

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 166 (2015)
Heft: 2

Artikel: Unterirdische Kontinuität und Pilzvielfalt alter Waldstandorte
Autor: Winter, Susanne / Lüderitz, Matthias / Rzanny, Michael
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097514>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 02.05.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Unterirdische Kontinuität und Pilzvielfalt alter Waldstandorte

Susanne Winter Hochschule für nachhaltige Entwicklung Eberswalde, Fachbereich für Wald und Umwelt (DE)*
Matthias Lüderitz Büro für Angewandte Mykologie und Ökologische Indikation, Eutin-Sibbersdorf (DE)
Michael Rzanny Max-Planck-Institut für Biogeochemie, WG Biogeochemical Processes, Jena (DE)

Unterirdische Kontinuität und Pilzvielfalt alter Waldstandorte

Alte Wälder und Waldstandorte besitzen insgesamt eine über der vergleichbarer, jüngerer Wälder liegende Organismenvielfalt. Die Wald- und Standortgeschichte beeinflusst die Waldbiodiversität massgeblich, und die Kontinuität von Lebensräumen ist essenziell für die Ausprägung dieser Biodiversität. Die unterirdische Kontinuität besteht aus diversen Teilaspekten, die jeder für sich Einfluss auf die Ausprägung der Biodiversität haben: Kontinuität der Kohlenstoff- und Stickstoffspeicher, der Oberflächenalterung (grosse terricole Moospolster oder Flechtenrasen), der ungestörten Bodenhydrologie, Kontinuität von natürlichen Prozessen des Stoffumsatzes wie Bio- und Kryoturbation, Kontinuität der Pedogenese und geologischen Schichtung sowie von unterirdischer und erdgebundener Strukturvielfalt. Es gibt zwei Ansätze, um die unterirdische Kontinuität über terrestrische Monitoringverfahren abschätzen zu können. Der eine Ansatz beruht auf der Erhebung bestimmter kontinuieritätsanzeigender Pilzarten (sog. Signalarten), der andere auf Strukturmerkmalen, die auf Kontinuität schliessen lassen. Wir zeigen die Beziehung zwischen pilzlichen Kontinuitätszeigern und der Pilzartendiversität (ohne Signalarten) auf Probekreisebene (500 m²) mithilfe eines Kontinuitätsindizes und unter Verwendung eines Regressionsbaumes auf. Unsere Schlussfolgerungen sind, dass 1) es ein hohes Schutzgebot für Wälder langer Kontinuität geben sollte, da ihre hoch spezialisierte Pilzartenvielfalt deutlich zur biologischen Vielfalt beiträgt, und 2) die unterirdische Kontinuität im Waldmonitoring stärker berücksichtigt werden sollte.

Keywords: naturalness, ecological continuity, indicator species, fungi, below ground forest structure
doi: 10.3188/szf.2015.0083

* Alfred-Möller-Strasse 1, DE-16225 Eberswalde, E-Mail susanne.winter@hnee.de

Alte Wälder und Waldstandorte besitzen eine über der vergleichbarer, jüngerer Wälder liegende Organismenvielfalt (Peterken 1974; für Flechten: Dymytrova et al 2013, Nascimbene et al 2013; für Gefässpflanzen: Schmidt et al 2014; für Mollusken u.a. Moning & Müller 2009). Die Wald- und Standortgeschichte beeinflusst die Waldbiodiversität massgeblich, und die Kontinuität von Lebensräumen ist essenziell für diese Ausprägung der Biodiversität. Alte Wälder, im Sinne einer oberirdischen Kontinuität der Wälder, können durch die Dauerhaftigkeit von oberirdischen Waldstrukturen beschrieben werden (Scheidegger & Stofer 2015, dieses Heft; Michel & Winter 2009, Winter & Möller 2008). Diese für uns Menschen bereits mit den geübten Augen erkennbare Strukturkontinuität ist über Wiederholungsaufnahmen im ökologisch ausgerichteten Waldmonitoring relativ leicht erfassbar (u.a. Brassel 2011, Meyer 2011, Winter 2005). Oberirdische Waldstrukturen und das Vorkommen verschiedener Artengruppen wie Vögel, Käfer, Fleder-

mäuse, Schmetterlinge, Moose und Flechten stehen bei der Erfassung der oberirdischen Kontinuität im Fokus und sind wichtige Kriterien zur Bestimmung der Naturnähe eines Waldes (Chirici et al 2011, Winter 2012), wobei auch zahlreiche lignicol-saprophytische Pilzarten von einer vielfältigen oberirdischen Bestandes- und Totholzstruktur profitieren (z.B. Heilmann-Clausen & Christensen 2004).

Die unterirdische Kontinuität historisch alter Waldstandorte

Historisch alte Waldstandorte (Waldstandorte mit einer kontinuierlichen Waldbestockung von mindestens mehreren Jahrhunderten; Glaser & Hauke 2004) unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Bodenchemie, Nährstoffkreisläufe und Zusammensetzung der Mikroorganismen deutlich von historisch jüngeren Wäldern (z.B. Ackeraufforstungen). Beispielsweise wird in Waldböden mit einer langen Kontinui-

tät (>230 Jahre) fast die Hälfte mehr an Kohlenstoff und Stickstoff gespeichert als in solchen mit kürzerer Kontinuität (50–128 Jahre; Leuschner et al 2014). Die Landnutzungsgeschichte spiegelt sich auch in den mikrobiellen Lebensgemeinschaften wider. Die Mikroorganismenzusammensetzung wird in historisch alten Wäldern von Pilzen (z.B. saprophytische Pilzen und Mykorrhizapilzen), in Wäldern auf ehemaligen Acker- oder Heideflächen von Bakterien geprägt (Fraterrigo et al 2006, Fichtner et al 2014). Menschliche Eingriffe, die zu einer Unterbrechung der Waldkontinuität führen, lassen sich noch nach über einem Jahrhundert im Boden nachweisen (Fichtner et al 2014) und können demnach zu erheblichen und eventuell irreversiblen Veränderungen von Funktionen und Dienstleistungen der Waldökosysteme führen.

Um in die eventuell tiefere Vergangenheit des Waldstandortes im Rahmen eines Waldmonitorings schauen zu können, bedarf es einer Erfassung der unterirdischen Kontinuität. Diese kann wie die oberirdische Kontinuität durch Strukturindikatoren, aber auch über die Artenausstattung, insbesondere das Vorkommen bestimmter Grosspilze, erfasst werden. Die unterirdische Kontinuität wird im Waldmonitoring bisher weniger berücksichtigt als die oberirdische Kontinuität. Lange ungestörte unterirdische Kontinuität begründet aber einen hohen Anteil der heutigen Waldbiodiversität und Naturnähe (Fichtner & Lüderitz 2013, Heiniger et al 2014), weshalb dieser Artikel die Erfassung der unterirdischen Kontinuität (im Monitoring) in den Fokus stellt und Anregung sein will, die unterirdische Kontinuität als Teil der Naturnäheerfassung stärker zu berücksichtigen.

Pilzartenreichtum ...

Insgesamt sind lange ungestörte Waldböden deutlich artenreicher als gestörte Böden (für Pilze: Kost 1991, für Pflanzen: Wulf & Kolk 2014). Nach dem mykologischen Erfahrungswissen bewahrt eine langwährende unterirdische Kontinuität eine höhere Vielfalt von vor allem seltenen und gefährdeten, offensichtlich ausbreitungsschwachen (Pilz-)Arten am Standort. Hermy et al (1999) zeigten für die Gefässpflanzen historisch alter Waldstandorte, dass sie stresstolerant, aber häufig ausbreitungsschwach sind. Unter den Pilzarten sind die sogenannten Dauerwaldzeiger, die eine Waldkontinuität von mehr als 1000 Jahren indizieren, von herausragender Bedeutung (Nitare 2000, 2006). Zu dieser Gruppe gehören unter anderem solche terricolen, also erdgebundenen Pilzarten (oft Mykorrhizapilze; Wulf 1994), die unter den heutigen Umweltbedingungen wahrscheinlich nur noch aus reliktschen Myzelen fruktifizieren können. Pilze sind die einzigen Organismen, die aufgrund der theoretisch unbegrenzten Lebensdauer ihrer Myzele im Boden eine direkte In-

dikation von historisch alten Waldstandorten ermöglichen. Pilzarten mit vermuteten Reliktmyzelen werden als die hochwertigsten Naturnähe- und Kontinuitätszeiger, die heute zur Erfassung der unterirdischen Kontinuität bekannt sind, beschrieben. Grundlegende Informationen dazu finden sich bei Nitare (2000, 2006) und Lüderitz (2003, 2008,¹ 2010).

... und Ungestörtheit des Bodens als

Charakteristiken unterirdischer Kontinuität

Die wichtigsten Faktoren der unterirdischen Kontinuität sind die Ungestörtheit des Bodens und seiner Prozesse verbunden mit einer strukturellen Dauerhaftigkeit. Die Strukturstabilität von Böden rührt unter anderem von der Kornvernetzung und -verklebung durch Cyanobakterien, Algen, Pilzhyphen, Moosen und Flechten her (u.a. Spröte et al 2010). Alte Waldstandorte haben somit unter anderem auch durch ihre hohe Pilzbiomasse stabilere Böden (Tisdall et al 2012). Das Trockengewicht der pilzlichen Biomasse in Waldböden des norddeutschen Quartärs kann bis über 15 Tonnen pro Hektare betragen, dasjenige der Ektomykorrhizapilze allein bis etwa 8 Tonnen pro Hektare (Lüderitz 1993). Gerade an steileren Berghängen kann die unterirdische Strukturstabilität durch Nutzungseingriffe reduziert werden und zu vermehrter Erosion, zu Erdrutschungen und Schlammlawinen führen (Eldridge & Greene 1994, Leys & Eldridge 1998, Daynes et al 2013).

Die unterirdische Kontinuität besteht aus diversen Teilaspekten, die jeder für sich Einfluss auf die Ausprägung der Biodiversität haben (Lüderitz 2003, 2010, Nitare 2000, 2006, Fichtner & Lüderitz 2013):

- Kontinuität der Kohlenstoff- und Stickstoffspeicher (Leuschner et al 2014, Fraterrigo et al 2006). Stickstoff wird vor allem im Chitin der Pilzhyphen festgelegt.
- Kontinuität der Oberflächenalterung, erkennbar zum Beispiel an der Entwicklung grosser terricoler Moospolster oder auch Flechtenrasen. Moospolster (Abbildung 1) von beispielsweise 50 m² Grösse können mehrere Jahrzehnte für Wuchs und Ausbreitung benötigen. Mehrere Hundert terricole Grosspilzarten bevorzugen solche Moospolster als Wuchsorte, unter anderem Arten aus den Gattungen der Pfifferlingsartigen (*Cantharellus* im weiteren Sinn), Täublinge (*Russula*), Milchlinge (*Lactarius*) und Schleierlinge (*Cortinarius*).
- Kontinuität der ungestörten Bodenhydrologie (einschl. Wassereinzugsgebiete, unterirdische Wasserführungen, [blinder] Quellen, Haftwasser...) er-

¹ LÜDERITZ M (2008) Reliktmyzele. Die Bedeutung von Reliktmyzelen für Mykologie, Naturschutz und Vor- und Frühgeschichte. Unveröff. Vortragsmanuskript (CD).



Abb 1 Die Entstehung ausgedehnter Moospolster dauert oft mehrere Jahrzehnte.
Foto: Matthias Lüderitz



Abb 2 Das Schweinsohr (*Gomphus clavatus*) ist ein Naturnähezeiger und Indikator einer langwährenden standörtlichen Kontinuität (Nitare 2006). Die Art kann vor allem in Bergnadelwäldern auf Kalkböden nachgewiesen werden. Foto: Achim Bollmann

möglichst über relativ konstante Grundwasserhöhen und Boden(luft)feuchte einen dauerhaften Erhalt der Vorkommen von fruktifizierenden Pilzarten und deren Myzelsystemen im Boden alter Waldstandorte (Lüderitz 1993). Sinkenden Wasserständen können Pilzhyphen zeitweilig tiefer in den Boden nachfolgen, doch dauerhaftes Abführen von Wasser (z.B. über Entwässerungsgräben oder Drainagerohre) oder Änderung des Grundwasserpegels durch Trinkwassernutzung oder Klimaveränderungen führen langfristig zum Rückgang der pilzlichen Bodenbiomasse. Bei Störung können zum Beispiel etliche

Mykorrhizaarten noch wenige Jahrzehnte in latenter, quasi saprophytischer Lebensweise oder in Dauerstadien im Boden überleben, aber langfristig gehen sie verloren.

- Kontinuität von natürlichen Prozessen im Stoffumsatz sowie Bioturbation und Kryoturbation (Fichtner et al 2014).
- Kontinuität der Pedogenese und der geologischen Schichtung sowie von unterirdischer und erdgebundener Strukturvielfalt (Steine, Blöcke, Petrifizierungen, Gänge und Höhlen, unterirdisches Totholz, einschliesslich Wurzelwerke und Holzkohle im Boden). So können bei Standortkonstanz manche Pilzarten, vor allem die Ektomykorrhizapilze der Baumarten, mit ihren Hyphensystemen in Lockersedimenten bis in 12 m Tiefe vordringen (Lüderitz 1993). Eine Signalart für die Kontinuität der Pedogenese ist zum Beispiel die Zungenförmige Hirschtrüffel-Kernkeule (*Cordyceps ophioglossoides*), die insbesondere an alten Waldstandorten mit weitgehend ungestörtem, autochthonem Bodenprofil zu finden ist und dort auf Hirschtrüffelarten parasitiert.

Konzepte zur Erfassung der unterirdischen Kontinuität

Es gibt zwei Ansätze, um die unterirdische Kontinuität über terrestrische Monitoringverfahren abschätzen zu können. Der eine Ansatz beruht auf der Erhebung bestimmter kontinuierkeitsanzeigender Arten (sog. Signalarten), der andere auf Strukturmerkmalen, die auf Kontinuität schliessen lassen. Diese Ansätze ergänzen nicht nur die Analyse von Kartenwerken und Literatur zur Ermittlung von historisch alten Waldstandorten, sie ermöglichen vielmehr einen Blick noch tiefer in die Vergangenheit des Standortes hinein.

Artenbezogene Indikationsmethode: das Signalartenkonzept

Vor etwa zwei Jahrzehnten wurde in Schweden das Signalartenkonzept entwickelt (Nitare 2000, 2006). Dieses beruht auf dem Umstand, dass es eine Reihe von leicht erkennbaren Kryptogamenarten (Grosspilze, Moose und Flechten) gibt, die sehr gute Indikatoren für die Abbildung hoher Naturnähe von Waldlebensräumen und teilweise von unterirdischer Kontinuität darstellen. Ihr Vorkommen aggregiert oder spiegelt die Standortgeschichte wider, wobei das Vorkommen dieser Arten mit dem Vorkommen anderer seltener und gefährdeter Arten derselben Artengruppen, aber auch der höheren Pflanzen korreliert (für Flechten, Moose und holzbewohnende Pilze: Norden et al 2007). Die Bindung vieler Kryptogamen an besondere Qualitäten ihres Lebensraumes ist oft spezifischer und deutlicher ausgeprägt als

die von seltenen höheren Pflanzen- oder Tierarten (Fichtner & Lüderitz 2013). Diese Kryptogamen-Zeigerarten, die speziell für die Zwecke der naturschutzfachlichen Bewertung von Waldbiotopen verwendet werden, bezeichnet man als Signalarten (Nitare 2000, 2006). Das Signalartenkonzept wurde von Fichtner & Lüderitz (2013) auf die norddeutschen Bedingungen übertragen.

Für Deutschland, Österreich und die Schweiz können unter vielen weiteren folgende Arten und Gattungen als Dauerwaldzeiger mit einer Bindung an Wälder mit kontinuierlicher Bestockung von mehr als 1000 Jahren betrachtet werden: Erd- und Haarzungen (die meisten Arten der Gattungen *Geoglossum* und *Trichoglossum*), das Schweinsohr *Gomphus clavatus* (Abbildung 2), die Stielzungen (*Microglossum* spp.) sowie die Gallenstachelinge (*Sarcodon* spp.) – wobei zu beachten ist, dass einzelne Arten auch auf naturnahen Pionierstandorten auftreten können und ihre Zeigerfunktion nur innerhalb des Waldes gilt (Nitare 2000 oder 2006, Lüderitz 2010).

Strukturbezogene Indikationsmethode: das Konzept der Oberflächenkontinuität

Die unterirdische Kontinuität des Waldbodens benötigt eine dauerhafte Waldbestockung auf dem Standort, verkraftet aber wohl kleine zeitliche Lücken in der Bestockung (Bradshaw et al 2015) und Baumartenkontinuität. Die unterirdische Kontinuität ist in Teilaspekten von der erdgebundenen Oberflächenkontinuität abhängig und auch über diese indizierbar. Es gibt mykologisch wichtige erdgebundene Mikrohabitate und grössere Strukturen, die auf die Standortkontinuität hinweisen. Unter der Bezeichnung «Woodland Key Habitats» wurden bereits in verschiedenen Ländern Nordeuropas Kartierelemente entwickelt (Axelsson & Noren 2003, Timonen et al 2005), die sich allerdings nicht auf die unterirdische Kontinuität beschränkt haben. Oberirdische Strukturindikatoren für unterirdische Kontinuität sind zum Beispiel grossflächige Moospolster (Abbildung 1) und Flechtenrasen, dauerhaft gelagerte Grosse Steine und Blöcke (intensive Oberflächenbestreuung) sowie intakte Quellstrukturen und grossräumige Tuffbildungen (Winter et al, in Vorbereitung)². Das heisst also, dass Aspekte der unterirdischen Kontinuität auch an der Bodenoberfläche strukturell erfasst werden können. Darüber hinaus ist es möglich, die Autochthonität des Bodenprofils mit einem Bohrstock zu erfassen.

Bedeutung der unterirdischen Kontinuität für die Pilzvielfalt

Wir haben im Nordosten Deutschlands im Zeitraum 2012–2014 in 51 Probekreisen (Dauerflächen) à 500 m² in zehn mindestens 120 Jahre alten

Waldmeister-Buchenwäldern (Lebensraumtyp 9130 nach der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie) die oberirdischen und erdgebundenen Waldstrukturen sowie die Fruchtkörper der terricolen Pilzarten flächig aufgenommen (fünf Erfassungen: zwei Frühlings- bis Frühsommer-, zwei Herbst- und eine Spätsommernaufnahme).³ Alle Grosspilzvorkommen mit Fruchtkörpern >1 mm wurden erfasst. Den gefundenen Pilzarten wurde der Zeigerwert der Standortkontinuität nach Nitare (2000, 2006), Lüderitz (2008, 2010) und Fichtner & Lüderitz (2013) in fünf Klassen zugeordnet: 0) kein Kontinuitätszeiger, 1) Indikator einer geringen, etwa 200- bis 300-jährigen Waldkontinuität, 2) Indikator einer mittleren, etwa 300- bis 1000-jährigen Waldkontinuität, 3) Indikator einer langen, wohl mehr als 1000 Jahre andauernden Waldkontinuität und 4) Kontinuitätszeiger, die aufgrund zu geringer Kenntnisse nicht den Klassen 1 bis 3 zugeordnet werden können.

Wir wollten wissen, ob diese Kontinuitätszeiger, die vor allem anhand des langjährig erworbenen mykologischen Spezialwissens der Pilzkundler so festgelegt wurden, in nachweisbarem Bezug zur Artenzahl der Pilze auf den 51 Probekreisen stehen. Dazu haben wir mithilfe eines Regressionsbaumes (conditional regression tree; Hothorn et al 2006) die bedeutendsten Prädiktoren für die Gesamtartenzahl der Pilze in den Probekreisen ermittelt. Regressionsbäume eignen sich einerseits sehr gut, um die wichtigsten Prädiktorvariablen für die Gesamtartenzahl der Pilze zu identifizieren, und andererseits, um die komplexen Beziehungen und Interaktionen zwischen diesen Variablen zu beschreiben. In die Analyse ist ein Set von fast 160 Variablen eingegangen, die die Waldverhältnisse an den kartierten Probekreisen beschreiben. Viele Variablen bezogen sich auf die Strukturausstattung des lebenden Bestandes sowie die Totholzqualität und -quantität. Es wurden zudem die Baumartenzusammensetzung, Mikrohabitate am stehenden lebenden oder abgestorbenen Baum, Lichtverhältnisse, Angaben zur Bewirtschaftung und die Waldentwicklungsphasen erfasst. Die Bodenvegetation, die Strauch- und die Krautschicht wurden ebenfalls erhoben. Eine der 160 Variablen war das Mass für die Kontinuität des Probekreises, ermittelt aus den Zeigerwerten der vorhandenen Pilzarten. Für die Ermittlung dieses sogenannten Kontinuitätsindizes wurden alle Arten pro Probekreis, die einen Zeigerwert von 1 bis 3 besaßen, mit ihrem Zeigerwert multipliziert, aufsummiert und durch 100 dividiert. Der Kontinuitätsindex steigt mit der Höhe des Zeigerwertes (Wert 1, 2 oder 3) und der Anzahl nachgewiesener Pilzarten mit Zeigerwert 1 bis 3.

² WINTER S, BEGEHOLD H, HERRMANN M, LÜDERITZ M, MÖLLER G, RZANNY M ET AL (in Vorbereitung) Praxishandbuch – Naturschutz im Buchenwald.

³ Bisher unveröffentlichte Daten. Beschreibung der Untersuchungsflächen siehe Winter et al (2014).

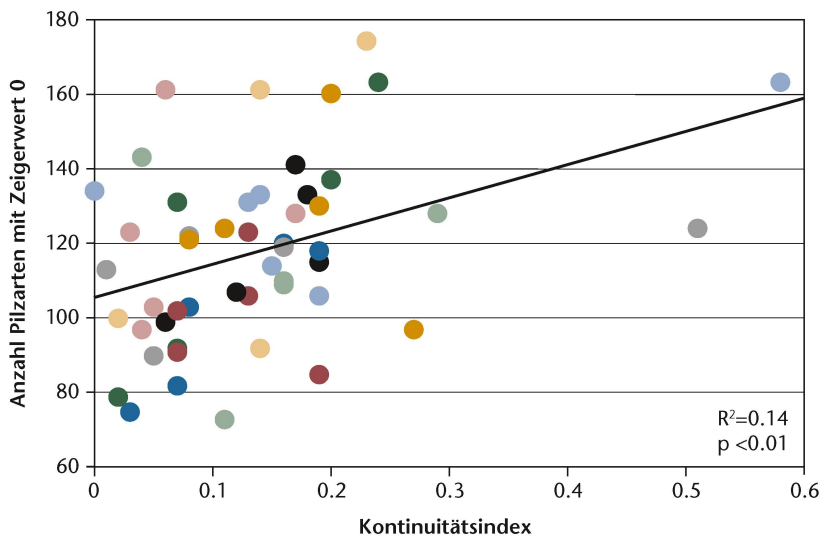


Abb 3 Beziehung zwischen dem Kontinuitätsindex (gebildet aus den Pilzarten mit Zeigerwert 1–3) und der Anzahl Pilzarten mit Zeigerwert 0 (keine Kontinuitätszeiger) je Probekreis. Die Farben codieren die zehn verschiedenen Untersuchungsflächen. Die Pilzartenvielfalt verteilt sich wie folgt: 738 Arten in Klasse 0 (keine Kontinuitätszeiger), 98 Arten in Klasse 1 (geringe, etwa 200- bis 300-jährige Waldkontinuität), 77 Arten in Klasse 2 (mittlere, etwa 300- bis 1000-jährige Waldkontinuität), 13 Arten in Klasse 3 (lange, >1000 Jahre andauernde Waldkontinuität). Klasse 4 (Kontinuitätszeigerarten ohne genaue Zuordnung zu den Klassen 1–3; keine Arten erfasst).

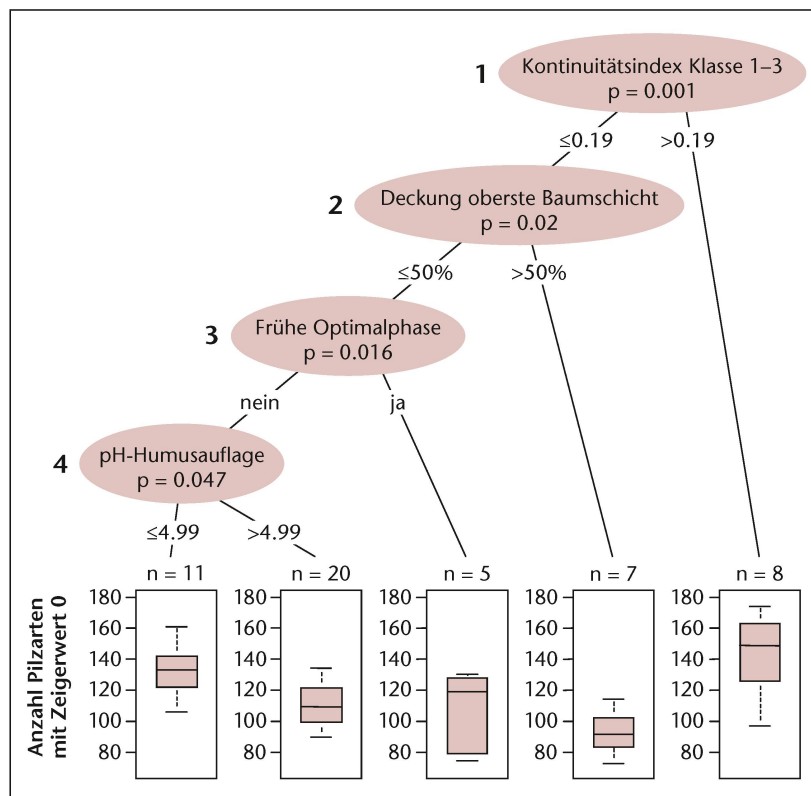


Abb 4 Aussagekräftigste Prädiktoren für die Artenzahl der Pilze mit Zeigerwert 0 (keine Kontinuitätszeiger; Analyse mithilfe eines Regressionsbaumes). Der Kontinuitätsindex trennt die Probekreise mit hoher und eher niedriger Pilzartenausstattung deutlich (siehe Boxplot ganz rechts: hohe mittlere Artenzahl pro Fläche). n: Anzahl Probekreise.

Die Ergebnisse zeigen, dass die Ausprägung der Pilzartenvielfalt der untersuchten Buchenwälder mit dem Kontinuitätsindex der im Probekreis nachgewiesenen Pilzarten verbunden ist (Abbildungen 3 und 4). Die nachgewiesene Artenzahl war auf Pro-

bekreisen mit Kontinuitätsindex >0.19 am höchsten. Auf diesen Flächen wurden im Durchschnitt mehr als 150 verschiedene Pilzarten der Klasse 0 (keine Kontinuitätszeiger) auf 500 m² gefunden. Auf Flächen mit einem Kontinuitätsindex <0.19 fanden sich bei einem Deckungsgrad der obersten Baumschicht von mehr als 50% mit durchschnittlich nur etwa 90 Pilzarten der Klasse 0 die geringste Pilzvielfalt. Probekreise mit einem Kontinuitätsindex <0.19, aber einem Deckungsgrad der obersten Baumschicht von weniger als 50% in einer anderen als der frühen Optimalphase und einem niedrigen pH-Wert der Humusaufgabe (≤ 4.99) wiesen mit durchschnittlich etwas über 130 Pilzarten der Klasse 0 eine mittlere Pilzartenvielfalt auf.

Die Artenzahl der Pilze wurde somit von allen einbezogenen Variablen an erster Stelle durch die Höhe des Kontinuitätsindex gruppiert. In dieser Deutlichkeit hatten wir das angesichts der in die Analyse eingegangenen Variablen nicht erwartet.

Schlussfolgerungen und Aussicht

Die Sicherung der biologischen Vielfalt und die Erhaltung der Integrität und Funktionalität von Waldökosystemen sind zentrale Ziele des Waldnaturschutzes und des Klimaschutzes (BMU 2007, Milad et al 2011). Wälder mit langer ober- und unterirdischer Kontinuität sind nicht nur vielfältiger an spezifischen Lebensgemeinschaften, sondern auch häufig hinsichtlich ihrer Ökosystemfunktionen naturfernen Forsten überlegen (z.B. Luysaert et al 2008, Jacob et al 2013). Folglich ist die Beurteilung der Naturnähe nicht nur Ausgangspunkt, sondern auch wichtigstes Kontrollinstrument zur Umsetzung dieses Zieles. Entscheidendes Kriterium für die Auswahl potenzieller Naturnäheindikatoren ist ihre Eigenschaft, die strukturelle Naturnähe wie die Dauer und Intensität einer anthropogen ungestörten Entwicklung eines Waldstandortes widerzuspiegeln. Dies ist vor allem auch für die Identifizierung von naturschutzfachlich besonders wichtigen Flächen wie historisch alten Waldstandorten und Biodiversitätszentren von grosser Relevanz.

Unser Beitrag zeigt auf, dass der den Pilzarten zugeordnete Kontinuitätszeigerwert mit der Artenvielfalt der Pilze korreliert und somit die Kontinuität eines Waldstandortes anhand dieser pilzlichen Signalarten abgeschätzt werden kann. Verschiedene Schlussfolgerungen können daraus abgeleitet werden:

- 1) Über die Pilze und ihre Kontinuitätszeigerwerte lassen sich (historisch) alte Wälder und biologische Zentren der Artenvielfalt ermitteln.
- 2) Wälder mit einer langen Kontinuität sind nicht herstellbar und – soweit bisher bekannt ist (in Kombination mit den Ergebnissen von Fichtner et al 2014) – auch kaum regenerierbar.

3) Es gibt ein hohes Schutzgebot für Wälder langer Kontinuität, da ihre hoch spezialisierte Pilzartenvielfalt zur Sicherung der biologischen Vielfalt beiträgt. Das Schutzgebot umfasst in erster Linie, dass die erdgebundene (endogene) Kontinuität nicht unterbrochen wird (Lüderitz 2011).⁴ Somit sollten keine Eingriffe in den Boden und Veränderungen der Bodenoberfläche durchgeführt werden, die die erdgebundenen Strukturmerkmale verändern.

4) Es sollten Schutzkonzepte für (historisch) alte Wälder und alte Waldstandorte erstellt werden, die einerseits auf den von Bütler et al (2015) dargelegten oberirdischen Strukturvariablen und andererseits auf den hier vorgestellten unterirdischen Kontinuitätsvariablen (unterirdische Kontinuität anzeigende Signalarten und/oder erdgebundenen Strukturen) basieren.

Ein Vorteil des Signalartenkonzeptes ist (Fichtner & Lüderitz 2013), dass die Erfassung weniger indikatorischer, oberirdischer Pilzfruchtkörper genügt, um auf die Standortkontinuität und die damit verbundene Pilzvielfalt schliessen zu können. Die Kartierung von Signalarten ermöglicht die direkte Lokalisierung und räumliche Erfassung von alten Waldstandorten im Gelände (Nitare 2006) ohne aufwendige, punktuelle, molekulargenetische Untersuchungen (Hartmann et al 2012). Ein weiterer Vorteil ist, dass die Signalarten so gewählt sind, dass auch interessierte und geschulte Laien naturschutzfachlich wertvolle alte Standorte ermitteln können. Ein Nachteil ist eine gewisse Wetter- und Saisonabhängigkeit, da nur fruktifizierende Arten nachgewiesen werden können.

Der Begriff «alte Wälder» wird zum Teil sehr unterschiedlich definiert. Während in der Wissenschaft der Begriff «historisch alte Wälder» anhand der Dauer der Waldbestockung definiert wird (z.B. Rackham 2003, Peterken 1996), werden in der Forstwirtschaft und -wissenschaft oft schon Wälder, deren Aufforstung nur wenige Jahrzehnte zurückliegt, als alt bezeichnet. Diese Verkleinerung des Zeitfensters ist eine Fehlinterpretation des Begriffes, da alte Wälder oberirdische Strukturkontinuität aufweisen müssen. Alte Waldstandorte zeichnen sich durch eine kontinuierliche Waldbestockung über sehr lange Zeiträume aus, wobei durchaus Eingriffe des Menschen (Auflichtung, Hutewald, Streunutzung, Holznutzung, zeitweiliger Baumartenwechsel etc.) stattgefunden haben können, ohne dass die Standortkontinuität nachhaltig unterbrochen wurde. Niemals sind alte Waldstandorte an Orten zu finden, die historisch grossräumig als Acker genutzt wurden oder auf denen flächige Bodenbearbeitung (auch im Wald) stattfand. Auch älteren Aufforstungen an solchen Standorten fehlen viele typische Merkmale alter Waldstandorte.

In diesem Beitrag wurde vorgestellt, dass die Bestimmung der Naturnähe von Wäldern um As-

pekte der unterirdischen Kontinuität ergänzt werden sollte. Die bisher auf die oberirdische Strukturvielfalt bezogenen und meist mit Fokus auf die xylobionten Insekten und Fledermäuse ausgeprägten Kartier- und Monitoringansätze sagen bisher zu wenig über die Ausstattung mit terricolen Kryptogamen und hier vor allem der Pilze aus. Das Monitoring sollte umfassender ausgestaltet und die oberirdische mit der unterirdischen Erfassung kombiniert werden. Somit können Zentren der biologischen Vielfalt im Wald gefunden werden, wobei die Zentren der unterirdischen Naturnähe und Kontinuität räumlich deutlich von den oberirdischen Zentren abweichen können. Ein gutes Beispiel dafür liefern drei Probekreise in der vorgestellten Untersuchung, die reich an seltenen und besonderen Pilzarten und pilzlichen Kontinuitätszeigern sind, obwohl das Gebiet nach Grossschirmschlag an der Oberfläche seit längerer Zeit (mehr als zwei Jahrzehnte) strukturell verarmt ist. In der Nähe einer vermoorten Feuchtestelle unter dichter, homogener Buchenverjüngung konnten zum Beispiel der Lilasilbrige Schleimkopf (*Cortinarius argenteoilacinus*) und der Schwarzschnepf (*Tricholoma atrosquamosum*) als herausragende Kontinuitätszeiger (Klasse 3) nachgewiesen werden. Die naturschutzfachlich wertvollsten Biodiversitätszentren finden sich meist dort, wo die ober- und unterirdische Kontinuität zusammentreffen.

Facetten des hier vorgestellten Konzeptes benötigen allerdings noch weiterer detaillierter (Wirkungs-)Analysen. Vor allem unsere Kenntnisse der Ökologie einzelner Pilzarten sowie ihrer Vergesellschaftung und Verbreitung sind teilweise noch gering (Runnel et al 2014) und sollten durch wissenschaftliche Untersuchungen noch deutlich verbessert werden. Zudem wären eine deutliche Erweiterung der von Fichtner & Lüderitz (2013) publizierten Liste mit Kontinuitätszeigerwerten der einzelnen Pilzarten und eine Harmonisierung der verschiedenen diesbezüglichen Indikationssysteme sehr hilfreich. ■

Eingereicht: 11. November 2014, akzeptiert (mit Review): 2. Februar 2015

Literatur

- AXELSSON AL, NOREN M (2003) Woodland key habitats. Jönköping: Skogsstyrelsen. 11 p.
- BMU (2007) Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt. Berlin: Bundesministerium Umwelt Naturschutz Reaktorsicherheit. 180 p.

⁴ LÜDERITZ M (2011) Erfassung und naturschutzfachliche Einwertung historisch alter Waldstandorte über ein Signalartenmonitoring von Grosspilzen zur Umsetzung des Schutzkonzeptes für gehölbewohnende Fledermäuse der Schrobach-Stiftung. Unveröff. Abschlussbericht 2010/2011. 170 p.

- BRADSHAW RHW, JONES CS, EDWARDS SJ, HANNON GE (2015)** Forest continuity and conservation value in Western Europe. *Holocene* 25: 194–202.
- BRASSEL P (2011)** Das Schweizerische Landesforstinventar – eine Bilanz (Essay). *Schweiz Z Forstwes* 162: 274–281. doi: 10.3188/szf.2011.0274
- BÜTLER R, BOLLIGER M, COMMARMOT B (2015)** Die Suche nach altem Wald in der Schweiz. *Schweiz Z Forstwes* 166: 67–74. doi: 10.3188/szf.2015.0067
- CHIRICI G, WINTER S, MCROBERTS R (2011)** National forest inventories: Contributions to forest biodiversity assessments. Berlin: Springer. 206 p.
- DAYNES CN, FIELD DJ, SALEEBA JA, COLE MA, MCGEE PA (2013)** Development and stabilisation of soil structure via interactions between organic matter, arbuscular mycorrhizal fungi and plant roots. *Soil Biol Biochem* 57: 683–694.
- DYMYTROVA L, NADYEINA O, NAUMOVYCH A, KELLER C, SCHEIDEGGER C (2013)** Primeval beech forests of Ukrainian Carpathians are sanctuaries for rare and endangered epiphytic lichens. *Herzogia* 26: 73–89.
- ELDRIDGE DJ, GREENE RSB (1994)** Microbiotic soil crusts: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Aust J Soil Res* 32: 389–415.
- FICHTNER A, LÜDERITZ M (2013)** Signalarten – ein praxisnaher Beitrag zur Erfassung der Naturnähe und Biodiversität in Wäldern. *Natur Landsch* 88: 392–399.
- FICHTNER A, VON OHEIMB G, HÄRDTE W, WILKEN C, GUTKNECHT JLM (2014)** Effects of anthropogenic disturbances on soil microbial communities in oak forests persist for more than 100 years. *Soil Biol Biochem* 70: 79–87.
- FRATERRIGO JM, BALSER TC, TURNER MG (2006)** Microbial community variation and its relationship with nitrogen mineralization in historically altered forests. *Ecology* 87: 570–579.
- GLASER FF, HAUKE U (2004)** Historisch alte Waldstandorte und Hudewälder in Deutschland. Bonn: Bundesamt für Naturschutz, *Angewandte Landschaftsökologie* 61. 193 p.
- HARTMANN M, HOWES CG, VANINSBERGHE D, YU H, BACHAR D ET AL (2012)** Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *ISME J* 6: 2199–2218.
- HEILMANN-CLAUSEN J, CHRISTENSEN M (2004)** Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *For Ecol Manage* 201: 105–119.
- HEINIGER C, BAROT S, PONGE JF, SALMON S, BOTTON-DIVET L ET AL (2014)** Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. *Pedobiologia* 57: 103–117.
- HERMY M, HONNAY O, FIRBANK L, GRASHOF-BOKDAM C, LAWESON JE (1999)** An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol Conserv* 91: 9–22.
- HOTHORN T, HORNIK K, ZEILEIS A (2006)** Unbiased recursive partitioning: A conditional inference framework. *J Comput Graph Stat* 15: 651–674.
- JACOB M, BADE C, CALVETE H, DITTRICH S, LEUSCHNER C ET AL (2013)** Significance of over-mature and decaying trees for carbon stocks in a Central European natural spruce forest. *Ecosystems* 16: 336–346.
- KOST G (1991)** Zur Ökologie und Indikatorfunktion von Pilzarten in einigen Bannwäldern Baden-Württembergs, nebst Vorschlägen zum Artenschutz von Pilzen. *Schr.reihe Veg.kd* 21: 161–183.
- LEUSCHNER C, WULF M, BÄUCHLER P, HERTEL D (2014)** Forest continuity as a key determinant of soil carbon and nutrient storage in beech forests on sandy soils in Northern Germany. *Ecosystems* 17: 497–511.
- LEYS JF, ELDRIDGE DJ (1998)** Influence of microbiotic crust disturbance to wind erosion on sand and loam rangeland soils. *Earth Surf Process Landf* 23: 963–974.
- LÜDERITZ M (1993)** Kleinstandörtliche Differenzierung des wald-ökologischen Zustandes unter besonderer Berücksichtigung der Mykorrhizapilze. Abschlussbericht DFG-Projekt Hahnheide. Hamburg: Univ Hamburg, Inst Bodenkunde. 75 p.
- LÜDERITZ M (2003)** Mykologisch-ökologische Identifikationsanleitung und Kartierhilfe für ausgewählte FFH-Lebensraumtypen in Norddeutschland und Südsandinavien unter besonderer Berücksichtigung Schleswig-Holsteins. Flintbek: Landesamt Natur Umwelt Landes Schleswig-Holstein. 480 p.
- LÜDERITZ M (2010)** Grosspilzgemeinschaften in Ökosystemen. Mykologisch-ökologische Identifikationsanleitung und Kartierhilfe für die FFH-Lebensraumtypen in Schleswig-Holstein unter Berücksichtigung der umliegenden Regionen in Norddeutschland und Südsandinavien. Gutachten. Flintbek: Landesamt Natur Umwelt Landes Schleswig-Holstein. www.pilzschleswig-holstein.de/publikationen.htm (25.1.2015).
- LUYSSAERT S, SCHULZE ED, BÖRNERA, KNOHL A, HESSENMÖLLER D ET AL (2008)** Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455: 213–215.
- MEYER P (2011)** Permanente Stichprobeninventur im Biosphärenreservat Rhön. Stichprobenverfahren für das Monitoring der Waldstruktur (PSI-Konzept). Göttingen: Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Skripten 34 p.
- MICHEL A, WINTER S (2009)** Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *For ecol manage* 257: 1453–1464.
- MILAD M, SCHAICHA H, BÜRGI M, KONOLD W (2011)** Climate change and nature conservation in Central European forests: A review of consequences, concepts and challenges. *For Ecol Manage* 261: 829–843.
- MONING C, MÜLLER J (2009)** Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, mollusks and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecol Indic* 9: 922–932.
- NITARE J (2000)** Signalarter. Indikatorer pa skyddsvärd skog. Flora över Kryptogamer. Jönköping: Skogsstyrelsens Förlag. 384 p.
- NITARE J (2006)** Signalarter. Indikatorer pa skyddsvärd skog. Flora över Kryptogamer. Jönköping: Skogsstyrelsens Förlag, 2 ed. 402 p.
- NASCIMBENE J, THOR G, NIMIS PL (2013)** Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – a review. *For Ecol Manage* 298: 27–38.
- NORDEN B, PALTTO H, GOTMARK F, WALLIN K (2007)** Indicators of biodiversity, what do they indicate? – Lessons for conservation of cryptogams in oak-rich forest. *Biol Conserv* 135: 369–379.
- PETERKEN GF (1974)** A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biol Conserv* 6: 239–245.
- PETERKEN GF (1996)** Natural woodland – ecology and conservation in Northern temperate regions. Cambridge: Univ Press. 522 p.
- RACKHAM O (2003)** Ancient woodland – its history, vegetation and uses. Devon: Castlepoint Press. 624 p.
- RUNNEL K, POLDMAA K, LOHMUS A (2014)** «Old-forest fungi» are not always what they seem: the case of *Antrodia crassa*. *Fungal Ecol* 9: 27–33.
- SCHEIDEGGER C, STOFER S (2015)** Bedeutung alter Wälder für Flechten: Schlüsselstrukturen, Vernetzung, ökologische Kontinuität. *Schweiz Z Forstwes* 166: 75–82. doi: 10.3188/szf.2015.0075
- SCHMIDT M, MOLDER A, SCHONFELDER E, ENGEL F, SCHMIEDEL I ET AL (2014)** Determining ancient woodland indicator plants for practical use: A new approach developed in northwest Germany. *For Ecol Manage* 330: 228–239.
- SPRÖTE R, FISCHER T, VESTE M, RAAB T, WIEHE W ET AL (2010)** Biological topsoil crusts at early successional stages on Quaternary substrates dumped by mining in Brandenburg, NE Germany. *Géomorphologie – Relief Process Environ* 4: 359–370.

- TIMONEN J, SIITONEN J, GUSTAFSSON L, KOTIAHO JS, STOKLAND JN ET AL (2005) Woodland key habitats in northern Europe: concepts, inventory and protection. *Scand J For Res* 25: 309–324.
- TISDALL JM, NELSON SE, WILKINSON KG, SMITH SE, MCKENZIE BM (2012) Stabilisation of soil against wind erosion by six saprotrophic fungi. *Soil Biol Biochem* 50: 134–141.
- WINTER S (2005) Ermittlung von strukturellen Indikatoren zur Abschätzung des Einflusses forstlicher Bewirtschaftung auf die Biozönosen von Tiefland-Buchenwäldern. Tharandt: Univ Dresden, Doktorarbeit. 322 p.
- WINTER S (2012) Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. *Forestry*: 85: 293–304.
- WINTER S, MÖLLER G (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manage* 255: 1251–1261.
- WINTER S, HÖFLER J, MICHEL AK, BÖCK A, ANKERST DP (2014) Factors influencing microhabitats in European beech and Douglas fir forests. *Europ J For Res*. doi: 10.1007/s10342-014-0855-x
- WULF M (1994) Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt am Beispiel von «historisch alten Wäldern». *Schneverdingen: Alfred-Toepfer Akademie für Naturschutz, NNA-Ber* 7: 3–14.
- WULF M, KOLK J (2014) Plant species richness of very small forests related to patch configuration, quality, heterogeneity and history. *J Veg Sci* 25: 1267–1277.

Continuité souterraine et diversité mycologique des stations forestières anciennes

Les vieilles forêts et les stations forestières anciennes possèdent une diversité en termes d'organismes plus importante que celles de forêts comparables, mais plus récentes. L'histoire du peuplement et de la station forestière influence considérablement la biodiversité forestière, alors que la continuité des habitats est essentielle pour sa composition. La continuité souterraine est constituée de divers aspects qui influencent l'expression de cette biodiversité: continuité des réserves de carbone et d'azote, le vieillissement de la surface (grands coussins de mousses terricoles ou gazon de lichens), une hydrologie du sol non perturbée, continuité des processus naturels de matière tels que la bioturbation et la cryoturbation, continuité de la pédogénèse et des strates géologiques ainsi que la diversité des structures souterraines et pédologiques. Il existe deux approches pour estimer la continuité souterraine par des processus de suivi terrestres. La première consiste en des relevés de certaines espèces de champignons spécifiques à la continuité (les espèces indicatrices) et la seconde en des caractéristiques structurelles qui dénotent la continuité. Nous démontrons la relation entre les indicateurs de continuité mycologiques et la diversité mycologique (sans les espèces indicatrices) au niveau de la placette témoin (500 m²) à l'aide d'un indice de continuité et à l'aide d'un arbre de régression. Nos conclusions sont 1) qu'il faudrait une protection efficace des forêts anciennes, car leur diversité en champignons hautement spécialisés contribue significativement à la biodiversité et que 2) la continuité souterraine devrait mieux être considérée lors des inventaires forestiers.

Underground continuity and fungi diversity of old forest sites

Old-growth forests (old stands) and ancient forests (historically old forest sites) in general provide a higher biodiversity (number of species) than comparable younger ones. Thus the forest and forest site history in terms of continuity is fundamental for the biodiversity status. Underground continuity comprises several aspects, each of which impacts the biodiversity: continuity of carbon and nitrogen storage, undisturbed ageing of the ground surface (large terrestrial bryophyte cushions and lichen turfs), uninterrupted soil hydrological processes, continuity of natural processes such as bio- and cryoturbation, continuity of soil development and geological layers as well as underground and above ground structural diversity. We describe two approaches for assessing underground continuity. The first is based on records of indicator fungi species (signal species), and the second considers structural surface components. We show the relation between fungi species indicating forest continuity and total fungi diversity without signal species at plot level (500 m²) considering a continuity index and the classification of a regression tree. Finally we conclude that 1) the conservation of forests with long continuity should be prioritized as the high fungi species diversity of these sites contributes greatly to biodiversity, and 2) the underground diversity should be markedly considered in forest monitoring schemes.