.78   |
|                                   | Dichte Bestand SDI                | ▼ | 1           | 15.11                             | Eigentümer                        |             | 2                                 | 5.56                              | Dichte Bestand SDI | ▼           | 1    | 5.08   |
|                                   |                                   |   |             |                                   | Kronenschlussgrad                 | ▼           | 1                                 | 4.30                              | Deckung Sträucher  | ▲           | 1    | 9.94   |
|                                   |                                   |   |             |                                   |                                   |             |                                   |                                   | Altersstruktur     |             | 5    | 2.56   |
|                                   | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |   |             | 329<br>32.9                       | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |             | 337<br>31.9                       | Total d.f.<br>Adj. R <sup>2</sup> |                    | 337<br>54.3 |      |        |

**Tab 1** Die aussagekräftigsten Regressionsmodelle (General Linear Models) für den Zusammenhang zwischen Standort, Waldstruktur (inkl. Waldnutzung) und dem Artenreichtum an Gefässpflanzen, Moosen und Mollusken. Alle gezeigten Terme erklären einen signifikanten Teil der Varianz (Testgröße F,  $p < 0.05$ ). Abkürzungen: b = Richtung des linearen Zusammenhangs bei numerischen Merkmalen (▲ = positive Korrelation, ▼ = negative Korrelation); d.f. = Anzahl Freiheitsgrade; v.r. = variance ratio (F); Adj. R<sup>2</sup> = Adjusted R<sup>2</sup>, d.h. Anteil der mit dem Modell erklärten Varianz in Prozent.



**Abb 2** Zusammenhänge zwischen Standortfaktoren und dem Artenreichtum auf einer 10 m<sup>2</sup> grossen Wald-Probeffläche. Beziehung zwischen (a) Klima – ausgedrückt als Wärmestufe – und der Anzahl Moosarten; (b) dem Säuregrad des Bodens und der Anzahl Molluskenarten.



**Abb 3** Zusammenhänge zwischen Waldstrukturen und dem Artenreichtum der Gefässpflanzen auf einer 10 m<sup>2</sup> grossen Wald-Probeffläche. Beziehung zwischen (a) dem Deckungsgrad der Bodenvegetation – gegliedert in Klassen von 1 (Deckung < 1%) bis 6 (Deckung 76–100%) – und der Anzahl Gefässpflanzenarten; (b) der Dichte des Baumbestandes als Stand Density Index und der Anzahl Gefässpflanzenarten.

Abbildung 2a), der Boden-pH im Oberboden gemäss LFI1 (Gefässpflanzen und Mollusken, Abbildung 2b) und die Hangneigung (Moose). Die Hangneigung drückt indirekt das Angebot an felsigen Mikrohabitaten aus. Ersetzt man das Merkmal Hangneigung durch das Merkmal geomorphologische Objekte, führt dies bei den Moosen zu einem fast ebenso guten Modell (Tabelle 1a).

Alle Standortfaktoren zusammen erklären die Unterschiede im Artenreichtum je nach Artengruppe in sehr unterschiedlichem Ausmass: Bei den Gefässpflanzen sind es 18%, bei den Moosen 25% und bei den Mollusken sogar 49% (Tabelle 1a). Besonders starke Beziehungen zeigten sich zwischen dem Artenreichtum an Mollusken und dem Boden-pH beziehungsweise der Höhenlage einer Probeffläche.

Wir verzichten hier auf eine ausführlichere Darstellung der Resultate zu den unveränderbaren Standortfaktoren. Denn die vorliegende Arbeit soll in erster Linie die durch die Bewirtschaftung beeinflussbaren Waldmerkmale identifizieren, die im Zusammenhang mit dem Artenreichtum stehen.

## Waldstruktur und Artenreichtum

Der Varianz-Anteil der Artenzahlen, den die Struktur- und Nutzungsmerkmale nebst den Standortfaktoren noch zu erklären vermögen, reicht von weiteren 5% bei den Mollusken über 7% bei Moosen bis zu 15% bei den Gefässpflanzen. Die besten Gesamtmodelle erklären damit bei den Gefässpflanzen 33%, bei den Moosen 32% und bei den Mollusken 54% der gefundenen Unterschiede im Artenreichtum pro 10 m<sup>2</sup> Bodenfläche. Wiederum sind es je nach Artengruppe verschiedene Merkmale, die in die Modelle der Wahl einfließen (Tabelle 1c). Bei den Modellen in der Tabelle 1b wurden die Standortfaktoren nicht einbezogen. Etliche der in Tabelle 1b aufgeführten Merkmale fallen schliesslich wieder weg (siehe Tabelle 1c), weil sie offenbar mit Standortfaktoren korreliert sind.

### Gefässpflanzen

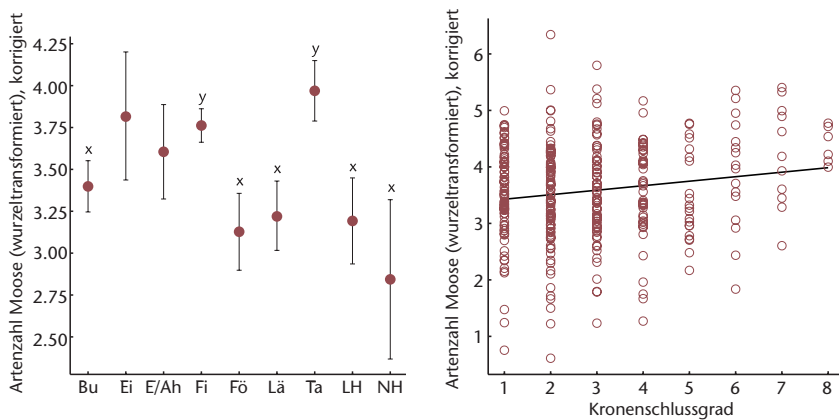
Es sind zwei Strukturmerkmale, die direkt oder indirekt das Lichtangebot am Waldboden anzeigen und das Standortfaktor-Modell noch signifikant verbessern: Deckungsgrad der Bodenvegetation und Bestandesdichte, gemessen als «Stand Density Index SDI». Je mehr Waldboden von Pflanzen überwachsen ist, desto mehr verschiedene Pflanzenarten sind vorhanden (Abbildung 3a). Und je dichter die Waldbäume stehen, desto geringer der Artenreichtum (Abbildung 3b). Alle übrigen der getesteten Waldmerkmale vermögen die Artenvielfalt entweder gar nicht oder nur weit schlechter zu deuten. Insgesamt passen aber auch die besten Modelle bei den Gefässpflanzen eher schlecht. Rund zwei Drittel der Unterschiede bleiben unerklärt.

### Moose

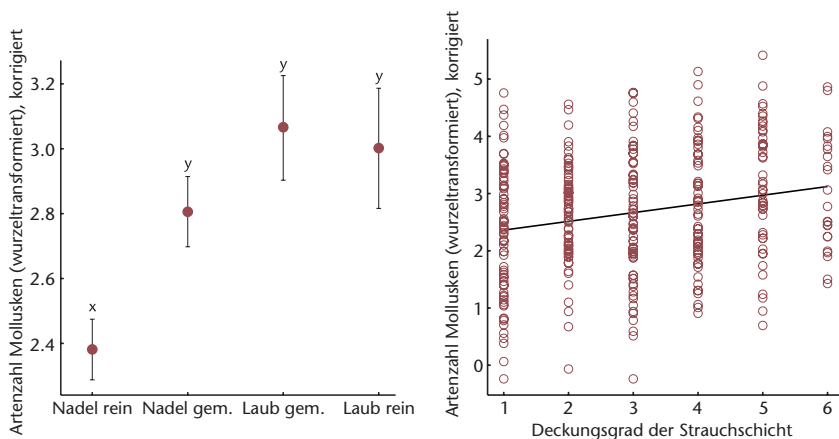
Nebst den Standortfaktoren enthält das beste Modell zusätzlich vier Waldmerkmale.

- Vorherrschende Baumart: Tannen- und Fichtenbestände sind am moosreichsten, während Föhren- und Lärchenbestände signifikant weniger Moosarten enthalten (Abbildung 4a).
- Kronenschlussgrad: Je weniger sich die Baumkronen im Bestand gegenseitig bedrängen, umso höher ist der Artenreichtum der Moose am Boden (Abbildung 4b).
- Waldeigentum: In Privatwäldern wurden signifikant weniger Moosarten beobachtet als in Wäldern im Besitz von Gemeinden oder Korporationen.
- Entwicklungsstufe des Bestands: Jungwuchs enthält am meisten Moosarten, während die älteste Stufe, das starke Baumholz, die geringsten Artenzahlen zeigt.

<sup>6</sup> Definition und Berechnungsweise siehe unter <http://www.lfi.ch/dienstleist/katalog/getattribute.php?Tab=WA&Attr=SDI> (22. Mai 2007)



**Abb 4** Zusammenhänge zwischen Waldstrukturen und dem Artenreichtum der Moose auf einer 10 m<sup>2</sup> grossen Wald-Probefläche. Die Balken bezeichnen die Standardfehler der gezeigten Mittelwerte. Beziehung zwischen (a) der vorherrschenden Baumart im Bestand und der mittleren Anzahl Moosarten; Bu = Buche, Ei = Eiche, E/Ah = Esche/Ahorn, Fi = Fichte, Fö = Föhre, Lä = Lärche, Ta = Tanne, LH = übrige Laubholzarten, NH = übrige Nadelholzarten; Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander ( $p < 0.05$ ); (b) dem Kronenschlussgrad – gruppiert in acht Klassen von 1 = hohe horizontale Konkurrenz, bis 8 = geringe horizontale Konkurrenz – und der Anzahl Moosarten.



**Abb 5** Zusammenhänge zwischen Waldstruktur und dem Artenreichtum der Mollusken auf einer 10 m<sup>2</sup> grossen Wald-Probefläche. Die Balken bezeichnen die Standardfehler der gezeigten Mittelwerte. Beziehung zwischen (a) dem Mischungsgrad Laub-/Nadelholz und der mittleren Anzahl Molluskenarten; Nadel rein  $\geq 90\%$  Nadelbäume, Nadel gem. = 51–90% Nadelbäume, Laub gem. = 11–50% Nadelbäume, Laub rein  $\leq 11\%$  Nadelbäume; Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander ( $p < 0.05$ ); (b) dem Deckungsgrad der Strauchschicht – gegliedert in Klassen von 1 (Deckung  $< 1\%$ ) bis 6 (Deckung 76–100%) – und der Anzahl Molluskenarten.

Die Beziehungen all dieser Merkmale zum Artenreichtum sind zwar signifikant, erklären aber nur wenige zusätzliche Prozente der Gesamtvarianz.

#### Mollusken

Auch bei den Mollusken gibt es nach den Standortfaktoren keine zusätzlichen Waldmerkmale mit ähnlich grosser Bedeutung für den Artenreichtum. Und alle weiteren Merkmale weisen nur schwache Zusammenhänge auf. Trotzdem zeigen sich einige bemerkenswerte Muster im Molluskenreichtum der Bestände, so etwa bezüglich Mischungsgrad. Reine Nadelwälder sind signifikant ärmer an Schneckenarten als Laub- oder Laubmischwälder (Abbildung 5a). Weiter werden mit zunehmender

Dichte des Waldbestandes immer weniger Schneckenarten gefunden. Eine hohe Deckung der Strauchschicht wirkt sich dagegen positiv auf die Artenzahl aus (Abbildung 5b). Schliesslich lassen sich auch noch schwache Effekte des Waldaufbaus und der Entwicklungsstufe nachweisen. aufgelöste und ungleichförmige Waldbestände haben weniger Schneckenarten als gleichförmige Hochwälder. Hier erreicht die Kategorie «starkes Baumholz» die höchste Artenzahl an Schnecken.

#### Waldstruktur und Reichtum an typischen und seltenen Waldpflanzen

Die Anzahl typischer Waldpflanzen, Pflanzen die vorwiegend an Waldstandorte gebunden sind, wird am besten durch den Deckungsgrad der Bodenvegetation, inklusive der Strauchschicht, erklärt (Tabelle 2a). Auch besteht eine Beziehung zum Waldtyp. In dauernd aufgelösten Beständen wachsen weniger typische Waldpflanzenarten als im geschlossenen Wald. Der erklärable Anteil an der Varianz der Anzahl typischer Waldpflanzen liegt im besten Gesamtmodell (inkl. Standortfaktoren) bei rund 18%.

Auch beim Anteil typischer Waldpflanzenarten einer Probefläche erweist sich bei den Waldmerkmalen wiederum das Lichtangebot als wichtigste Grösse im Modell (Tabelle 2b). Der Zusammenhang trägt jedoch ein umgekehrtes Vorzeichen: Je lockerer der Baumbestand, umso geringer ist der Anteil typischer Waldpflanzen oder umso höher der Anteil «waldfremder» Arten.

Für die Anzahl seltener Pflanzenarten gilt, dass dieselben Merkmale, unter denen generell eine hohe Vielfalt an Gefässpflanzenarten auftritt (Tabelle 1c), auch eine erhöhte Anzahl an seltenen Waldpflanzen begünstigen (Abbildung 6a). Neben den Standortfaktoren und dem Deckungsgrad der Bodenvegetation erscheint als neues Merkmal auch das Waldeigentum im besten Erklärungsmodell (Tabelle 2c). Privatwälder haben im Vergleich zu Wäldern im Besitz von Gemeinden oder Korporationen eine geringere Zahl seltener Waldpflanzenarten. Für das beste Modell liegt der erklärable Anteil an der Varianz der Anzahl seltener Waldpflanzen bei rund 21%.

Der Anteil seltener Waldpflanzen lässt sich mit Standortfaktoren zu 30% erklären. Unter Einbezug der folgenden vier Waldmerkmale steigt der erklärable Anteil um weitere 12% auf total 42% (Tabelle 2d).

- Trockenwälder enthalten signifikant mehr seltene Waldpflanzen als Wälder anderer Standorte.
- Je dichter die Bestockung, umso geringer der Anteil seltener Waldpflanzen. Dies gilt in besonderem Mass für die Trockenwälder (Abbildung 6b).
- Reine Laubwälder haben den höchsten Anteil seltener Waldpflanzen, reine Nadelwälder den geringsten.

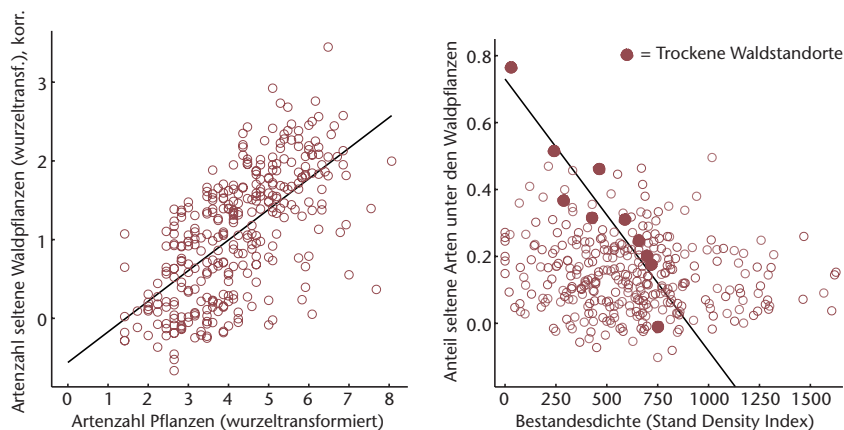
**Tab 2** Die aussagekräftigsten Regressionsmodelle (General Linear Models) für den Zusammenhang zwischen Standort, Waldstruktur (inkl. Waldnutzung) und der Anzahl resp. dem Anteil typischer und seltener Waldpflanzenarten. Alle gezeigten Terme erklären einen signifikanten Teil der Varianz (Testgrösse  $F$ ,  $p < 0.05$ ). Abkürzungen:  $b$  = Richtung des linearen Zusammenhangs bei numerischen Merkmalen ( $\blacktriangle$  = positive Korrelation,  $\blacktriangledown$  = negative Korrelation); d.f. = Anzahl Freiheitsgrade; v.r. = variance ratio ( $F$ ); Adj.  $R^2$  = Adjusted  $R^2$ , d.h. Anteil der mit dem Modell erklärbaren Varianz in Prozent.

| Gefässpflanzen               |                      |      |       |  |                      |      |       |
|------------------------------|----------------------|------|-------|--|----------------------|------|-------|
| a) Anzahl typische Waldarten |                      |      |       | b) Anteil typische Waldarten an der Artenzahl                |                      |      |       |
|                              | b                    | d.f. | v.r.  |  | b                    | d.f. | v.r.  |
| Region                       |                      | 5    | 7.18  | Höhenstufe BDM   | $\blacktriangledown$ | 4    | 32.73 |
| Höhenlage                    | $\blacktriangledown$ | 1    | 4.66  | Höhenlage  | $\blacktriangledown$ | 1    | 41.68 |
| Deckung Bodenveg.            | $\blacktriangle$     | 1    | 27.56 | Bestandesdichte (SDI)  | $\blacktriangle$     | 1    | 54.37 |
| Deckung Strauchschicht       | $\blacktriangle$     | 1    | 8.51  | Kronenschlussgrad  | $\blacktriangle$     | 1    | 22.12 |
| Waldtyp                      |                      | 1    | 8.14  | Domin. Baumart   |                      | 8    | 3.18  |
|                              |                      |      |       | Altersstruktur   |                      | 5    | 3.49  |
| Total d.f.                   |                      | 353  |       | Total d.f.   |                      | 345  |       |
| Adj. $R^2$                   |                      |      | 17.7  | Adj. $R^2$   |                      |      | 44.1  |
| c) Anzahl seltene Waldarten  |                      |      |       | d) Anteil seltene Arten an der Artenzahl typischer Waldarten |                      |      |       |
|                              | b                    | d.f. | v.r.  |  | b                    | d.f. | v.r.  |
| Höhenstufe BDM               |                      | 4    | 8.98  | Höhenstufe BDM   |                      | 4    | 21.37 |
| Region                       |                      | 5    | 5.26  | Region   |                      | 5    | 11.81 |
| Boden-pH                     | $\blacktriangledown$ | 1    | 18.16 | Boden-pH   | $\blacktriangle$     | 1    | 25.37 |
| Deckung Bodenveg.            | $\blacktriangledown$ | 1    | 15.27 | Boden-pH.Region  |                      | 5    | 4.30  |
| Waldeigentum                 |                      | 2    | 2.80  | Spezialstandorte   |                      | 3    | 6.13  |
|                              |                      |      |       | Dichte Bestand SDI   | $\blacktriangledown$ | 1    | 5.69  |
|                              |                      |      |       | Dichte Bestand SDI.Spezialstandorte                          |                      | 3    | 7.29  |
|                              |                      |      |       | Mischungsgrad  |                      | 3    | 3.67  |
|                              |                      |      |       | Entwicklungsstufe  |                      | 5    | 2.83  |
| Total d.f.                   |                      | 328  |       | Total d.f.   |                      | 328  |       |
| Adj. $R^2$                   |                      |      | 21.2  | Adj. $R^2$   |                      |      | 41.5  |

- Entwicklungsstufe: Bestände aus Stangenholz und solche aus starkem Baumholz haben höhere Anteile seltener Arten als die übrigen Entwicklungsstufen.

## Diskussion

Entsprechend der Zielsetzung des LFI und des BDM enthält die hier ausgewertete Datengrundlage ein ökologisch sehr breites, für die ganze Schweiz re-



**Abb 6** Zusammenhänge zwischen der Waldstruktur und dem Artenreichtum seltener Waldpflanzenarten auf einer 10 m<sup>2</sup> grossen Probefläche. Beziehung zwischen (a) der Anzahl aller Pflanzenarten und der Anzahl seltener Waldpflanzenarten auf derselben Fläche; (b) der Dichte des Baumbestandes (Stand Density Index) und dem Anteil seltener Waldpflanzenarten. Besonders hervorgehoben sind trockene Waldstandorte und die zugehörige Regressionsgerade.

präsentatives Spektrum an Waldtypen. Darunter befinden sich Wirtschaftswälder des Mittellandes genauso wie aufgelöste Bestände an der Waldgrenze. Diese Grundlage eignet sich, um generelle Muster der Beziehung zwischen Waldmerkmalen und Artenreichtum zu beschreiben. Dies ist eine der ersten Studien überhaupt, die anhand von derart umfassenden Daten allgemeine Schlüsse über diese Zusammenhänge zieht. Bisherige Untersuchungen zu dieser Thematik beschränkten sich meist auf einen ökologisch oder geografisch engen Bereich von Wäldern (Winter et al 2005, Decocq et al 2004, Deconchat & Balent 2001, Jonsson & Jonsell 1999, Pitkänen 1997). Die vorliegenden Daten eignen sich aber nicht, um auf einzelne, gesamtschweizerisch seltene Waldtypen oder gefährdete Tier- und Pflanzenarten zu schliessen. Für solche Zielgrössen sind LFI und BDM nicht konzipiert und ihre Netze sind zu wenig dicht.

### Artenreichtum und Standortfaktoren

Aufgrund der Vielfalt an Waldtypen war zu erwarten, dass Standortfaktoren einen Teil des Artenreichtums der Probeflächen erklären. Bei Moosen und insbesondere bei Mollusken spielen die Standortbedingungen hier gar die bedeutendere Rolle als die Merkmale der Waldstruktur (Tabelle 1a, 1b). Die biogeografische Region und das Klima beeinflussen den Artenreichtum aller drei Artengruppen. Bei Gefässpflanzen und Moosen fällt dabei auf, dass mit zunehmend kühleren Bedingungen der Artenreich-

tum der Wälder nicht ab- sondern zunimmt (Abbildung 2a). Diesen Sachverhalt beobachteten bereits Neumann und Starlinger (2001) in Wäldern Österreichs. Möglicherweise spielt hier die abnehmende Dichte der Wälder und die dadurch vermehrte Sonneneinstrahlung mit zunehmender Höhe eine Rolle. Hochmontane und subalpine Wälder weisen jedenfalls eine hohe pflanzliche Artendichte auf und sind für die Artenvielfalt der Wälder von grosser Bedeutung. Im Gegensatz zu Gefässpflanzen und Moosen reagieren Mollusken klar negativ auf zunehmende Höhenlage. Dies ist auch aus einer Untersuchung aus Frankreich bekannt (Aubry et al 2005). Eindrücklich belegt wird auch die Rolle des Bodensäuregrades für das Vorkommen von Mollusken, wie sie auch andere Autoren bereits festgestellt haben (Horsák 2006, Martin & Sommer 2004, Millar & Waite 1999).

#### **Artenreichtum und Waldstruktur**

Für die untersuchten drei Artengruppen gilt, dass keines der geprüften linearen Modelle mit beliebiger Kombination der 58 verfügbaren Merkmale für mehr als 54% der gefundenen Unterschiede in den Artenzahlen aufkommen kann (Tabelle 1c). Auch andere Versuche, Artenreichtum mit Waldstruktur zu erklären, ergaben ähnliche Ergebnisse (Aubry et al 2005, Fenton & Frego 2005, Weisberg et al 2003). Schätzungen des Artenreichtums eines beliebigen Waldbestandes wären anhand unserer Modelle mit einer Unschärfe im Bereich von 50% und mehr behaftet. Womöglich gibt es weitere wichtige Waldmerkmale, die wir hier nicht oder nur in ungenügender Form berücksichtigen konnten, wie zum Beispiel Bodenfeuchte und Nährstoffangebot. Auch die unterschiedliche Grösse der LFI- und BDM-Probeflächen verursacht Unschärfen, da die LFI-Probeflächen kaum homogen sind und die BDM-Fläche nur einen Ausschnitt daraus erfasst. Die Messgrösse Artenreichtum erwies sich zumindest in Buchenwäldern Ungarns allerdings als ziemlich robust gegenüber der Variation der Probeflächengrösse (Standovár et al 2006).

#### *Licht ist bedeutendster Faktor*

Für Gefässpflanzen – in geringerem Mass aber auch für Moose und Mollusken – zeigte sich ein Trend, dass offene, lichte Wälder generell eine höhere Artenvielfalt aufweisen als dichte, dunkle Wälder (siehe auch Decocq et al 2004, Deconchat & Balent 2001, Weisberg et al 2003). Das Lichtangebot bestimmt zusammen mit den Bodenbedingungen die Produktivität und damit auch die Bodendeckung durch krautige Pflanzen. Dass bei grösserer Bodendeckung auch mehr Arten vorkommen, ist aber nur scheinbar trivial. Es gibt keine Gesetzmässigkeit, die Bodendeckung und Artenzahl verbindet. Arten wie Brombeeren, Springkräuter, Reitgräser oder Alpenrost können je nach Standort flächig dominieren

und dabei nur einen geringen Artenreichtum zulassen. Die Standortvielfalt und die Konkurrenzkraft der einzelnen Arten spielen eine erhebliche Rolle für die kleinräumige Artendichte, weshalb das Lichtangebot oder damit verbundene Indikatoren wie die Deckung der Bodenvegetation diese nur sehr unscharf indizieren können. Dennoch erklären Waldmerkmale zum Lichtangebot die Artenvielfalt der drei untersuchten Gruppen besser als alle anderen verfügbaren Merkmale zum Waldaufbau.

#### *Waldstrukturen weniger relevant als vermutet?*

Auch ohne den Aspekt des Lichtangebots wird allgemein vermutet, dass die Heterogenität eines Waldbestandes bezüglich Altersaufbau, vertikaler Schichtung oder Mischungsgrad die Biodiversität begünstigt (Lindenmayer et al 2000, Noss 1999). Es wurde deshalb vorgeschlagen, Strukturmerkmale als Indikatoren für Artenvielfalt einzusetzen. Empirische Daten aus Wäldern der borealen und gemässigten Zone, welche die Qualität solcher Indikatoren belegen, liegen allerdings erst wenige vor. Sie zeigten bisher vor allem positive Korrelationen für Vögel (Winter et al 2005, Poulsen 2002, Hanowski et al 1997) und zum Teil auch für Kleinsäuger (Ecke et al 2002, Sullivan & Sullivan 2001). Kleinsäuger und Vögel nutzen die vertikale Dimension eines Bestandes denn auch viel stärker als Mollusken, Moose und Gefässpflanzen, die grösstenteils am Boden leben und mit Ausnahme der Bäume kaum in die Oberschicht des Waldes vordringen. Nur bei den Mollusken sind – sehr schwache – Effekte des Mischungsgrades und der Alterstruktur ersichtlich. Auch andere Studien konnten die positive Wirkung einer heterogenen Bestandesstruktur auf die Biodiversität von Gefässpflanzen und Moosen nicht oder nur sehr eingeschränkt belegen (Neumann & Starlinger 2001, Jonsson & Jonsell 1999).

#### *Kleinstrukturen fördern die Artenvielfalt*

Im Gegensatz zum Waldaufbau gibt es für den Einfluss des Angebots an Kleinlebensräumen und Kleinstrukturen auf den Artenreichtum von Wäldern etliche Beispiele aus der gemässigten und borealen Zone. Positive Effekte eines erhöhten Angebots an Totholz, Baumstümpfen, Stein- und Felsblöcken sind bekannt für Schnecken (Aubry et al 2005, Müller et al 2005), Moose (Mills & Macdonald 2004, Ódor & Standovár 2002, Rambo 2001, Soederstroem 1988) und verschiedene Gruppen von Arthropoden (Halaj et al 2000, Schiegg 2000, Tews et al 2004). Mit den vorliegenden Daten lässt sich diese Hypothese zumindest teilweise für die Moose stützen. Steinige, felsige Strukturen korrelieren mit Moosreichtum positiv. Auch die Korrelation der Moosvielfalt mit der vorherrschenden Baumart könnte mit dem Angebot an Mikrohabitaten in Verbindung stehen. Baumarten mit grober Borke wie Tanne, Fichte und Eiche



schneiden am besten ab. Alte Bäume mit dicker, rissiger Borke sind besonders geeignet für die Besiedlung durch Moose (McGee & Kimmerer 2002, Rambo & Muir 1998a; Abbildung 7). Im vorliegenden Fall können auch andere Faktoren die Unterschiede nach vorherrschender Baumart begründen, zum Beispiel die Luft- und Bodenfeuchtigkeit oder Menge und Beschaffenheit von Falllaub.

#### *Artenarmut im «Urwald»?*

Wald-Biodiversität wird häufig mit den Begriffen Totalreservat und Urwald in Verbindung gebracht. Bei anhaltendem Nutzungsverzicht sollen sich längerfristig Entwicklungsstadien und Strukturen einstellen und spezialisierte Arten einfinden, die im Wirtschaftswald weitgehend fehlen. Beispiele für eine Beziehung zwischen Bestandesalter und Artenreichtum sind bekannt für Gefässpflanzen (Deconchat & Balent 2001, Pitkänen 1997, Halpern & Spies 1995), Moose (Jonsson & Jonsell 1999, Rambo & Muir 1998b), Pilze (Jonsson & Jonsell 1999), Schnecken (Müller et al 2005) und Vögel (Poulsen 2002). In der vorliegenden Studie aber konnte das Bestandesalter in keiner der untersuchten Artengruppen die Unterschiede bezüglich Artenreichtum erklären, auch nicht bezüglich Anzahl oder Anteil von typischen oder seltenen Waldpflanzen. Im Schweizer Wald werden allerdings Bestandesalter, bei denen die Vorteile von Altbeständen zum Tragen kommen, kaum je erreicht. In unserem Datensatz sind nur 14% der beprobten Bestände älter als 150 Jahre, von denen fast alle oberhalb von 1000 Metern liegen. Nur in fünf dieser Fälle liegt die letzte Nutzung mehr als 50 Jahre zurück.

**Abb 7** Alte Bäume mit dicker, rissiger Borke sind besonders geeignet für die Besiedlung durch Moose.  
(Foto: Norbert Schnyder)



#### *Geringe Zusammenhänge mit Alt- und Totholz?*

Totholz wird oft als eine zentrale Grösse für die Biodiversität von Wäldern genannt (Juutinen et al 2006, Bütler et al 2006, Ferris & Humphrey 1999). Beispiele für die Bedeutung von Totholz gibt es viele, darunter auch für Moose (Mills & Macdonald 2004, Rambo & Muir 1998b, Soederstroem 1988) und Schnecken (z.B. Müller et al 2005, Utschick & Summerer 2004). Feuchtes, verrottendes Holz stellt für Moose ein geeignetes Substrat dar. Bei Schnecken wurde nachgewiesen, dass Totholz auf sauren Böden den pH-Wert lokal hebt und Schnecken sich deshalb gerne dort aufhalten (Müller et al 2005). In den Regressionsmodellen dieser Studie erzielte Totholz keinen signifikanten Effekt, was auch methodisch bedingt sein könnte. Moose und Schnecken halten sich häufig direkt am oder in einem engen Bereich um das Totholz auf. Weil Totholz unregelmässig verteilt in der LFI-Probefläche auftritt und die BDM-Aufnahmefläche wesentlich kleiner ist, können sich LFI- und BDM-Probefläche bezüglich der Totholzmenge stark unterscheiden.

#### **Waldstruktur und Reichtum an seltenen Waldpflanzen**

In den Wäldern mit der höchsten Vielfalt an Pflanzenarten wachsen im Mittel auch am meisten seltene Waldpflanzen (Abbildung 6a), die ihren ökologischen Verbreitungsschwerpunkt ausserhalb des Waldes haben. Dabei handelt es sich um Wiesen-, Sumpf- oder auch Ruderalpflanzen. Je geringer die Dichte der Bestockung, umso höher wird ihr Anteil (Abbildung 6b). Die artenreichsten Wälder sind also nicht die typischen, geschlossenen Bestände, sondern diejenigen, die mit krautreichen Pflanzengesellschaften verwoben sind, also Wälder im Übergangsbereich zu Wiesen, Weiden, Mooren und Trockenstandorten (Abbildung 8). Breite Übergänge zwischen Wald und Nichtwald eignen sich demnach, um die Artenvielfalt im Wald zu fördern und untypischen Waldpflanzen ein Refugium zu bieten. Artenreiche Wälder umfassen somit einen Teil der botanisch besonderen Wälder. Unsere Resultate führen zum Schluss, dass trockene, lichte Laubwälder generell die besten Voraussetzungen für einen hohen Anteil seltener Waldpflanzenarten bieten.

#### **Schlussfolgerungen**

Die Resultate der vorliegenden Analyse zeigen, dass sich die Artenvielfalt von Gefässpflanzen, Moosen und Mollusken auf den 10 m<sup>2</sup> Probeflächen des BDM je nach Artengruppe zu 32 bis 54% durch LFI-Waldmerkmale erklären lässt. Obschon vermutlich nicht alle relevanten Lebensraumfaktoren vertreten sind und sich die Grössen der Probeflächen von LFI und BDM um den Faktor 250 unterscheiden,

**Abb 8** Wälder im Übergangsbereich zu Wiesen, Weiden, Mooren und Trockenstandorten sind besonders reich an seltenen Pflanzenarten. (Foto: Thomas Stalling)



sind die Zusammenhänge doch recht eng. Für verlässliche Aussagen zur Entwicklung der kleinräumigen Artenvielfalt der untersuchten Gruppen reichen sie jedoch nicht aus. Für solche Zwecke sind direkte Zählungen der Arten im Feld unverzichtbar.

Wenn keine Erfolgskontrollen mittels Artenerhebungen möglich sind, schlagen wir im Rahmen der Waldbeobachtung folgende Indikatoren vor:

- Bestandesdichte (SDI) und/oder Kronenschlussgrad
- Mischungsgrad (Verhältnis Laub-/Nadelbäume)
- Deckungsgrad der Bodenvegetation

Zahlreiche andere Studien bestätigen die hier gefundenen Zusammenhänge und belegen auch für Pilze, Insekten, Vögel und Kleinsäuger die grosse ökologische Bedeutung von Lebensraumfaktoren für die Artenvielfalt. Deshalb empfehlen Experten auch die Erhebung von weiteren Waldmerkmalen wie beispielsweise dem Totholz. Parallel zur vorliegenden Studie wurde ein Überblick über die wichtigsten derzeit empfohlenen und angewandten Indikatoren zur Biodiversität im Schweizer Wald erstellt (Brändli et al 2007).

Das generelle Ziele der Biodiversitätserhaltung und -förderung liegt zwar nicht in der Maximierung der Artenzahl auf kleiner Fläche. Aber die Zunahme der kleinräumigen Artenvielfalt kann beispielsweise in ausgedehnten monotonen Wirtschaftswäldern eine geeignete Zielsetzung sein. Unsere Untersuchungen zeigen, dass die nachfolgenden, bekannten Empfehlungen für die untersuchten Artengruppen zielführend sind:

- Mehr Licht: Ein besseres Lichtangebot fördert den Artenreichtum mehr als jeder andere Faktor. Dies gilt an erster Stelle für Gefässpflanzen, wo mit zunehmendem Lichtangebot auch der Anteil von untypischen Waldpflanzen zunimmt (Wald und Waldrand als Refugium). Beim Auflichten aber kein Totholz entfernen, sondern Asthaufen anlegen und Dürrständer stehen lassen.
- Naturnahe Baumartenmischung: Laub- und Mischwälder beherbergen am meisten Molluskenarten, besonders an feucht-kühlen Standorten und in Auenwäldern. ■

## Dank

Wir danken den WSL-Kollegen Ulrich Ulmer, Markus Keller, Adrian Lanz und Jürgen Böhl sowie Felix Berchten und Darius Weber vom Büro Hintermann & Weber AG für die Anregungen zur Datenanalyse und die Durchsicht des Manuskriptes.

## Literatur

- AUBRY S, MAGNIN F, BONNET V, PREECE RC (2005) Multi-scale altitudinal patterns in species richness of land snail communities in south-eastern France. *J Biogeogr* 32: 985–998.
- BRÄNDLI UB, BÜHLER C, ZANGGER A (2007) Biodiversität und Waldinventuren. Birmensdorf: Eidgenöss. Forsch.anst Wald Schnee Landsch, LFI info 7. pp. 1–6.
- BRASSEL P, BRÄNDLI UB, EDITORS (1999) Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993–1995. Bern: Haupt. 442 p.

- BÜTLER R, THIBAUT L, SCHLAEPFER R (2005)** Förderung von saproxylicen Arten: Massnahmen, Zielkonflikte und offene Fragen. *Schweiz Z Forstwes* 157: 217–226. doi:10.3188/szf.2005.0217
- DECOCQ G ET AL (2004)** Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *J Appl Ecol* 41: 1065–1079.
- DECONCHAT M, BALENT G (2001)** Vegetation and bird community dynamics in fragmented coppice forests. *Forestry* 74: 105–118.
- ECKE F, LÖFGREN O, SÖRLIN D (2002)** Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *J Appl Ecol* 39: 781–792.
- FENTON NJ, FREGO KA (2005)** Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biol Conserv* 122: 417–430.
- FERRIS R, HUMPHREY JW (1999)** A review of potential biodiversity indicators for application in British forests. *Forestry* 72: 313–328.
- GEISLER P, URMI E, SCHNYDER N (1998)** Liste der Moose der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. In: Schneider H, Paulsen J, editors. CD Schweizer Botanik, 98. Basel: Bot Inst Univ Basel.
- GONSETH Y, WOHLGEMUTH T, SANSONNES B, BUTLER A (2001)** Die biogeographischen Regionen der Schweiz. Erläuterungen und Einteilungsstandard. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft, Umwelt-Materialien 147. 47 p.
- HALAJ J, ROSS DW, MOLDENKE AR (2000)** Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139–152.
- HALPERN CB, SPIES TA (1995)** Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecol Appl* 5: 913–934.
- HANOWSKI JM, NIEMI GJ, CHRISTIAN DC (1997)** Influence of within-plantation heterogeneity and surrounding landscape composition on avian communities in hybrid poplar plantations. *Conserv Biol* 11: 936–944.
- HINTERMANN U, WEBER D, ZANGGER A, SCHMILL J (2002)** Biodiversitätsmonitoring Schweiz BDM. Zwischenbericht. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft, Schriftenreihe Umwelt 342. 89 p.
- HORSÁK M (2006)** Mollusc community patterns and species response curves along a mineral richness gradient: a case study in fens. *J Biogeogr* 33: 98–107.
- JONSSON BG, JONSELL M (1999)** Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodivers Conserv* 8: 1417–1433.
- JUUTINEN A, MÖNKKÖNEN M, SIPPOLA AL (2006)** Cost-efficiency of decaying wood as a surrogate for overall species richness in boreal forests. *Conserv Biol* 20: 74–84.
- LANDOLT E (1992)** Rote Liste. Gefährdung der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft. 185 p.
- LAUBER K, WAGNER G (2001)** Flora Helvetica. Bern: Paul Haupt, 3 ed. 1615 + 268 p.
- LINDENMAYER D, MARGULES CR, BOTKIN DB (2000)** Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conserv Biol* 14: 941–950.
- MARTIN K, SOMMER M (2004)** Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. *J Biogeogr* 31: 531–545.
- MCGEE GG, KIMMERER RW (2002)** Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, USA. *Can J For Res* 32: 1562–1576.
- MCPFE (2003)** Improved Pan-European indicators for sustainable forest management. MCPFE Expert Level Meeting, 7–8 October 2002, Vienna, Austria. Vienna: MCPFE Liaison Unit. 6 p.
- MILLAR AJ, WAITE S (1999)** Molluscs in coppice woodland. *J Conchol* 36: 25–48.
- MILLS SE, MACDONALD SE (2004)** Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *J Veg Sci* 15: 189–198.
- 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: 233–242.
- NEUMANN M, STARLINGER F (2001)** The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *For Ecol Manage* 145: 91–106.
- NOSS RF (1999)** Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *For Ecol Manage* 115: 135–146.
- ÓDOR P, STANDOVÁR T (2002)** Substrate specificity and community structure of bryophyte vegetation in a near-natural montane beech forest. *Community Ecol* 3: 39–49.
- PITKÄNEN S (1997)** Correlation between stand structure and ground vegetation: an analytical approach. *Plant Ecol* 131: 109–126.
- POULSEN BO (2002)** Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation. *Biodivers Conserv* 11: 1551–1566.
- PROJEKTLEITUNG WAP-CH, BHP BRUGGER (2004)** Waldprogramm Schweiz (WAP-CH). Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft, Schriftenreihe Umwelt 363. 117 p.
- RAMBO TR (2001)** Decaying logs and habitat heterogeneity: implications for bryophyte diversity in Western Oregon forests. *Northwest Sci* 75: 270–279.
- RAMBO TR, MUIR PS (1998A)** Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory. *Bryologist* 101: 116–130.
- RAMBO TR, MUIR PS (1998B)** Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *Bryologist* 101: 366–376.
- SCHIEGG K (2000)** Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Ecoscience* 7: 290–298.
- SCHREIBER KF, KUHN N, HUG C, HÄBERLI R, SCHREIBER C (1977)** Wärmegliederung der Schweiz. Bern: Eidg Justiz- Polizeidepartement, Delegierte für Raumplanung.
- SNEDECOR GW, COCHRAN WG (1989)** Statistical Methods. Iowa: Ames. 503 p.
- SOEDERSTROEM L (1988)** The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biodivers Conserv* 45: 169–178.
- STANDOVÁR T, ÓDOR P, ASZALÓS R, GÁLHIDY L (2006)** Sensitivity of ground layer vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness. *Community Ecol* 7: 199–206.
- STIERLIN HR, BRÄNDLI UB, HEROLD A, ZINGGELER J (1994)** Schweizerisches Landesforstinventar. Anleitung für die Felddaufnahmen der Erhebung 1993–1995. Birmensdorf: Eidg Forschungsanstalt WSL. 204 p.
- SULLIVAN TP, SULLIVAN DS (2001)** Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. Diversity and population dynamics of small mammals. *J Appl Ecol* 38: 1234–1246.
- TEWS J ET AL (2004)** Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31: 79–92.

- TURNER H ET AL (1998)** Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins. Fauna Helvetica 2. Mollusca Atlas. Neuchâtel: Centre suisse de cartographie de la faune. 527 p.
- UTSCHICK H, SUMMERER C (2004)** Vergleichende malakologische Untersuchungen in mittelschwäbischen Waldlebensräumen unterschiedlicher Naturnähe. Mitt Zool Ges Braunau 8: 379–428.
- WEBER D, HINTERMANN U, ZANGGER A (2004)** Scale and trends in species richness: considerations for monitoring biological diversity for political purposes. Global Ecol Biogeogr 13: 97–104.
- WEISBERG PJ, HADORN C, BUGMANN H (2003)** Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. Forstwiss Cent.bl 122: 273–286.
- WINTER S, FLADE M, SCHUMACHER H, KERSTAN E, MÖLLER G (2005)** The importance of near-natural stand structures for the biocenosis of lowland beech forests. For Snow Landsc Res 79: 127–144.

## Waldindikatoren zur Artenvielfalt – Erkenntnisse aus LFI und BDM Schweiz

Für die Überwachung der Artenvielfalt wird oft die kostengünstige Erhebung von Lebensraumdaten anstelle von direkten Artenerhebungen vorgeschlagen. Anhand von Daten des Landesforstinventars (LFI) und des Biodiversitätsmonitorings Schweiz (BDM) wird hier untersucht, wie weit die Arten-dichte von Gefässpflanzen, Moosen und Mollusken mit 58 Merkmalen zu Waldstruktur, Standort und Nutzung zusammenhängt. In der Analyse erklären Standortfaktoren – insbesondere die biogeographischen Regionen, die Höhenlage, die Hangneigung und der Boden-pH – je nach Artengruppe zwischen 18 und 49 Prozent der beobachteten Streuung der Artendichte. Von den durch die Bewirtschaftung veränderbaren Lebensraumfaktoren spielen einzig die Lichtverhältnisse im Bestand eine gewichtige Rolle, am stärksten bei den Gefässpflanzen. Zudem korreliert die Anzahl Molluskenarten positiv mit dem Deckungsgrad der Strauchschicht. Keines der Regressionsmodelle erklärt aber mehr als 54 Prozent der beobachteten Varianz. Daraus folgern die Autoren, dass der Artenreichtum für die untersuchten Artengruppen nur mit einer direkten Erhebung verlässlich gemessen werden kann. Die Analyse bestätigt aber auch, dass gewisse Daten aus Waldinventuren von bedeutender ökologischer und umweltpolitischer Relevanz sind.

## Indicateurs forestiers sur la diversité des espèces – connaissances tirées de l'IFN et du MDS Suisse

Pour le suivi de la diversité des espèces, le relevé peu coûteux de données sur l'habitat est souvent préféré à l'inventaire direct des espèces. Sur la base de données de l'Inventaire forestier national (IFN) et du Monitoring de la biodiversité en Suisse (MDS), nous étudions ici le degré de corrélation entre la densité des espèces de plantes vasculaires, de bryophytes et de mollusques et 58 paramètres portant sur la structure forestière, la station et l'exploitation. L'analyse démontre que les facteurs liés à la station – en particulier les régions biogéographiques, l'altitude, la pente et le pH du sol – expliquent, selon le groupe d'espèces, entre 18 et 49 pour cent de la répartition observée de la densité des espèces. Parmi les facteurs liés à l'habitat qui sont modifiables par l'exploitation, seules les conditions de luminosité dans le peuplement jouent un rôle prépondérant, notamment chez les plantes vasculaires. De plus, la corrélation entre le nombre d'espèces de mollusques et le degré de recouvrement de la strate arbustive est positive. Toutefois, aucun des modèles de régression n'explique à plus de 54 pour cent la variance observée. Les auteurs en déduisent que la richesse des espèces pour les groupes spécifiques examinés ne peut être mesurée de façon fiable qu'à l'aide d'un inventaire direct. L'analyse confirme aussi que certaines données tirées des inventaires forestiers sont pertinentes au niveau de l'écologie et de la politique environnementale.