

Thorsten Assmann, Claudia Drees, Eckhard Schröder und Axel Ssymank

### Mythos Artenarmut - Biodiversität von Buchenwäldern

#### Low species diversity of beech forests - a myth

401-406

Die Vielfalt der Buchenwälder offenbart sich in der Vielfalt der Strukturen und Kleinbiotope, in der Vielfalt der Standorte, hängt wesentlich von der historischen Kontinuität und dem Vorhandensein von Zerfallsphasen, Alt- und Totholz ab. Davon hängt auch die Zusammensetzung der Wirbellosenfauna ab. Buchenwälder beherbergen zahlreiche saprophage (inkl. xylobionte) und zoophage Tierarten. Mit Werten zwischen 10 % und 20 % der Arten des regionalen Artenpools sind Buchenwälder für den Erhalt dieses Faunenteils in Mitteleuropa von herausragender Bedeutung. Phytophage sind dagegen in Buchenwäldern artenärmer vertreten. Nach neueren Untersuchungen wird allein die Zahl der Tierarten in Buchenwäldern auf rund 6000 Arten geschätzt, mit einem hohen Anteil von Käfern, Fliegen und Mücken (Hassenstein u. Fechner 2005). Lebensraumtradition und Strukturreichtum sind Faktoren, die maßgeblich die Artenvielfalt unserer Buchenwälder bestimmen und daher bei der Ausweisung von Schutzgebieten und ihrem Management Berücksichtigung finden müssen.

The biodiversity of beech forests is manifest in their diversity of structures, small habitat elements (merotopes) and the diversity of habitats. Biodiversity largely depends on historical continuity and on the presence of decomposing phases, old and dead wood triggering the faunistic diversity of invertebrates. Beech forests are rich in saprophagous (including xylophagous) and zoophagous animal communities. Beech forest may harbour up to 10-20 % of the regional fauna of these guilds and their conservation is thus essential for Central Europe. Numbers of phytophagous species are relatively low in beech forests. New estimates of species richness state a total of about 6000 different animal species living in beech forests (Hassenstein and Fechner 2005). Historical tradition and continuity and structural richness are key to species diversity in our beech forests and need special attention when designating protected areas and planning their management.

# Mythos Artenarmut – Biodiversität von Buchenwäldern

## *Low species diversity of beech forests – a myth*

Thorsten Assmann, Claudia Drees, Eckhard Schröder und Axel Ssymank

### 1 Einleitung

Buchenwälder gelten gemeinhin als artenarm. Dies trifft jedoch lediglich auf die Anzahl der Baumarten zu. Bei näherer Betrachtung von Regenerationszyklus, Nahrungsketten sowie Strukturen zeigt sich eine erstaunliche spezifische Vielfalt von Pflanzen, Wirbeltieren, Insekten, Mollusken, Pilzen. Diese wird entsprechend ihrer ökologischen Rolle im Gesamtsystem Buchenwald skizziert (Bäume und Sträucher, Mykorrhiza, Geophyten, weitere Krautpflanzen, Lianen, Herbivore, Carnivore, Totholzbewohner, Streuzersetzer, Höhlenbewohner etc.). Buchenwälder weisen auch eine Vielzahl von Kleinbiotopen (z. B. Quellen, Bäche, Waldsümpfe/Moore, Felsen, Blockfelder) auf, die das Spektrum der biologischen Vielfalt verbreitern.

Buchen können ein Alter von 300 bis 500 Jahren erreichen, bis 45 m hoch werden und fast 2 m Stammdurchmesser erreichen, auch wenn ihre „forstliche“ Lebensdauer bis zum Hieb meistens nur 140–160 Jahre beträgt. Alte Buchen können daher selbst einen vielfältigen Lebensraum für Tiere bilden. Die Buche ist eine Schlüsselart, die sich selbst ihr Wald-Innenklima schafft und wesentlich die Bodenbildung beeinflusst.

Allein weit über 5 000 Insektenarten leben in unseren Wäldern, darunter vor al-

lem viele Käfer und Zweiflügler. Viele Waldbewohner Mitteleuropas bevorzugen Buchen- oder Buchenmischwälder. Unter den Wirbeltieren der Buchenwälder sind einige Arten bereits in den letzten Jahrhunderten ausgestorben wie etwa der Bär. Andere Arten großer Raumansprüche wie Luchs, Wildkatze oder Wolf sind bis auf kleine Restbestände zusammengeschmolzen. Auch bei den Vogelarten sind zahlreiche anspruchsvollere Waldarten gefährdet. So kann z. B. der Schwarzspecht (*Dryocopus martius*) geradezu als Leitart alter Buchenwälder gelten, denn er baut sich seine Höhlen in lebende alte Buchen und bevorzugt buchendominierte Bestände (MULLER 2005).

### 2 Waldentwicklungsphasen, Phänologie und Dynamik in Buchenwäldern

Nach KORPEL (1995) kann man in mitteleuropäischen Urwäldern folgende zyklisch ablaufenden Entwicklungsphasen und -stadien unterscheiden:

- Vorwald
- Zwischenwald
- Hauptwald im
  - Heranwachsstadium
  - Optimalstadium
  - Zerfallsstadium

Bezogen auf den Hauptwald unterscheiden sich die einzelnen Stadien dabei beträchtlich.

Im **Heranwachsstadium** lassen sich Bäume in allen drei Schichten – der oberen, mittleren und unteren Schicht – finden und der Bestandsschluss ist dicht. Da die Mortalität der Bäume in diesem Alter gering ist, gibt es auch nur wenig Totholz. In der Endphase ist die Konkurrenz zwischen den Individuen allerdings so groß, dass es zu einem starken Absterben junger Bäume kommt (HÄRDTE et al. 2004).

Im darauf folgenden **Optimalstadium** wird der maximale Holzvorrat erreicht, aber der Anteil der Bäume pro Flächeneinheit ist gering. Durch das Fehlen verschiedener Schichten, das Erreichen der maximalen Höhe und einen dichten Kronenschluss erreicht der Wald das Aussehen eines Hallenbestands, der einem Wirtschaftswald ähnelt.

Beim Übergang in das **Zerfallsstadium** lässt die Vitalität der Bäume nach und der Totholzanteil erhöht sich beträchtlich. In diesem Stadium wechseln Gruppen von Bäumen mit Lücken oder aufkommender Verjüngung von Klimaxbaumarten ab (vgl. hierzu KNAPP u. JESCHKE 1991).

Eine Verjüngung von Pionierbaumarten kommt dagegen oft erst nach Katastrophen wie etwa starken Sturmschä-

**Tabelle 1: Buchenwaldtypen in Deutschland**

Table 1: Types of beech forest in Germany

Buchenwaldtyp	Wesentliche Kennzeichen
Buchenwälder bodensaurer mittlerer Standorte	Baumschicht buchendominiert, Kraut-/Strauchschicht meist artenarm bei höheren Pflanzen, aber oft artenreich bei Pilzen und der Bodenfauna (z. B. Käfer, Schmetterlinge, Zweiflügler) sowie bei den Vögeln
Buchenwälder kalk- bzw. basenreicher mittlerer Standorte	Baumschicht buchendominiert, Kraut-/Strauchschicht artenreich an höheren Pflanzen und bei der Bodenfauna (z. B. Schnecken, Laufkäfer, Schmetterlinge, Spinnen und Regenwürmer) sowie bei den Vögeln
Buchenwälder trocken-warmer Standorte	Baumschicht buchendominiert, hoher Anteil thermophiler Pflanzen- und Tierarten (besonders Insekten)
<b>Buchenmischwälder</b>	
Buchen-Eichenmischwälder	Mischwald aus Buche und ein bis zwei Eichenarten, höherer Anteil Licht und Wärme liebender Arten als in vergleichbaren reinen Buchenwäldern sowie phytophage Eichenspezialisten
Bergahorn-Buchenwälder	Mischwald aus Buche und Bergahorn, artenreiche Krautschicht (Hochstauden), durch hohe Luftfeuchtigkeit besonders reich an epiphytischen Moosen und Flechten
Bergmischwälder mit Fichte und Tanne	Mischwald aus Buche, Fichte und/oder Tanne, oft rohhumusreich auf flachgründigen Böden, oft moosreich, reiche Vogel- und Käferfauna

den zu Stande (KORPEL 1995; KOMPA u. SCHMIDT 2003).

Hinsichtlich der räumlichen Verteilung sind die verschiedenen Phasen allerdings meist nicht gleichmäßig verteilt. Diese zyklischen Entwicklungsphasen und -stadien bewirken neben den Auswirkungen einer natürlichen Dynamik mit Katastrophen wie Wind- und Eisbruch (GERKEN et al. 1992) oder Schädlingskalamitäten sowie der sehr abwechslungsreichen Artenzusammensetzung der Buchenwälder von der planaren bis zur hochmontanen Stufe eine enorme Biodiversität dieser Wälder (s. Tab. 1, S. 401).

Viel ausgeprägter als in vielen anderen Wäldern ist darüber hinaus auch der phänologische Wandel des Buchenwaldes im Jahresverlauf (TÜXEN 1986). Sind im Vorfrühling die Buchenwälder noch lichtdurchflutet und zeigen oftmals eine Fülle von Geophyten und Gräsern, so erscheinen sie im Sommer durch den dichten Bewuchs bzw. Kronenschluss plötzlich sehr dunkel. Dieses dichte Laubdach führt dann im Herbst zu einer großen Menge an Falllaub – kaum ein anderer Waldtyp Mitteleuropas besitzt einen derartigen Wandel des Licht- und Mikroklimas im Jahresverlauf wie ein Buchenwald.

Für die Vegetation konnte DIERSCHKE (1982) im Raum Göttingen 11 verschiedene phänologische Phasen im Jahresgang unterscheiden:

1. *Corylus-Leucojum*-Phase
2. *Acer-platanoides-Anemone-nemorosa*-Phase
3. *Prunus-avium-Ranunculus-auricomus*-Phase
4. *Fagus-Lamiastrum*-Phase
5. *Sorbus-aucuparia-Galium-odoratum*-Phase
6. *Cornus-sanguinea-Melica-uniflora*-Phase
7. *Ligustrum-Stachys-sylvatica*-Phase
8. *Clematis-vitalba-Galium-sylvaticum*-Phase
9. *Hedera-Solidago*-Phase
10. Herbstphase
11. Ruhephase (Winter).

### 3 Strukturen im Buchenwald

Wie jeder große Baum bietet auch die Buche eine Fülle von Strukturen, die als Lebensraum für verschiedene andere Pflanzen, Pilze, Flechten und Tierarten dienen (vgl. Tab. 2, sowie Abschnitt 5). Blätter, Blüten und der Stamm sind alle von spezifischen Tierartengemeinschaften besiedelt. Pilze oder Moose auf der Buche bilden wiederum eigene Lebensräume für andere Tierarten, Höhlenbrüter bauen Höhlen, die von vielen Insektenarten mitgenutzt werden, Käferlarven bohren

**Tabelle 2: Strukturvielfalt und Besiedlung der lebenden Buche selbst**

Table 2: Structural diversity and life on a beech tree

Strukturen der Buche	Ausgewählte Besiedler oder Teilhabitat für bestimmte Stadien
Wurzelstock	Hischkäfer
Feinwurzeln	Mykorrhiza-Pilze
Stamm und Rinde	Rindenläuse, Flechten, Spinnen, Bockkäfer, Schnellkäfer, Prachtkäfer, Rindenkäfer, Borkenkäfer, höhlenbrütende Vögel
Stammraum	Jagdhabitat für Fledermäuse und Vögel
Astholz	Bockkäfer
Blätter	Phytophage wie Schmetterlingsraupen, Blattläuse mit ihren Prädatoren, Gallbildner
Knospen	Gallbildner, Winternahrung für verschiedene Tiere, z. B. Rehwild
Blüten	Windblütig, aber auch Schwebfliegen als Besucher, z. B. <i>Melangyna</i>
Früchte	Rüsselkäfer, Eichhörnchen
Kronenraum	Zipfelfalter, Vögel

**Tabelle 3: Ausgewählte Biotopenelemente im Buchenwald**

Table 3: Micro- and macrohabitats in beech forest complexes

Biotopenelemente und Kleinbiotope	Beispiele für typische Besiedler und Zönosen
Windteller	Verschiedene Moose
Stammfuß, Regenabfluss	Moose, Flechten
Strauchschicht	Phytophage Insekten, Vögel
Krautschicht	Geophyten, (z. B. <i>Allium ursinum</i> ), myrmekochore Arten
Temporäre Kleingewässer, z. B. infolge Windwurfs, Dolinen, Waldtümpel	Amphibien, Wasserinsekten, Krebse, Wassermoose
Quellen und Oberläufe von Bächen (vor typischem Auenwald)	Beispielsweise Quellbänder mit <i>Chrysopenium</i> -Arten, Kalktuffbänder an Oberläufen
Verlichtungen und Schläge	Schlagvegetation mit zahlreichen Blütenbesuchern, z. B. bei Schwebfliegen, Hummeln, Tagfaltern, deren Larvenstadien im Wald selbst leben
Innensäume	Blütenbesucher, wie z. B. die Schwebfliegen der Gattungen <i>Baccha</i> und <i>Sphegina</i>
Außensäume und Waldgrenzstandorte	Für Buche nur selten direkte Waldgrenzstandorte, da unter extremen Bedingungen zumeist Mischwälder allerdings mit lichterem Kronenschluss auftreten

Röhren im Holz, die u. a. von solitär lebenden Wildbienenarten als Brutröhren genutzt werden.

Der Artenreichtum dieser Lebensgemeinschaften ist von zahlreichen Faktoren abhängig: Er steigt im Allgemeinen mit dem Alter der Buchen und der zunehmenden Anzahl von mit verschiedenen Tot- und Altholzqualitäten verbundenen Kleinlebensräumen sowie deren historischer Kontinuität im Bestand. Aber ein Buchenwald ist mehr als nur die Buche selbst! So gibt es in Buchenwäldern immer in mehr oder weniger großem Umfang eine Reihe von „Biotopenelementen“ oder Strukturen (vgl. Tab. 3), die erst die Vielfalt des Ökosystems Buchenwald ausmachen. Dazu gehören die Windteller nach einem Sturmwurf, die Stammablaufbereiche mit besserer Wasserversorgung und höheren atmosphärischen Einträgen, die Kraut- und Strauchschicht, aber auch kleinere Gewässer: viele Quellen entspringen im Wald, kleine Oberläufe von Bächen im Buchenwald, kleine Tümpel. Verlichtungen und Waldränder haben je nach Exposition, Bodeneigenschaften und Lichtgenuss ganz eigene Lebensgemeinschaf-

ten, die in einem engen Funktionsgefüge mit dem geschlossenen Wald stehen.

### 4 Waldboden als Lebensraum

Buchenlaub weist verhältnismäßig hohe Gehalte an Kalium, Calcium und Magnesium auf, wird in der Regel schnell abgebaut und ergibt Mull- oder Moderhumusformen.

Im Waldboden leben etwa 1 000 Arten (Bakterien, Pilze, Insektenlarven u. a.), die vor allem in feuchten Wäldern Dichten von 1–2 Mio. Individuen pro m<sup>3</sup> erreichen können (z. B. OBERLEITNER 2007). So fand etwa HÖVEMEYER (1992) in einem Kalkbuchenwald allein bei den Zweiflüglern Schlüpfarten von rund 2 000 Tieren pro m<sup>2</sup> Waldboden aus 299 verschiedenen Arten. Die Bodenfauna reicht von der Mikrofauna unter 0,2 mm, über die Mesofauna zur Makrofauna mit vielen artenreichen Tiergruppen, die oft sehr fein eingesichtet sind. Allein in einem einzigen bodensauren, in der Krautschicht artenarmen Buchenwald können weit über 700 Arten leben (BECK 1987) Unter den artenreichen Gruppen waren über 230 Milbenarten, 85 Nematoden, rund 100 Spin-

nenarten, über 260 Käferarten, 45 Springschwanzarten, Dipteren aus mind. 15 Familien. Die Bodenfauna von Buchenwäldern ist bislang aber noch unzureichend erforscht, und die ganze Bandbreite der Buchen-Waldtypen nicht einmal ansatzweise untersucht. Allein der Stammabfluss kann die Bodenbedingungen so verändern, dass hier eine andere Zusammensetzung der Bodenfauna vorkommt (z. B. SCHEU u. POSER 1996 für Diplopoda und Isopoda).

### 5 Tot- und Altholz

Totholz und Altholz der Buchen sind eine unerschöpfliche Quelle neuen Lebens und zeugen von großer Artenvielfalt in vielen Tiergruppen und bei den Pilzen (vgl. Tab. 4). Diese Vielfalt im Verborgenen fängt bei kleinsten Totholzstrukturen, z. B. an Astlöchern im Kronenraum, an und reicht bis unter den Boden in Wurzelhöhlungen. Nur in alten, heute seltenen unbewirtschafteten Buchenwäldern, wie z. B. im Faulen Ort (BB), im Nationalpark Hainich, oder im Kermeter im Nationalpark Eifel, sieht man dann auch die knorrigen alten Recken mit ihrer ganzen Vielfalt an Kleinlebensräumen. Hier ragen auch die typischen „Hochstubben“ alter toter Buchen in den Himmel, deren Kronen abgebrochen sind, oft dicht besetzt von den Pilzkörpern des Zunderschwamms (*Fomes fomentarius*).

Buchen haben eine größere Anzahl von Holzpilzarten als Eichen und neigen daher am noch lebenden Baum eher zur Großhöhlenbildung (MÖLLER 2005). In deren mächtigen Mulmkörpern können z. B. viele Generationen des Eremiten (*Osmoderma eremita*) nacheinander leben, oder an wurzelnahen Totholzstellen der Veilchenblaue Wurzelhalsschnellkäfer (*Limoniscus viola-ceus*). Nicht umsonst wurden gerade diese beiden Totholzarten in den Anhang II der FFH-Richtlinie aufgenommen, um im europäischen Netz Natura 2000 die bislang im Naturschutz stark vernachlässigten Buchenwälder ins Rechte Licht zu rücken.

Von den in Deutschland lebenden rund 460 Schwebfliegen-Arten (*Diptera: Syrphidae*) sind rund 66 % an Wälder gebunden oder mit Wäldern und deren Randstrukturen assoziiert. Alte Buchenwaldkomplexe – wie z. B. der Hainich – weisen oft über 100 bis zu ca. 150 Arten (SSYMANK 1991) auf, d. h. bis zu 40 % der jeweiligen Landesfauna dieser Artengruppe. Viele Arten gelten als Indikatorarten alter Wälder (SPEIGHT 1989; SSYMANK 1994), andere besiedeln ganz spezifische Strukturen als Teilsiedler – z. B. als Larven, manche fressen Pollen von windblütigen Sträuchern im Waldmantel (z. B. *Melangyna* an Hasel), oder besuchen die blütenreichen Waldsäume und -ränder (vgl. Tab. 5).

Tabelle 4: Tot- und Altholzstrukturen der Buche und ausgewählte Besiedler	
Table 4: Dead wood and old wood structures of beech trees and selected species	
Tot- bzw. Altholzstruktur	Ausgewählte andere Besiedler
Stehendes Totholz	Zahlreiche Totholzkäfer, z. B. Pochkäfer, Schwarzkäfer, Bockkäfer, Hirschkäfer, Schnellkäfer; Pilze, z. B. Zunderschwamm; Spechte
Liegendes Totholz	Pilze, Schnecken (z. B. Raubschnecken, Schließmundschnecken, Nacktschnecken), Käfer
Totholz im Kronenraum	Käfer (thermophile Totholzkäfer, Pilzkäfer)
Pilzbesiedler	Vor allem Käfer, z. B. Kurzflügelkäfer, Schwammkäfer und Zweiflügler sowie Schnecken
Phytotelmen in Baumhöhlen	Xylosaprophage und semiaquatische Gruppen
Saft- und Schleimflüsse	Eigene Zönosen mit Hefepilzen, Bakterien etc. und davon lebenden Zweiflüglerlarven
Rindenrisse	Überwinterung und Austrocknungsschutz, Tagquartier für nachtaktive Insekten (z. B. Rindenwanzen), Nahrungshabitat für Käfer (z. B. Prachtkäfer, Stutzkäfer, Feuerkäfer) Sommerquartier für Fledermäuse
Großhöhlen primär und sekundär	Höhlenbrüter der Vögel: Schwarzspecht, Hohltaube, Waldkauz; Insekten: Hornissen, Bienen, Wespen, Eremit, Schnellkäfer, Zwergkäfer; Säugetiere: z. B. Eichhörnchen, Siebenschläfer, Fledermäuse

Tabelle 5: Tot- und Altholzbesiedler am Beispiel der Familie der Schwebfliegen (verändert nach SSYMANK 1991)	
Table 5: Dead wood and old wood structures used by hoverflies ( <i>Diptera: Syrphidae</i> ) as a case study (modified from SSYMANK 1991)	
Tot- bzw. Altholzstruktur	Fallbeispiel Schwebfliegen ( <i>Diptera: Syrphidae</i> )
Liegendes Totholz	Hartes Holz: <i>Temnostoma vespiforme</i> und <i>T. bomylans</i> (vgl. hierzu Abb., S. 404); Zersetztes Holz: <i>Criorrhina</i> ; Stark zersetzt, feucht: <i>Calliprobola</i> , <i>Sphegina</i> , <i>Xylota</i> -Arten
Pilzbesiedler	<i>Cheilosia scutellata</i> , <i>Cheilosia longula</i>
Phytotelmen in Baumhöhlen	<i>Myathropa florea</i> , <i>Mallota fuciformis</i>
Saft- und Schleimflüsse	<i>Brachyopa pilosa</i> , <i>Ferdinanda cuprea</i>
Rindenrisse	„Schlechtwetterunterschlupf“; Verpuppungsort einiger Totholzbesiedler
Großhöhlen	<i>Pocota personata</i>
Ameisennester unter der Rinde	<i>Microdon analis</i>

Tot- und Altholz bilden einen integralen Teil der Dynamik des Lebensraums Buchenwald und jede Phase des Abbaus hat ihre eigenen Lebensgemeinschaften (z. B. DETSCH 1995; RAUH 1993).

### 6 Wirbellosen-Fauna von Buchenwäldern

Ein Ökosystem besteht aus Organismen, die zumindest teilweise durch trophische Interaktionen miteinander im Zusammenhang stehen. In der Regel können diese Organismen auf Grund ihrer Funktionen im Ökosystem eingeteilt werden in:

- a) **Primärproduzenten**, die (in der Regel) Sonnenenergie nutzen, um körpereigene Moleküle zu synthetisieren und die damit diejenigen Organismen sind, von denen die primäre Biomasse aufgebaut wird,
- b) **Phytophage**, die die lebende Substanz der Primärproduzenten konsumieren, um ihren eigenen Körper aufzubauen und die Energie aus den Blättern

und anderen Pflanzenteilen für ihre übrige Lebensleistung (beispielsweise Fortbewegung, Reproduktion) zu nutzen.

- c) **Zoophage**, die Phytophage oder andere Zoophage zu demselben Zweck konsumieren wie phytophage Primärproduzenten, und
- d) **Saprophage**, die nicht lebende Biomasse konsumieren und damit progressiv abbauen, bis ausschließlich Moleküle freigesetzt werden (Mineralisierer), die von Primärproduzenten aufgenommen werden können.

Die ökosystemaren Funktionen sind in der Regel an diesen Stoffkreislauf gebunden. Für die Leistungen von Ökosystemen sind sie damit von großer Bedeutung (z. B. Grundwasserbildung, Filterwirkung der Luft). Falls bestimmte Funktionen sich ändern (etwa durch Ausfall von Organismen bzw. Arten) können sich auch die Leistungen der betreffenden Systeme deutlich verändern. Tiere haben damit für Buchenwald-Ökosysteme (wie auch für die meisten anderen

Ökosysteme) eine essenzielle Bedeutung als Phyto-, Zoo- und Saprophage.

Für einen großen Teil der Fauna in Buchenwäldern haben Unterschiede in der Basenversorgung der Böden eine wesentliche Bedeutung. Eine zusammenfassende Darstellung der funktionalen Beziehungen in den Biozönosen basischer bzw. saurer Buchenwälder findet sich bei KRATOCHWIL u. SCHWABE (2001).

### 6.1 Phytophage

Da sich die Vegetation der edaphisch differenzierten Buchenwälder stark unterscheidet, überrascht es nicht, dass auch die Phytophagenfauna unterschiedlich ist. Dies hängt damit zusammen, dass zahlreiche Phytophage auf eine oder wenige Fraß- oder Futterpflanzen angewiesen sind. Ein solches Beispiel stellen die Larven der Schwebfliegen *Cheilosia fasciata* und *Portevinia maculata* (Diptera: Syrphidae) dar, die sich ausschließlich in Blättern bzw. Zwiebeln des Bärlauchs (*Allium ursium*) entwickeln. Diese Fliegenarten kommen jedoch auch außerhalb von Buchenwäldern am Bärlauch vor. Einige Arten weisen eine strenge Bindung an die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) auf; zu ihnen gehört der Buchenspringgrüssler (*Rhynchaenus fagi*) (Coleoptera: Curculionidae), dessen Larven in den Blättern minieren. Bei starkem Befall und aus größerer Entfernung sehen die Buchen aus, als ob ein Spätfrost die Blätter beeinträchtigt hätte. Die Überwinterung des Käfers kann aber auch außerhalb von Buchenbeständen erfolgen (z. B. in der Borke von Eichen).

Insgesamt scheinen Buchenwälder weniger stenophag Arten aufzuweisen als von vergleichbaren Eichenbestände bekannt sind.

Für den Göttinger Wald, der ganz überwiegend einen basenreichen Buchenwald darstellt, konnten in langjährigen Untersuchungen 254 Phytophagenarten nachgewiesen werden, die ungefähr 2,4 % des regionalen Artenpools entsprechen (SCHAEFER 1999).

Auffällig ist jedoch, dass einige Arten, die in Buchenwäldern leben und sich phytophag ernähren, einen eindeutigen Vorkommensschwerpunkt in Mitteleuropa aufweisen, d. h., dass über 75 % der Fläche ihres Gesamtareals in Mitteleuropa liegen. Zu diesen Arten gehört der Hellbraunrote Blattkäfer (*Chrysolina*

*rufa*. Für den Erhalt dieser Art hat Deutschland eine besondere Verantwortung, da große Teile des Verbreitungsgebiets auf dessen Staatsgebiet liegen (WESTHUS u. FRITZLAR 2002). Die flugunfähige Art weist mehrere Unterarten auf, von denen einzelne auch in Deutschland vorkommen. So ist eine Unterart (*Chrysolina rufa* ssp. *frieseri*) nur aus Bayern bekannt. Insgesamt ist das Ausbreitungspotenzial dieser Art auf Grund der Flugunfähigkeit vermutlich so gering, dass sie nur in Bereichen mit einer in den letzten Jahrhunderten nicht unterbrochenen Habitattradition vorkommt. Ähnliche Verhältnisse treffen auch auf den Purpurnen Blattkäfer (*Chrysolina purpurascens*) zu, der stärker an feucht-kühle Bedingungen und montane Lagen gebunden ist. Auch von dieser ungeflügelten Art sind Unterarten beschrieben worden.



*Temnostoma bombylans*, eine harmlose Schwebfliege mit Wespenmimikry, deren Larven in noch relativ hartem Buchentotholz leben (Foto: A. Ssymank)

*Temnostoma bombylans*, a harmless hoverfly mimicking wasps, whose larvae live in still relatively hard dead beech wood

Obwohl Buchenwälder sich nicht durch besonders hohe Artenzahlen bei den Phytophagen auszeichnen, leben in ihnen stenotope, seltene und oft auch bedrohte Arten, die außerhalb des Lebensraums Buchenwald mit seinen Sonderstrukturen nicht überleben können.

### 6.2 Saprophage

Laubstreu und Totholz in Buchenwäldern werden von artenreichen Lebensgemeinschaften abgebaut. In der Regel wird die Bodenfauna in drei Größenklassen eingeteilt (Mikrofauna: unter 0,2 mm,

Mesofauna: 0,2–2 mm und Makrofauna: von 2 bis ca. 20 mm). Die Mikrofauna von Buchenwäldern wird von Einzellern sowie Fadenwürmern (Nematoda) dominiert. Die saprophage Mesofauna besteht überwiegend aus Enchyträen (Enchytraeidae) und Bodenmilben (aus der Gruppe der Cryptostigmata). Die Artenzahlen für beide Größenklassen der Saprophagen gehen in den allermeisten Buchenwäldern in die Hunderte. Besser bearbeitet ist die saprophage Makrofauna, zu der Schnecken (Gastropoda), Regenwürmer (Lumbricidae), Asseln (Isopoda), Fliegenlarven (Diptera), Doppelflüßer (Diplopoda) und Schnellkäferlarven (Elateridae) gehören. Ihre Artenzahlen schwanken, weisen aber die Tendenz zu höheren Werten auf gut mit Basen versorgten Mullböden auf (SCHAEFER u. SCHAEFERMANN 1990). Für den Göttinger Wald

konnte nun gezeigt werden, dass über 17 % des regionalen Artenpools dieser trophischen Gruppe im Buchenwald vorkommen. Damit erweist sich die Gruppe der Saprophagen in Buchenwäldern als ausgesprochen artenreich. Für einzelne Gruppen der saprophagen Makrofauna gibt es bisher noch keine verlässlichen Werte. Mehrere Dutzend Familien und Hunderte von Arten der Dipteren sind jedoch für die meisten Buchenwälder sehr wahrscheinlich.

In Buchenwäldern auf Kalkgestein können über 40 Schneckenarten vorkommen. Neben Spezialisten, die in montanen Höhenlagen regelmäßig in Buchenwäldern gefunden werden (z. B. *Ena montana*), gibt es auch Arten, die insbesondere auf eine lang währende Habitattradition angewiesen sind. Zu diesen Arten gehören in einigen Gebieten Deutschlands unter den

Schnecken (Limacidae, Nacktschnecken) der Schwarze Schneegel (*Limax cinereoniger*) und der Pilzschneegel (*Malacolimax tenellus*). Im Gegensatz zu vielen anderen Schnecken können beide Arten auch auf den kalkarmen Böden der bodensauren Buchenwälder Norddeutschlands leben.

In einigen Buchenwäldern wird die Zersetzergemeinschaft von der Makrofauna dominiert. Dies ist auf den Mullböden der Fall. Zwar wird der Hauptteil der Streuzersetzung durch Einzeller geleistet, die eine Schlüsselfunktion in der Energie- sowie Nährstofftransformation übernehmen, doch die Makrofauna stellt

die dominierenden physikalischen „Wandler“ der Streu, die durch den Verzehr und den Horizontal- wie Vertikaltransport eine physikalische Zerkleinerung und Vermischung mit dem Boden herbeiführen, so dass die Aktivität der Einzeller gefördert wird (HÄTTENSCHWILER et al. 2005; SCHEU 2005). Auf Moderböden ist die Aktivität der saprophagen Makrofauna viel geringer.

Der Abbau von Totholz wird überwiegend von Pilzen und Käfern geleistet. Unter den xylobionten Käferarten gibt es zahlreiche, die sich auch in Buchenholz oder damit zusammenhängenden Strukturen entwickeln können. Dazu ist der Eremit oder Juchtenkäfer (*Osmoderma eremita*) zu rechnen, eine prioritäre Art der FFH-Richtlinie. Diese Art kann sich in Höhlungen unterschiedlicher Laubbäume entwickeln (neben Buchen auch Eichen und Obstbäume). Nach Untersuchungen in Schweden ist *Osmoderma eremita* ein sehr guter Indikator für den Xylobiontenreichtum von Baumhöhlen (RANIUS 2002). In Mitteleuropa ist eine zumindest teilweise Sonnenexposition der betreffenden Stamm- oder Astpartie, in der die Entwicklung stattfindet, von großer Bedeutung. Dieser Habitatanspruch belegt, wie bedeutsam Lebensraumstrukturen für artenreiche Buchenwälder sind. Ein entsprechendes Management in Form von Mittelwald- oder Hudewaldwirtschaft fördert deshalb die potenziellen Habitate vieler Arten.

Die herausragende Bedeutung von Buchentotholz für die xylobionte Coleopterenfauna mag beispielhaft die Familie der Hirschkäfer belegen. Von den 7 in Deutschland vorkommenden Arten kann sich jede in Buchenwäldern entwickeln (vgl. KLAUSNITZER 1995; MACHATSCHKE 1969)! Für 3 Arten muss die Buche als bevorzugte Baumart angesehen werden: Großer Rindenschrüter (*Platycerus caprea*), Kleiner Rindenschrüter (*Platycerus caraboides*) und Kopfhornschrüter (*Sinodendron cylindricum*). Bevorzugte Mikrohabitate sind dabei nicht nur sonnenexponiertes Totholz, sondern zum Teil auch Baumruinen in feuchtkühlen Schattensituationen im Inneren von Buchenhochwäldern.

Während viele Xylobionte über ein großes Ausbreitungsvermögen verfügen, zeichnen sich einige Rüsselkäferarten der Gattung *Acalles* – von denen sich auch einige an verpilzten toten Ästen in Bodennähe entwickeln – durch geringe lokomotorische Aktivität und auf Grund von Flugunfähigkeit (Rückbildung der häutigen Hinterflügel) durch ein sehr geringes Ausbreitungspotenzial aus. Die Gattung *Acalles* enthält deswegen ebenfalls Arten, die nur in Buchenwäldern mit einer über Jahrhunderte währenden Habitattradition vorkommen, also

„historisch alte Wälder“ oder „ancient woodlands“ (RACKHAM 2003).

Einige Holzkäfer sind ausschließlich oder ganz überwiegend auf die Buche angewiesen. Dazu gehört sicherlich der auffällige Alpenbock (*Rosalia alpina*), der als prioritäre Art im Anhang II der FFH-Richtlinie geführt wird. Dieser Bockkäfer lebt in lichten Buchenhangwäldern und besiedelt abgestorbene und liegende Stämme und stärkere Äste in wärmebegünstigter, besonnener Position (BENSE et al. 2003).

### 6.3 Zoophage

In allen Straten von Buchenwäldern kommen Zoophage artenreich vor: In der zoophagen Makrofauna von Buchenwäldern dominieren besonders die Kurzflügler (*Staphylinidae*) und Spinnen (*Araneida*): Im Göttinger Wald und im Solling sind sie mit jeweils ungefähr 100 Arten vertreten (SCHAEFER u. SCHAUSERMANN 1990). Diese Werte werden bei einigen Erfassungen noch übertroffen: In einem größeren Buchenwaldgebiet in der Nordeifel (Kermeter) wurde mit unterschiedlichen Methoden die Käferfauna erfasst (KÖHLER 1996). Von den nachgewiesenen 1331 Arten gehörten fast 400 der Familie der Kurzflügler an. Damit übertrifft diese Käferfamilie an Artenreichtum sogar die Gruppe der Totholzkäfer (348 Arten). Sehr oft artenreich vertreten sind auch die Laufkäfer. Bei der Untersuchung in der Nordeifel wurden über 70 Arten festgestellt. Damit sind die Käfer die artenreichste Ordnung in Buchenwaldökosystemen. Es gibt Buchenwaldgebiete, die mehr als 20 % aller in Deutschland nachgewiesenen Käferarten aufweisen (6 500, KÖHLER u. KLAUSNITZER 1998). Hundertfüßer (*Chilopoda*), Pseudoskorpione (*Pseudoscorpionida*) und Weberknechte (*Opilionida*) sind zwar mit weniger Arten vertreten (in der Regel unter einem Dutzend), aber da sie auch nicht so artenreich in Mitteleuropa vertreten sind, ist der in Buchenwäldern vorkommende Anteil der Regionalfauna ausgesprochen hoch (z. B. *Chilopoda* und *Opilionida* mit jeweils ungefähr 20 %). Für diese Arten haben damit Buchenwälder eine besondere Bedeutung. Insgesamt kommen über 11 % des regionalen Artenpools von zoophagen Arten der Makro- und Mesofauna im Göttinger Wald vor, einem basenreichen Buchenwaldgebiet (SCHAEFER u. SCHAUSERMANN 1990).

Artenspektrum und -vielfalt der Zoophagen in Buchenwäldern hängen nach unserem derzeitigen Wissensstand von zahlreichen Faktoren ab. Für mehrere Arten der Laufkäfer konnte gezeigt werden, dass sie in manchen Gebieten Mitteleuropas überwiegend in alten Wäldern auf-

treten, die seit mindestens 200 Jahren – in der Regel sogar viel länger – als Wälder existieren (ASSMANN 1999). Auch unter den Chilopoden und anderen Zoophagengruppen konnten solche Arten nachgewiesen werden. Da das Ausbreitungspotenzial dieser Reliktararten offenbar gering ist, ist auf den Erhalt von Habitatkontinuität zu achten.

Erstaunlich ist die Bindung zahlreicher Zoophager an besondere edaphische Verhältnisse. So ist der Laufkäfer *Carabus irregularis* ausschließlich aus Wäldern auf Kalkböden bekannt (GRIES et al. 1973). Da die kräftigen Oberkiefer der Käfer zum Aufbrechen von Schneckengehäusen eingesetzt werden, ist eine indirekte Bindung über die Nahrungsverfügbarkeit nahe liegend: Auf kalkreichen Böden sind Schnecken häufiger als auf sauren Substraten. Warum andere zoophage Arten bevorzugt auf sauren Böden anzutreffen sind, ist noch unbekannt. Die bisherigen Forschungsergebnisse belegen jedoch, dass auch die artenarm erscheinenden bodensauren Buchenwälder eine abweichende Fauna aufweisen, die auch spezialisierte Arten enthält.

## 7 Zusammenfassung

Die Vielfalt der Buchenwälder offenbart sich in der Vielfalt der Strukturen und Kleinbiotope, in der Vielfalt der Standorte, hängt wesentlich von der historischen Kontinuität und dem Vorhandensein von Zerfallsphasen, Alt- und Totholz ab. Davon hängt auch die Zusammensetzung der Wirbellosenfauna ab. Buchenwälder beherbergen zahlreiche saprophage (inkl. xylobionte) und zoophage Tierarten. Mit Werten zwischen 10 % und 20 % der Arten des regionalen Artenpools sind Buchenwälder für den Erhalt dieses Faunenteils in Mitteleuropa von herausragender Bedeutung. Phytophage sind dagegen in Buchenwäldern artenärmer vertreten. Nach neueren Untersuchungen wird allein die Zahl der Tierarten in Buchenwäldern auf rund 6 000 Arten geschätzt, mit einem hohen Anteil von Käfern, Fliegen und Mücken (HASSENSTEIN u. FECHNER 2005). Lebensraumtradition und Strukturreichtum sind Faktoren, die maßgeblich die Artenvielfalt unserer Buchenwälder bestimmen und daher bei der Ausweisung von Schutzgebieten und ihrem Management Berücksichtigung finden müssen.

### Summary

The biodiversity of beech forests is manifest in their diversity of structures, small habitat elements (merotopes) and the diversity of habitats. Biodiversity largely depends on historical continuity and on

the presence of decomposing phases, old and dead wood triggering the faunistic diversity of invertebrates. Beech forests are rich in saprophagous (including xylophagous) and zoophagous animal communities. Beech forest may harbour up to 10–20 % of the regional fauna of these guilds and their conservation is thus essential for Central Europe. Numbers of phytophagous species are relatively low in beech forests. New estimates of species richness state a total of about 6000 different animal species living in beech forests (HASSENSTEIN and FECHNER 2005). Historical tradition and continuity and structural richness are key to species diversity in our beech forests and need special attention when designating protected areas and planning their management.

## 8 Literatur

- ASSMANN, T. (1999): The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (*Coleoptera*, *Carabidae*). *Biodiversity and Conservation* 8: 1499–1517.
- BECK, L. (1987): Untersuchungen zu Struktur und Funktion der Bodenfauna eines Buchenwaldes. *Abh. u. Ber. Naturkundemuseum Görlitz* 60 (1): 19–27.
- BENSE, U.; KLAUSNITZER, B.; BUSSLER, H. u. SCHMIDL, J. (2003): 4.10 *Rosalia alpina*. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 69/1: 426–432.
- DETSCH, R. (1995): Alt- und Totholzökologie als Faktor in Waldökosystemen. *Laufener Seminarbeiträge* 3/95: 51–58.
- DIERSCHKE, H. (1982). Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Südniedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. *Tuexenia* 2: 173–194.
- GERKEN, B.; KRIEDEMANN, K. u. GRUPPE, M. (1992): Dynamik im Rotbuchenwald durch Eisbruch und Vogelkolonien – ein Beitrag zum Verständnis der Verlichtungsdynamik im mitteleuropäischen Wald. *Laufener Seminarbeiträge* 2/92: 71–79.
- GRIES, B.; MOSSAKOWSKI, D. u. WEBER, F. (1973): *Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae Genera Cychrus, Carabus und Calosoma*. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 35: 3–80.
- HÄRDTLE, W.; EWALD, J. u. HÖLZEL, N. (2004): Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. Ulmer. Stuttgart. 252 S.
- HÄTTENSWILDER, S.; TIUNOV, A. V. u. SCHEU, S. (2005): Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 191–218.
- HASSENSTEIN, W. u. FECHNER, A. (2005): Das Geheimnis des Stirnbergs: Biologen nehmen die Tierwelt in der Rhön gründlich wie nie zuvor unter die Lupe und staunen: Im deutschen Buchenwald leben dreimal mehr Arten als bislang bekannt. *Greenpeace-Magazin* 1: 30–37.
- HÖVEMEYER, K. (1992): Die Fliegengemeinschaften eines Kalkbuchenwaldes: eine 7-Jahres Studie. *Zool. Jahrbücher Systematik* 119 (2): 225–260.
- KLAUSNITZER, B. (1995): Die Hirschkäfer. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg. 109 S.
- KNAPP, H. D. u. JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 21: 21–55.
- KÖHLER, F. (1996): Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald. Vergleichsuntersuchungen im Waldreservat Kermeter in der Nordeifel. *Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen* 6: 1–283.
- KÖHLER, F. u. KLAUSNITZER, B./Hrsg. (1998): Verzeichnis der Käfer Deutschlands. *Entomologische Nachrichten und Berichte (Dresden)*. Beiheft 4: 1–185.
- KOMPA, T. u. SCHMIDT, W. (2003): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Buntsandstein im südwestlichen Harzvorland. *Tuexenia* 23: 95–130.
- KORPEL, Š. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer. Stuttgart – Jena – New York. 310 S.
- KRATOCHWIL, A. u. SCHWABE, A. (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften. Ulmer. Stuttgart. 756 S.
- MACHATSCHKE, J. W. (1969): 86. Fam. LUCANIDAE. In: FREUDE, H.; HARDE, K.-W. u. LOHSE, G. A. (Hrsg.): *Die Käfer Mitteleuropas*. Band 8. Goecke & Evers. Krefeld: 367–371.
- MÖLLER, G. (2005): Großhöhlen als Zentrum der biologischen Vielfalt in Wäldern unter besonderer Berücksichtigung von Holzinsekten und Pilzen. In: HOLST, S. (Hrsg.): *Der Schwarzspecht: Indikator alter Waldökosysteme*. Tagungsband. Deutsche Wildtierstiftung: 153–183.
- MULLER, Y. (2005): Der Schwarzspecht in den Nordvogesen: Bestandsdichte, Brutplätze und Höhlenbäume. In: HOLST, S. (Hrsg.): *Der Schwarzspecht: Indikator alter Waldökosysteme*. Tagungsband. Deutsche Wildtierstiftung: 95–109.
- OBERLEITNER, I. (2007): DIANA – Biodiversität von Bodenorganismen in Naturwäldern. *Natur u. Landschaft* 82 (3): 119.
- RACKHAM, O. (2003): *Ancient Woodland: its history, vegetation and uses in England*. Cattlepoint Press. Colvend. 585 S.
- RANIUS, T. (2002): *Osmoderma eremita* as an indicator of species richness of beetles in hollows. *Biodiversity and Conservation* 11: 931–941.
- RAUH, J. (1993): Faunistisch-ökologische Bewertung von Naturwaldreservaten anhand repräsentativer Tiergruppen. *Schriftenreihe für Naturwaldreservate in Bayern* 2. IHW-Verlag. Eching. 199 S.
- SCHAEFER, M. (1999): The diversity of the fauna of two beech forests: some thoughts about possible mechanisms causing the observed patterns. In: KRATOCHWIL, A. (Ed.): *Biodiversity in Ecosystems*. Kluwer. Dordrecht: 45–64.
- SCHAEFER, M. u. SCHAUERMANN, J. (1990): The soil fauna of beech forests – comparison between a Mull and a Moder soil. *Pedobiologia* 34: 299–314.
- SCHEU, S. (2005): Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes. In: SCHERER-LORENZEN, M.; KÖRNER, C. u. SCHULZE, E.-D. (Eds.): *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Springer. Berlin: 211–233.
- SCHEU, S. u. POSER, G. (1996): The soil macrofauna (*Diplopoda*, *Osopoda*, *Lumbricidae* and *Chilopoda*) near tree trunks in a beechwood on limestone: indications for stemflow induced changes in community structure. *Applied Soil Ecology* 3: 115–125.
- SPEIGHT, M. C. D. (1989): Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nature and Environment Series* 42: 1–79.
- SSYMAN, A. (1991): Die funktionale Bedeutung des Vegetationsmosaiks eines Waldgebietes der Schwarzwaldvorbergzone für blütenbesuchende Insekten – untersucht am Beispiel der Schwebfliegen (*Diptera*, *Syrphidae*). *Phytocoenologia* 19 (3): 307–390.
- SSYMAN, A. (1994): Indikatorarten der Fauna für historisch alte Wälder. *NNA-Berichte* 7 (3): 134–141.
- TÜXEN, R. (1986): Unser Buchenwald im Jahresverlauf. *Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfll. Baden-Württemberg* 47: 3–125.
- WESTHUS, W. u. FRITZLAR, F. (2002): Tier- und Pflanzenarten, für deren globale Erhaltung Thüringen eine besondere Verantwortung trägt. *Landespflege und Naturschutz in Thüringen* 39: 97–135.

**Dr. Eckhard Schröder**  
 • Korrespondierender Autor •  
 Bundesamt für Naturschutz  
 Leiter des Fachgebiets  
 FFH-Richtlinie/Natura 2000  
 Konstantinstraße 110  
 53179 Bonn  
 E-Mail: eckhard.schroeder@bfn.de



Jahrgang 1953, Studium der Biologie in Münster mit dem Schwerpunkt Geobotanik; 1988 Promotion in Münster zum Vegetationskomplex der Sandtrockenrasen in der Westfälischen Bucht; von 1986 bis 1990 Wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Westfälischen

Wilhelms Universität in Münster und Lehraufträge an der Universität Trier; von 1991 bis 1994 Wissenschaftlicher Angestellter am Bundesamt für Naturschutz. Seit 1994 dort Wissenschaftlicher Rat und Leiter des Fachgebiets „Landschaftsökologie“ bzw. seit 2004 als Wissenschaftlicher Oberrat Leiter des Fachgebiets FFH-Richtlinie/Natura 2000“. Arbeitsschwerpunkte: Berichtspflichten der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie und Management der Natura-2000-Gebiete.

**Prof. Dr. Thorsten Assmann**  
 Universität Lüneburg  
 Institut für Ökologie und Umweltchemie  
 AG Tierökologie  
 Scharnhorststraße 1  
 21335 Lüneburg  
 E-Mail: assmann@uni-lueenburg.de

**Dr. Claudia Drees**,  
 Universität Lüneburg  
 Institut für Ökologie und Umweltchemie  
 AG Tierökologie  
 Scharnhorststraße 1  
 21335 Lüneburg  
 E-Mail: drees@uni-lueenburg.de

**Dr. Axel Ssyman**  
 Bundesamt für Naturschutz  
 Leiter des Fachgebiets  
 FFH-Richtlinie/Natura 2000  
 Konstantinstraße 110  
 53179 Bonn  
 E-Mail: axel.ssyman@bfn.de