

Heterogenisierung von Wäldern – Lehren für Biodiversität und Multifunktionalität

Jörg Müller

Zusammenfassung

Robert MacArthur zeigte bereits in den 1960er Jahren, dass mehrschichtige Wälder eine höhere Vogelvielfalt aufweisen, der Grundstein für die Habitat-Heterogenitäts-Hypothese. Heute wird zwischen abiotischer Heterogenität (z. B. Klima, Böden, Topografie) und biotischer Heterogenität (Vegetationsstruktur, Landschaftsmuster) unterschieden. Im Nationalpark Bayerischer Wald führten Windwurf und Borkenkäferbefall über mehrere Jahrzehnte zu vielfältigen Waldstrukturen mit Lichtungen und Totholz. Viele Artengruppen reagierten mit einem Anstieg der Diversität, wobei sich unter anderem zeigte, dass Strukturvielfalt oft wichtiger ist als Baumartenvielfalt. Beim Totholz kommt es für eine hohe Artenvielfalt mehr auf die Vielfalt als auf die Totholzmenge an. Laserscanning hat es möglich gemacht, ein Ranking der wichtigsten Heterogenitätsgradienten für temperate Wälder vorzunehmen. Am bedeutendsten erwies sich dabei die horizontale Strukturvielfalt, gefolgt von Pflanzenvielfalt und vertikaler Heterogenität. Das Landschaftsexperiment »BETA-FOR« bestätigt, dass heterogene Wälder die Diversität u. a. von Insekten, Vögeln und Fledermäusen erhöhen, zeigt aber auch, dass die Mechanismen dahinter je nach Artengruppe variieren. Inwieweit dies auch die Multifunktionalität der Wälder stärkt, wird aktuell noch erforscht. Die Schlussfolgerung lautet, dass natürliche Störungen und gezielte Strukturheterogenisierung viel stärker genutzt werden sollten, um artenreiche und klimaresiliente Wälder zu fördern.

Summary

Forest heterogenization – lessons for biodiversity and multifunctionality

As early as the 1960s, Robert MacArthur demonstrated that multi-layered forests exhibit greater bird diversity, laying the groundwork for the habitat heterogeneity hypothesis. Today, we distinguish between abiotic heterogeneity (e. g., climate, soils, topography) and biotic heterogeneity (vegetation structure, landscape patterns). In the Bavarian Forest National Park, windthrow and bark beetle outbreaks have created diverse forest structures with openings and deadwood over several decades. Many taxonomic groups showed increased diversity. Studies showed that structural diversity is often more important than tree species diversity. For deadwood, diversity is more important than quantity for high saproxylic species diversity. Laser scanning has made it possible to rank the most important heterogeneity gradients for temperate forests: horizontal structural diversity emerged as most important factor, followed by plant diversity and vertical heterogeneity. The »BETA-FOR« landscape experiment confirms that heterogeneous forests increase the diversity of taxa such as insects, birds, and bats, but also shows that the mechanisms behind this vary depending on the species group. The extent to which this also enhances the multifunctionality of forests is currently still being studied in depth. The conclusion is that natural disturbances and targeted structural heterogenization should be used more widely to promote species-rich and climate-resilient forests.

Der Beitrag basiert auf einem von dem Autor überarbeiteten Transkript seines Vortrags vom 24. März 2026 in der Bayerischen Akademie der Wissenschaften.

✉ Prof. Dr. Jörg Müller, Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Lehrstuhl für Naturschutzbiologie und Waldökologie, Ökologische Station Fabrikschleichach, Glashüttenstraße 5, 96181 Rauenebrach;
joerg.mueller@uni-wuerzburg.de

Einführung

Wir haben heute Vormittag schon viel über Störungen gehört. Als Naturschutzbiologe hat man jedoch einen anderen Blick auf den Begriff Störungen und auf den mitteleuropäischen Wald, wenn man unsere Wälder mit vielen Wäldern weltweit, auch im temperaten Bereich, vergleicht, die durch ihre Ursprünglichkeit, eine hohe Artenvielfalt, vielfältige Strukturen und eine hohe Dynamik geprägt sind. Daher möchte ich im Folgenden auf den Aspekt eingehen, was passiert, wenn die Natur unsere Wälder »zwangsheterogenisiert«, und welche Lehren wir davon für Biodiversität und Multifunktionalität ziehen können.

In der Ökologie ist Heterogenität ein altes Konzept. Die Habitat-Heterogenitäts-Hypothese geht auf Robert MacArthur, einem der Gründungsväter der Ökologie, zurück (MacArthur & MacArthur 1961). Er und sein Bruder John hatten 1958 eine Stange durch das Kronendach geschoben und notiert, in welcher Höhe die Blätter die Stange jeweils berührt haben. Daraus hatten sie ein vertikales Profil der Wälder erstellt, wie es heute von Satelliten oder Drohnen aus mit Laser oder anderen Methoden geschieht. Aus der Feststellung, dass die Verteilung der Blätter im Dach positiv mit der Diversität der Vogelarten korreliert, leiteten sie die Hypothese ab, dass heterogene Lebensräume mehr Nischen bieten und mehr Arten beherbergen.

Heterogenitätsgradienten in Wäldern

Wald- oder allgemein Lebensraumökosysteme können verschiedene Heterogenitätsgradienten aufweisen. Heterogenität in der Umwelt kann abiotisch oder biotisch sein. Zur abiotischen Heterogenität tragen v. a. Boden, Topografie (wie z. B. ein Vergleich des Nationalparks Berchtesgaden, der durch eine hohe topografische Heterogenität geprägt ist, mit dem Nationalpark Bayerischer Wald verdeutlicht) und das Klima bei, zu der biotischen Heterogenität v. a. die Struktur und Diversität der Vegetation sowie die Zusammensetzung und Struktur der Landbedeckung (Stein & Kreft 2015).

Für mich war es eine große Chance, als ich 2006 erstmals die Möglichkeit bekam, im Nationalpark Bayerischer Wald mitzuarbeiten. Als

Totholzforscher ist ein Nationalpark ein idealer Lernort, um mehr über Heterogenitätsgradienten in Wäldern zu erfahren. Zum damaligen Zeitpunkt war das Thema Klimawandel in der Nationalparkforschung erst im Kommen, da man ursprünglich vom sauren Regen als Verursacher der Baumschäden ausging. Später konnte gezeigt werden, dass homogene Fichtenvorräte, trockene Sommer und die Vermehrung des Buchdruckers zur Schaffung heterogener Lebensräume im Nationalpark geführt haben; daneben sind Buchen- und Tannenbestände durch Nichtnutzung dichter geworden (Moning & Müller 2008, Seidl et al. 2011). Auch beim Wiederaufwachsen des Fichtenwaldes wird über die nächsten Jahrzehnte die spannende Frage bleiben, ob die Verjüngungsflächen homogener oder heterogener werden (Senf et al. 2020).

Um Heterogenitätsgradienten in Wäldern zu untersuchen, eignen sich insbesondere das Airborne-Laserscanning (Vierling et al. 2008). Das Projekt TreeScape untersuchte den Einfluss der Waldstruktur im Vergleich zu anderen Gradienten auf die Biodiversität in fünf temperaten Waldlandschaften (Heidrich et al. 2020). In einem zweiten Projekt an der Universität Würzburg, BETA-FOR – Enhancing structural diversity in production forests, untersuchen wir aktuell die Rolle der strukturellen Vielfalt und natürlicher Störungen in Wäldern, um ihre Auswirkungen auf die biologische Vielfalt und die Multifunktionalität zu verstehen. Wir haben dazu Waldflächen durch die Schaffung vielfältiger Habitatstrukturen und das experimentelle Anlegen von Waldlücken heterogenisiert und die Ergebnisse mit homogenen Kontrollbeständen verglichen (Müller et al. 2023).

Treiber für Biodiversität in unseren Wäldern

Für Ökonomen, die ihren Bestand optimieren wollen, ist die Frage wichtig, welche Heterogenitätsgradienten die jeweils wichtigsten sind. Im Projekt TreeScape wurde die horizontale Heterogenität, also der Wechsel von lichten Waldlücken und sehr dichten, schattigen Bereichen, als wichtigster Treiber der Biodiversität ermittelt, gefolgt von der Pflanzendiversität und der vertikalen Heterogenität, also der Vielschichtigkeit des Baumbestandes (Heidrich et al. 2020).



Abb. 1. Beispiele für Tierarten, die von der erhöhten horizontalen Heterogenität im Wald profitieren: Gartenrotschwanz (a), Kreuzotter (b) und Haselhuhn (c) im Nationalpark Bayerischer Wald. – Fotos: a, c: Rainer Simonis, b: Lukas Haselberger.

Horizontale Heterogenität

Horizontale Heterogenität kennen wir kaum noch in unseren Wäldern; gemäß der Bundeswaldinventuren waren diese bis vor kurzem dominiert von mittelalten, mitteldichten, totholzarmen Beständen (Hilmers et al. 2018). Mit den Störungen schafft die Natur die horizontale Heterogenität, wobei im Bereich des Totholzes die Baumart und die Struktur von Totholz die größte Rolle spielen. Im Schwarzwald wurden z.B. jahrzehntelang Programme aufgelegt, um die Wälder für das Auerhuhn strukturreicher und heterogener zu gestalten, es hat jedoch der Mut gefehlt, diese tatsächlich umzusetzen. Erst der Sturm Lothar hat Ende 1999 innerhalb einer Nacht dieses Programm realisiert.

Beispiele für Tierarten, die auf horizontale Heterogenität in Wäldern angewiesen sind (Abb. 1), sind der Gartenrotschwanz, der in einem Fichtenstumpf im Nationalpark Bayerischer Wald

brütet. Die Art, die wir sonst von Streuobstwiesen kennen, nutzt lichte, frühe Sukzessionsstadien, die zum Wald dazugehören und die durch Störungen wieder entstehen. Das Haselhuhn ist eine stark rückläufige Art, die in ihrem ca. neun Hektar großen Revier im Jahresverlauf verschiedene Habitate braucht, vom ganz dichten zum ganz lichten, offenen Wald. Auch die Kreuzotter profitiert von den Störungsereignissen im Bayerischen Wald, sie folgt den durch die Störung entstandenen Lichtflecken und braucht diese zum Überleben.

Der Buchdrucker (*Ips typographus*) ist einer von ca. 110 Borkenkäferarten in Deutschland. Auf die von ihm geschaffenen Auflichtungen im Bayerischen Wald zeigte eine Vielzahl von Artengruppen eine positive Reaktion (Abb. 2, Beudert et al. 2015). Der Buchdrucker schafft also keineswegs eine ökologische Wüste, wie oft befürchtet wird – das Gegenteil ist der Fall. Der Nationalpark ist heute zu über 50 % mit Störungsflächen versehen

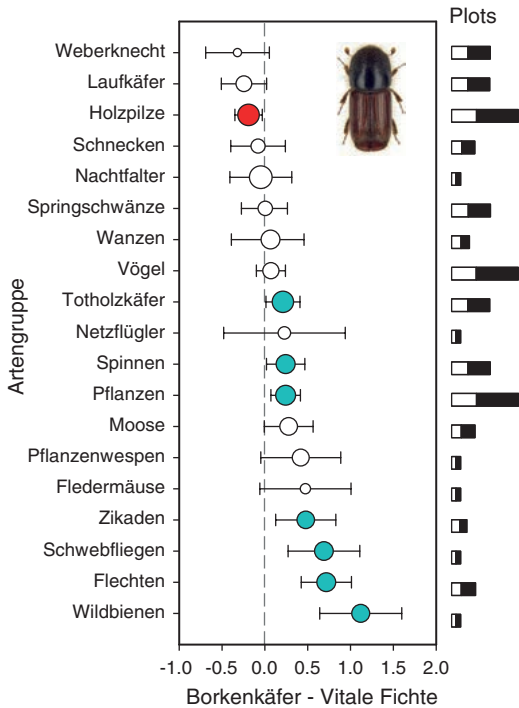


Abb. 2. Änderungen in der Anzahl von Arten in von Buchdruckern (*lps typographus*) befallenen und nicht befallenen Beständen. ● Signifikant negativ, ● signifikant positiv betroffene Taxa, ○ keine signifikanten Unterschiede; rechts: Anzahl der Probestellen mit (□) bzw. ohne Einfluss (■) des Buchdruckers. – Nach © Beudert et al. (2015).

und dadurch von einer eintönigen, von der Forstwirtschaft dominierten Produktionswaldlandschaft zu einer wilden, heterogenen Landschaft geworden. Auch viele Arten der Roten Liste haben von den Auflichtungen profitiert.

In elf buchengeprägten Waldbeständen in Deutschland haben wir künstliche Auflichtungen und Totholzanreicherung nachgestellt und anschließend über Malaise-Fallen sämtliche Insekten bestimmt (22889 OTUs, 362 Insektenfamilien). Vereinfacht lässt sich aus den Ergebnissen sagen, dass eine Öffnung des Kronendachs und gehäuftes Totholz die größte positive Auswirkung auf die Insektenvielfalt brachte (Abb. 3, Rothacher et al. 2025). Die fränkischen Absterbeereignisse bei der Buche sind daher aus Sicht der Waldbiodiversität förderlich, ebenso das heutige Absterben der Buchen im Spessart aufgrund der vergangenen Trockenjahre.

2025 erschienen zwei große Übersichtsarbeiten, die gezeigt haben, dass wir die menschliche Wirkung bei der Heterogenisierung der Landschaft noch nicht verstanden haben (Gonçalves-Souza et al. 2025, Keck et al. 2025). Unser Bild war, dass der hauptsächlich Artenverlust dadurch entsteht, dass der Mensch Landschaften homogenisiert, d. h. die Unterschiedlichkeit zwischen den Lebensräumen (Beta-Diversität) abnimmt. Die beiden weltweiten Studien haben jedoch gezeigt, dass der durch den Menschen verursachte Artenverlust ein lokaler Effekt ist (Alpha-Diversität) und die Beta-Diversität extrem heterogen ist. In dem Projekt BETA-FOR konnten wir zeigen, dass sich in künstlich heterogenisierten Buchenwäldern die Diversität auf Landschaftsebene (Gamma-Diversität) für Vögel und für Fledermäuse erhöht. Interessanterweise werden Vögel durch eine Erhöhung der Alpha-Diversität diverser, während bei den Fledermäusen die Beta-Diversität eine größere Rolle spielt (Wild et al. 2025). Damit können wir den Waldbesitzerinnen und Waldbesitzern klare Empfehlungen für Maßnahmen auf betroffenen Flächen geben, ob sie bei Maßnahmen auf die räumliche Anordnung achten müssen und wie sie Störungen im Wald nutzen können. In den künstlich gelichteten Waldbeständen in Deutschland gehören v. a. Bewohner lichter Waldstrukturen (Goldammer, Baumpieper), Totholzspezialisten (Mittelspecht, Weißrückenspecht) und Bewohner strukturreicher Bestände (Haselhuhn, Pirol, Zilpzalp) zu den Gewinnern. Zu den Verlierern zählen dagegen größere Vogelarten (Kolkrabe, Uhu), die einen freieren Flugraum brauchen, und Bewohner der Baumkrone (Zwergschnäpper) (Abb. 4, Wild et al. 2026). Auch dies zeigt, dass wir Absterbeereignisse bei Buche, die zu Lücken führen, aus Biodiversitätssicht begrüßen sollten.

Das Metacommunity-Konzept (Leibold et al. 2004) erklärt, wie sich lokal bestimmte Arten zusammenfinden. Unsere Theorie war, dass homogene Wälder hauptsächlich durch die Fähigkeit, ein lokales Habitat zu erreichen und dort überleben zu können, bestimmt wird. In einem heterogenen Wald sollten dagegen der Mass-Effekt (Ausbreitung von Quellhabitaten mit vielen Individuen) und der Species-sorting-Effekt (Bereitstellung vielfältiger Nischen, die Arten mit unterschiedlichen Ansprüchen Lebensraum bieten) die Artzusammensetzung bestimmen. Ein Beispiel für den Mass-Effekt ist die Ausbrei-

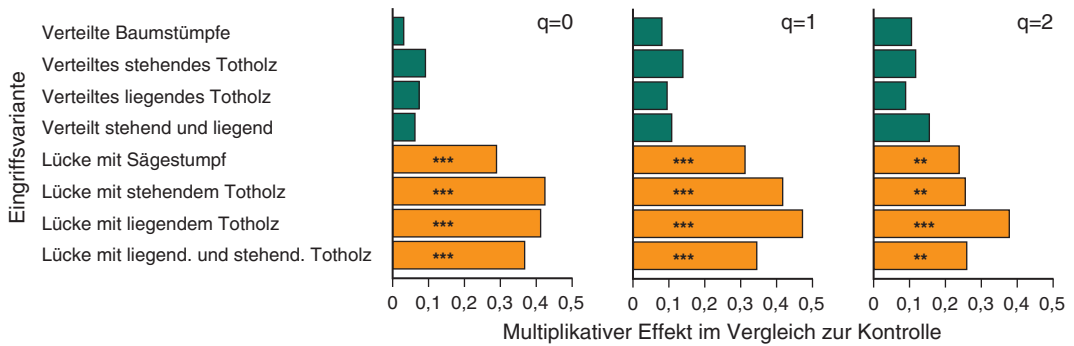


Abb. 3. Multiplikativer partieller Effekt von Kronenbedeckung (■ offenes, ■ geschlossenes Kronendach) und Totholz-Behandlungen auf die standardisierte taxonomische Insektendiversität relativ zur Kontrollbehandlung (geschlossene Kronendecke, kein Totholz). Dargestellt sind die multiplikativen Effekte der geschätzten taxonomischen Diversität von Insekten (berechnet bei einer festen Stichprobenabdeckung von 0,98 entlang der Hill-Zahlen $q = 0, 1, 2$); p : *** < 0,001, ** < 0,01. – Nach © Rothacher et al. (2025).

tion von *Peltis grossa*, einem Urwaldreliktkäfer, der im Nationalpark 1905 noch auf der Fläche vorhanden war, durch die Folgen moderner Forstwirtschaft dort ausgestorben ist, jedoch auf tschechischer Seite im Gebiet vom Dreisessel überlebt hat. Die ersten Buchdruckerwellen, die in den 1990er Jahren massenweise Totholz geschaffen hatten, konnte er nicht nutzen, da er zu weit weg in kleiner Population war. Erst als der Buchdrucker auch am Dreisessel Totholz geschaffen hatte, ist *Peltis grossa* dort förmlich explodiert und im Zuge eines Mass-Effekts wieder in den Nationalpark eingewandert (Busse et al. 2022). Tatsächlich steigt die Käfer-Diversität in heterogenen Wäldern an, sowohl durch einen Anstieg der lokalen Diversität (Mass-Effekt) als auch durch einen Anstieg der Lebensraumvielfalt. Die Metacommunity von Käfern verschiebt sich dabei von einer weitgehend vom Raum definierten Gemeinschaft hin zu einer Gemeinschaft, die von Mass-Effekten und neuen Nischen bestimmt wird (Mitesser et al. 2026).

Vielfalt lebender Pflanzen

Ein weiterer Heterogenitätsgradient in Wäldern ist die Vielfalt lebender Pflanzen. In den temperaten Wäldern in Mitteleuropa überschätzen wir jedoch ihre Wirkung für die Diversität. Vögel beispielsweise sind in erster Linie strukturgebunden und viel weniger baumartgebunden (Müller et al. 2010). Selbst der Mittelspecht, dem man eine Bindung zur Eiche nachsagt, nimmt auch alte Buchen und Erlen an.

Vielfalt toter Bäume

Auch der Gradient bei der Vielfalt des Totholzes ist managementrelevant: Gibt es mehr Arten z. B. totholzbewohnender Käfer, da es bei mehr Totholz mehr Vielfalt und damit mehr verschiedene Nischen gibt (Habitat-Heterogenitäts-Hypothese)? Oder handelt es sich um einen Masseneffekt, da mehr Totholz mehr Volumen bedeutet (Mehr-Individuen-Hypothese)? Für die Bewirtschaftung eines Waldes ist das eine essenzielle Frage. Wenn es um das Volumen geht, kostet das Liegenlassen von Totholz Geld, wenn es um die Nischenvielfalt geht, kann ein Wirtschaftler diese künstlich hochhalten und dennoch 80 % seines Holzes z. B. nach einer Störung noch ernten. Wir haben auch dazu experimentell Studien durchgeführt und Totholzmenge und Totholzvielfalt im dichten und lichten Wald manipuliert. Hier konnte gezeigt werden, dass die Heterogenität, d. h. die Vielfalt an Durchmessern, Baumarten, Besonnung und Zersetzung, wichtiger als die Menge war (Seibold et al. 2016). Das bedeutet, wer intelligent diverses Totholz liegen lässt, kann die gleiche Artenvielfalt erhalten wie ein Wirtschaftler, der alles an Totholz liegen lässt.

Multifunktionalität

Aus unserer Sicht ist Multifunktionalität neutral – im Gegensatz zu dem Begriff der Ökosystemdienstleistungen, der einen Zusammenhang mit dem Nutzen für den Menschen herstellt –, und umfasst u. a. den Aufbau von Biomasse und ihren Abbau, von der Streu bis zu Prozessen

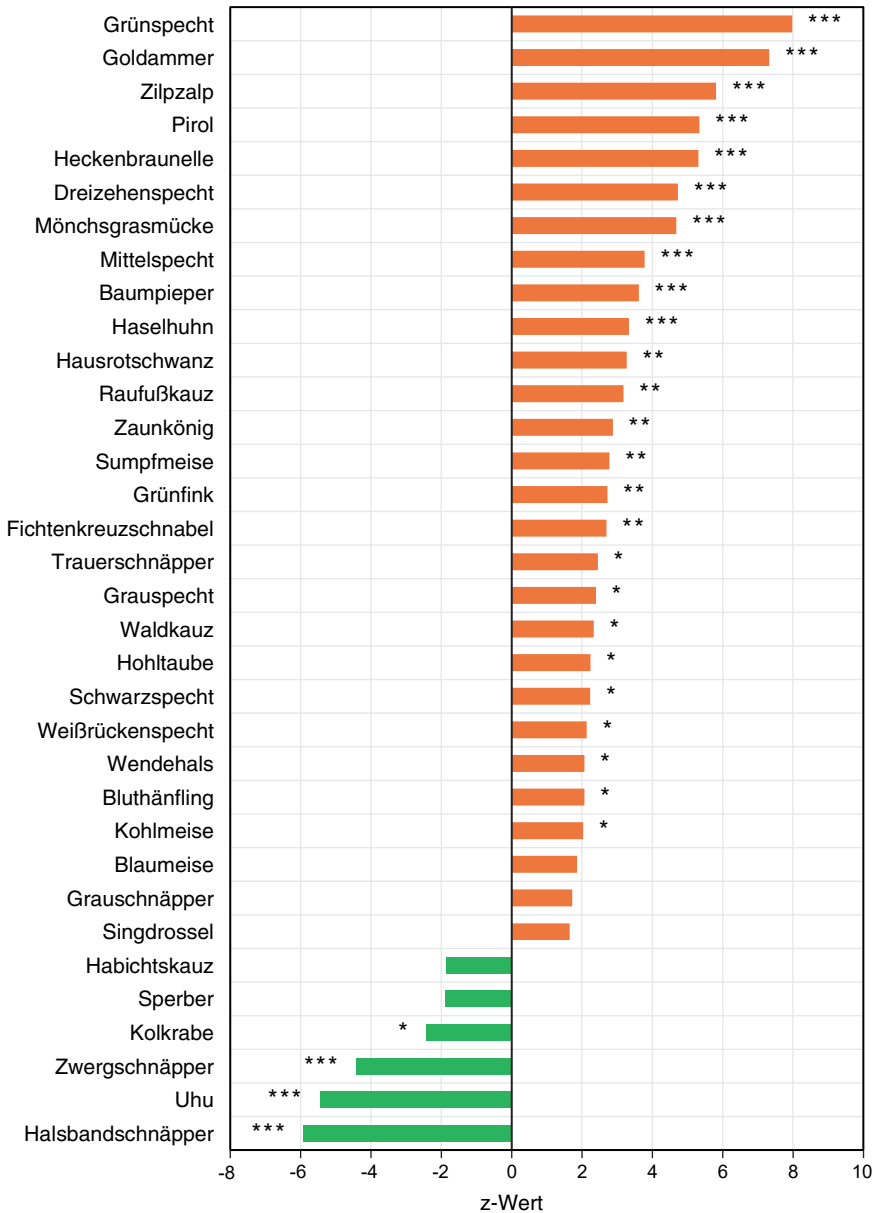


Abb. 4. Änderungen im Vorkommen von Vogelarten (artspezifische Z-Werte: ■ Zunahme, ■ Abnahme) in Buchenbeständen in Deutschland mit künstlich erhöhter Heterogenität im Vergleich zu homogenen Kontrollwäldern ohne Eingriff; p: *** < 0,001, ** < 0,01, * < 0,05. – Nach © Wild et al. (2026).

im Boden. Die Schwierigkeit dabei war, dass es bisher kein statistisches Verfahren gab, um Multifunktionalität sowie Diversität in Alpha-, Beta- und Gamma-Diversität zu unterteilen, um auf die richtigen Skalen zu kommen. Eingriffe auf

der lokalen Ebene können z.B. auf Landschaftsebene nicht mehr sichtbar sein, wie oben für Vögel und Fledermäuse dargestellt (Müller et al. 2023). Wir hatten das Glück, dass Anne Chao, eine der weltweit führenden Biostatistikerinnen,

mit uns eine Methode entwickelt hat, die Gamma-Multidiversität in Alpha- und Beta-Komponenten zu zerlegen (Chao et al. 2024). Wir sind erst dabei, die verschiedenen Funktionen zusammenzustellen, daher sollen an dieser Stelle nur zwei Beispiele die Komplexität der Arbeiten verdeutlichen. In einem Projekt wollen wir die Rolle von Rehen und Licht auf Regenwürmer untersuchen. Vor etlichen Jahren hatte der Forstwissenschaftler Georg Sperber in seinen Vorträgen gesagt »das Reh ist der Feind des Regenwurms und damit auch der Feind der Waldschnepfe«. Tatsächlich gibt es dazu eine Dissertation von 1956, aber die Aussage beruht gerade einmal auf 1,5 Zeilen in dieser Arbeit (Sommer 1956). Wir haben das Ganze repliziert, mit und ohne Ausschluss von Rehen im geschlossenen Bestand und auf Auflichtungsflächen, und herausgefunden, dass im Schatten Rehe den Würmern tatsächlich schaden, sie aber in der Lücke fördern, da sie dort die Waldverjüngung zurückbeißen und dadurch die Krautschicht fördern. Der Hauptkampf in der Lücke besteht zwischen Bäumen und der Krautschicht und letztere wird von den Regenwürmern bevorzugt. Es handelt sich um ein sehr komplexes Schema mit vielen Faktoren, die sich gegenseitig beeinflussen (Lettenmaier et al. 2026), daher ist die Gesamtbetrachtung und Aufgliederung der Multifunktionalität so wichtig und daher ist es leider oft nicht möglich, die Ergebnisse aus Waldökosystemen plakativ auf einfache Aussagen zu reduzieren, wie es von Seiten der Politik und der Medien oft gewünscht wird.

Ein anderes Beispiel, welche Funktionen durch die Struktur des Waldes beeinflusst werden können, ist der Fraßdruck auf Raupen. Wir haben 6000 Knet-Raupen ausgebracht, um den Fraßdruck von Räubern in heterogenen und homogenen Wäldern zu messen, und herausgefunden, dass künstlich heterogenisierte Wälder eine höhere Räuberdiversität haben und zu einem höheren Prädationsdruck führen und damit die Raupen wieder reduzieren.

Wälder im Wandel

Der Buchdrucker verändert die Wälder und schafft Heterogenitätsgradienten, die uns lange gefehlt haben und die z.B. die Rückkehr des Auerhuhns ermöglichen. Ein anderes Beispiel ist der Biber, der uns als Manager ebenfalls fordert. Er hält das Wasser im Wald und kann

aus einem eintönigen, artenarmen Waldbach eine Sumpflandschaft entstehen lassen, mit fast 100 Vogelarten, die im Nationalpark Bayerischer Wald dort als Rast-, Nahrungs- oder Brutvögel in einer Brutzeit vorkommen. Wir erleben dies auch in den Eichenwäldern, die im Trockenstress Schäden zeigen. Entgegen vieler anderer Trends bei Insektenpopulationen sehen wir aktuell ein Aufleben hoch bedrohter Totholzkäferarten in Bayern, wie dem Bleichen Alteichen-Nachtbock (*Trichoferus pallidus*), ein vom Aussterben bedrohter Bockkäfer.

Schlussfolgerungen

Wir beginnen erst zu verstehen, wie sich anthropogene Stressoren auf Alpha-, Beta- und Gamma-Diversität auswirken, auch im Wald. Dies ist aber wichtig, um Wälder erfolgreich und effektiv managen zu können. Die vertikale Heterogenität ist nur ein Gradient im Wald, der Diversität fördert. Wichtiger als ein vielschichtiger Wald ist die horizontale Heterogenität, die jedoch oft nicht gern gesehen wird und mit Betriebsaufwand verbunden ist. Aktuelle Störungsereignisse erhöhen vielerorts die horizontale Heterogenität sowie die lokale Totholzmenge und -vielfalt.

Es gilt, diese lebensraumverbessernden Dynamiken viel besser im Waldmanagement und für die Gestaltung artenreicher und resilienterer Wälder der Zukunft zu nutzen – passieren werden sie ohnehin. Oder, wie es der Stadtförster von Bad Windsheim, Sven Finnberg, formulierte: »Man muss sich an der Störung erfreuen können, sonst bringt sie einen um.«

Danksagung

Ich danke allen wissenschaftlichen Mitstreitern für die Erarbeitung der Ergebnisse sowie der DBU und der DFG für die Bereitstellung von Forschungsgeldern.

Literatur

- Beudert, B., C. Bässler, S. Thorn, R. Noss, B. Schröder, H. Dieffenbach-Fries, N. Foullois & J. Müller. 2015. Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. – Conservation Letters, 8: 272–281. DOI: [10.1111/conl.12153](https://doi.org/10.1111/conl.12153)
- Busse, A., L. Cizek, P. Čížková, L. Drag, V. Dvorak, J. Foit, M. Heurich, P. Hubený, J. Kašák, F. Kittler, P. Kozel, L. Lettenmaier, L. Nigl, J. Procházka, J. Rothacher, C. Straubinger, S. Thorn & J. Müller. 2022. Forest dieback in a protected area triggers the re-

- turn of the primeval forest specialist *Peltis grossa* (Coleoptera, Trogossitidae). – Conservation Science and Practice, 4: e612. DOI: [10.1111/csp2.612](https://doi.org/10.1111/csp2.612)
- Chao, A., C.-H. Chiu, K.-H. Hu, F. van der Plas, M. W. Cadotte, O. Mitesser, S. Thorn, A. S. Mori, M. Scherer-Lorenzen, N. Eisenhauer, C. Bässler, B. M. Delory, H. Feldhaar, A. Fichtner, T. Hothorn, M. K. Peters, K. Pierick, G. von Oheimb & J. Müller. 2024. Hill–Chao numbers allow decomposing gamma multifunctionality into alpha and beta components. – Ecology Letters, 27: e14336. DOI: [10.1111/ele.14336](https://doi.org/10.1111/ele.14336)
- Gonçalves-Souza, T., J. M. Chase, N. M. Haddad, M. H. Vancine, R. K. Didham, F. L. P. Melo, M. A. Aizen, E. Bernard, A. G. Chiarello, D. Faria, H. Gibb, M. G. de Lima, L. F. S. Magnago, E. Mariano-Neto, A. A. Nogueira, A. Nemésio, M. Passamani, B. X. Pinho, L. Rocha-Santos, R. C. Rodrigues, N. V. Hissa Safar, B. A. Santos, A. Soto-Werschwitz, M. Tabarelli, M. Uehara-Prado, H. L. Vasconcelos, S. Vieira & N. J. Sanders. 2025. Species turnover does not rescue biodiversity in fragmented landscapes. – Nature, 640: 702–706. DOI: [10.1038/s41586-025-08688-7](https://doi.org/10.1038/s41586-025-08688-7)
- Heidrich, L., S. Bae, S. Levick, S. Seibold, W. Weisser, P. Krzystek, P. Magdon, T. Nauss, P. Schall, A. Serebryanyk, S. Wöllauer, C. Ammer, C. Bässler, I. Doerfler, M. Fischer, M. M. Gossner, M. Heurich, T. Hothorn, K. Jung, H. Kreft, E.-D. Schulze, N. Simons, S. Thorn & J. Müller. 2020. Heterogeneity-diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests. – Nature Ecology and Evolution, 4: 1204–1212. DOI: [10.1038/s41559-020-1245-z](https://doi.org/10.1038/s41559-020-1245-z). Erratum in: 4: 1431. DOI: [10.1038/s41559-020-01292-0](https://doi.org/10.1038/s41559-020-01292-0)
- Hilmers, T., N. Friess, C. Bässler, M. Heurich, R. Brandl, H. Pretzsch, R. Seidl & J. Müller. 2018. Biodiversity along temperate forest succession. – Journal of Applied Ecology, 55: 2756–2766. DOI: [10.1111/1365-2664.13238](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238)
- Keck, F., T. Peller, R. Alther, C. Barouillet, R. Blackman, E. Capo, T. Chonova, M. Couton, L. Fehlinger, D. Kirschner, M. Knüsel, L. Muneret, R. Oester, K. Tapolczai, H. Zhang & F. Altermatt. 2025. The global human impact on biodiversity. Nature, 641: 395–400. DOI: [10.1038/s41586-025-08752-2](https://doi.org/10.1038/s41586-025-08752-2)
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman & M. Loreau. 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. – Ecology Letters, 7: 601–613. DOI: [10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x)
- Lettenmaier, L., N. Eisenhauer, S. Cesarz, C. Ammer, A. Bucharova, S. Ditttrich, R. Hausmann, D. Kraus, A. Kölbl, S. Mallick, G. Mamadashvili, A. Mysterud, K. Pierick, R. Schwarz, J. Müller & C. Ristok. 2026. Native earthworms and roe deer in temperate forests: Friends in the sun, foes in the shade. – Ecology, 107: e70520. DOI: [10.1002/ecy.70520](https://doi.org/10.1002/ecy.70520)
- MacArthur, R. H. & J. W. MacArthur. 1961. On Bird Species Diversity. – Ecology, 42: 594–598. DOI: [10.2307/1932254](https://doi.org/10.2307/1932254)
- Mitesser, O., M. W. Cadotte, A. S. Mori, F. van der Plas, A. Chao, J. Rothacher, C. Bässler, M. Bevanda, P. H. W. Biedermann, P. Bradler, A. Castañeda-Gómez, O. Decker, B. M. Delory, S. Ditttrich, H. Feldhaar, A. Fichtner, A. Kreis, L. Köstler-Albert, L. Lettenmaier, G. von Oheimb, L. Pflumm, K. Pierick, J. Schwalb-Willmann, S. Thorn, L. Vogelfänger, W. Weisser, M. Wegmann, C. Wild & J. Müller. 2026. Forest heterogeneity by chain saw: how between-patch variation in old growth attributes changes the metacommunities of beetles. – Ecology Letters, 29: e70355. DOI: [10.1111/ele.70355](https://doi.org/10.1111/ele.70355)
- Moning, C. & J. Müller. 2008. Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. – Forest Ecology and Management, 256: 1198–1208. DOI: [10.1016/j.foreco.2008.06.018](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.018)
- Müller, J., J. Stadler & R. Brandl. 2010. Composition versus physiognomy of vegetation as predictors of bird assemblages: The role of lidar. – Remote Sensing of Environment, 114: 490–495. DOI: [10.1016/j.rse.2009.10.006](https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.10.006)
- Müller, J., O. Mitesser, M. W. Cadotte, F. van der Plas, A. S. Mori, C. Ammer, A. Chao, M. Scherer-Lorenzen, P. Baldrian, C. Bässler, P. Biedermann, S. Cesarz, A. Claßen, B. M. Delory, H. Feldhaar, A. Fichtner, T. Hothorn, C. Kuenzer, M. K. Peters, K. Pierick, T. Schmitt, B. Schuldt, D. Seidel, D. Six, I. Steffan-Dewenter, S. Thorn, G. von Oheimb, M. Wegmann, W. W. Weisser & N. Eisenhauer. 2023. Enhancing the structural diversity between forest patches – A concept and real-world experiment to study biodiversity, multifunctionality and forest resilience across spatial scales. – Global Change Biology, 29: 1437–1450. DOI: [10.1111/gcb.16564](https://doi.org/10.1111/gcb.16564)
- Rothacher, J., R. Seidl, D. Thom, M. Kortmann, A. Chao, C.-H. Chiu, C. Heibl, T. Hothorn, O. Mitesser, A. S. Mori, J. Morinière, K. Pierick, C. Wild, N. Wild & J. Müller. 2025. The impact of tree mortality and post-disturbance management on insect diversity in temperate forests: Insights from a replicated experiment. – Journal of Applied Ecology, 62: 1878–1888. DOI: [10.1111/1365-2664.70086](https://doi.org/10.1111/1365-2664.70086)
- Seibold, S., C. Bässler, R. Brandl, B. Büche, A. Szalies, S. Thorn, M. D. Ulyshen & J. Müller. 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. – Journal of Applied Ecology, 53: 934–943. DOI: [10.1111/1365-2664.12607](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12607)
- Seidl, R., M.-J. Schelhaas & M. J. Lexer. 2011. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. – Global Change Biology, 17: 2842–2852. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x)

- Senf, C., A. S. Mori, J. Müller & R. Seidl. 2020. The response of canopy height diversity to natural disturbances in two temperate forest landscapes. – *Landscape Ecology*, 35: 2101–2112. DOI: [10.1007/s10980-020-01085-7](https://doi.org/10.1007/s10980-020-01085-7)
- Sommer, H. G. 1956. Waldbau durch Zaunschutz - Fragen der biologischen Wirkungen, der technischen Durchführung und der Wirtschaftlichkeit. – *Forstwissenschaftliche Forschungen*, 7; Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- Stein, A. & H. Kreft. 2015. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. – *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90: 815–836. DOI: [10.1111/brv.12135](https://doi.org/10.1111/brv.12135)
- Vierling, K. T., L. A. Vierling, W. A. Gould, S. Martinuzzi & R. M. Clawges. 2008. Lidar: shedding new light on habitat characterization and modeling. – *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6: 90–98. DOI: [10.1890/070001](https://doi.org/10.1890/070001)
- Wild, C., A. Chao, P.-Y. Chuang, M. Cadotte, N. Daume, O. Decker, R. Hausmann, S. Hochrein, M. Junginger, M. Kortmann, S. Kümmer, S. Mallick, O. Mitesser, R. Pickert, J. Rothacher, K. Sattler, J. Schlüter, S. Thorn & J. Müller. 2025. Higher bat and bird γ -diversity in structurally complex forests is driven by distinct α - and β -diversity responses. – *bioRxiv*, Preprint. DOI: [10.1101/2025.08.25.671712](https://doi.org/10.1101/2025.08.25.671712)
- Wild, C., A. Chao, P.-Y. Chuang, M. Cadott, N. Daume, O. Decker, R. Hausmann, S. Hochrein, M. Junginger, M. Kortmann, S. Kümmer, S. Mallick, O. Mitesser, R. Pickert, J. Rothacher, K. Sattler, J. Schlüter, S. Thorn & J. Müller. 2026. Restoring structural complexity in temperate forests increases bat and bird diversity. – *Current Biology*, 36: 1–13. DOI: [10.1016/j.cub.2026.04.058](https://doi.org/10.1016/j.cub.2026.04.058)

Diskussion

S. Renner: Ihr wunderbarer Vortrag führt zum Thema des Rewildings, bei dem große Säugetiere einen überproportionalen Impact haben. Können Sie dazu noch etwas sagen? Auch diese können sehr schnell Heterogenität schaffen.

J. Müller: Die Idee vom Rewilding ist, die Vielfalt der Fresser-Gemeinschaften wiederherzustellen. Wir haben unsere gesamte Ungulaten-Vielfalt auf einen 20 kg schweren, mittelgroßen Fresser, nämlich das Reh, reduziert, das die Baumvielfalt reduziert. Wir trennen Wald und Weide streng voneinander und haben im Wald keine Pferde und Rinder mehr. Historisch wurde dies in der Forstwirtschaft als Fortschritt gesehen, aus heutiger Sicht war es vermutlich ein Fehler. Das Hauptproblem am Rewilding ist, es zu managen. Rehe als alleinige Fresser stellen wieder nur eine Form der Homogenisierung dar. Was wir bräuchten, ist die große Vielfalt. Es gab einen großen Waldbesitzer, der ein Rewilding mit Wisenten versucht hat. Nach seinem Tod bieten uns seine Nachfolger jetzt die Wisentherden an, da sie management-technisch eine Herausforderung sind. Die meisten Rewildinggebiete sind 2000 bis 3000 Hektar groß und eingezäunt, da lässt es sich machen.

S. Renner: Ich denke gerade an Tschernobyl, wo sich die nach dem Reaktorunfall zurückgebliebenen sieben Milchkühe auf inzwischen 22 vermehrt haben und mittlerweile wie echte Wildtiere leben.

J. Müller: Jeder aus der Landwirtschaft kann bestätigen, dass eine Kuh, die entwichen ist, innerhalb von wenigen Wochen sehr wild wird und kaum noch zu fangen ist. Meist müssen die Tiere erschossen werden, wenn man sie einfangen will. Das Potenzial ist also da und ich kenne den Wunsch, der oft an uns als Nationalparkmanager herangetragen wird. Wenn wir einen guten Weg hätten, in Einklang mit der Gesellschaft, würden wir wahrscheinlich in diese Richtung gehen, ich wüsste aber momentan keinen praktikablen Weg.

M. Matern: Wie viele Kiefernarten gibt es in Deutschland?

J. Müller: Ich weiß, dass da momentan einiges im Fluss ist. Ich bin noch so ausgebildet worden, dass es drei heimische Kiefernarten gibt, die Waldkiefer (*Pinus sylvestris*), die Bergkiefer (*Pinus mugo*) und die Zirbelkiefer (*Pinus cembra*), aber ich habe gehört, dass daran gezerrt wird.

A. Fischer: Der *Pinus-mugo*-Komplex ist noch offen, es können daher auch fünf oder mehr Arten sein.

M. Matern: Werden wir irgendwann Pinienkerne von *Pinus pinea* L., der Mittelmeerkiefer, in unseren Wäldern ernten können?

A. Fischer: Theoretisch könnte das sein, aber wohl erst in vielen Jahren; ich zumindest werde das nicht mehr erleben.

A. Rothe: Wenn die Beta-Diversität so wichtig ist, wäre eine kleinparzellierte Privatwaldstruktur, wie wir sie haben, doch günstig. Wir haben schon jetzt eine Vielfalt der Bewirtschaftungssysteme und wenn gewisse Restriktionen weggenommen würden, so dass zum Beispiel auch einmal ein Kahlschlag mit einem oder zwei Hektar möglich ist, müsste die Biodiversität eigentlich steigen.

J. Müller: Wir haben die Bedeutung der Alpha- und Beta-Diversität für die Gamma-Diversität noch nicht verstanden. Wir machen jetzt gerade eine Synthese für alle Artengruppen und ich bin noch nicht sicher, ob es am Ende mehr auf die Alpha- oder die Beta-Diversität ankommen wird. Aber grundsätzlich stimme ich zu. Die Effekte, dass die Vielfalt an Besitzstrukturen die Heterogenität erhöht, gibt es durchaus.

R. Mosandl: Dabei ist nicht nur der Wald, sondern es sind, wie wir kürzlich bei einer Tagung in Tutzing erfahren haben,¹ auch die Kadaver ganz wichtig. Darüber war heute noch nicht die Rede.

J. Müller: Bei uns sind momentan tote Tiere im Wald das »Totholz 2.0«. Als Ludwig Albrecht 1989 gesagt hat, man müsse mehr Totholz im Wald lassen, ist er im Forstwissenschaftlichen Centralblatt fast verprügelt worden dafür.² Heute

wird Totholz nicht mehr grundsätzlich infrage gestellt. Wenn Sie einen Rothirsch im Wald lassen, anstatt ihn an nur eine Art, nämlich Ihnen, den Menschen, zu verfüttern, wird das als ein Lebensmittelverlust gesehen, obwohl davon Tausende anderer Arten profitieren.

S. Tangerding: Sie haben angeregt, die Heterogenität im Wald mehr für die Waldbewirtschaftung zu nutzen. Könnte man sich das so vorstellen, dass wir jetzt die Fichtenbestände zum Beispiel im Forstenrieder Park nicht einfach durch Eichenbestände ersetzen, sondern immer wieder offene Lebensräume schaffen, die besonders adulten Insekten dienen, die – wie zum Beispiel Tachiniden (Raupefliegen), die sich an Wilder Möhre als Doldenblütler massiv vermehren – dann Borkenkäfer bekämpfen? Das heißt, soll der Förster jetzt Kohlenstoff gegen unterstützende Insekten austauschen?

J. Müller: Ich sehe da den ganz engen Schulterchluss zur Ökonomie. Aus meiner Sicht werden Störungsereignisse viel zu wenig ökonomisch sinnvoll bewertet und die anderen Effekte nicht genutzt. Meine Meinung ist: Sind Sie nicht verzweifelt, wenn diese Fläche durch ein Störungsereignis entsteht, sondern nutzen Sie sie und sehen Sie den Wert auch für Ihren Wald. Bauen Sie die Fläche mit ein, egal, ob für die Biodiversität oder die Kontrolle über andere unerwünschte Insekten, und versuchen Sie nicht, sie so schnell wie möglich wieder zuzupflanzen. Es kommt natürlich auf die Situation an, manchmal sollte man durchaus auch pflanzen, aber nicht in der Panik nach einer Störung. Von David Lindenmayer von der Australian National University in Canberra gibt es den schönen Ansatz, dass diese Pläne gemacht werden müssen, bevor die Störung auftritt. Ist die Störung eingetreten, bleibt keine Zeit mehr zum Nachdenken. Man ist im Kontrollmodus und im Ausnahmezustand, es geht um Sicherheit und um Schnelligkeit und es ist keine Zeit, um sich über Chancen Gedanken zu machen.

1 Von Hoermann, C. 2026. Sterben und Leben im Ökosystem Wald – Wildtierkadaver als Hotspot der Biodiversität. – Vortrag bei der Tagung »Tierisch viel los im Wald«, Evangelische Akademie Tutzing, 13.–15. März 2026; <https://www.eatutzing.de/veranstaltung/tierisch-viel-los/> [abgerufen 16.05.2026].

2 Paul, C., E. Reith, J. Salecker & T. Knoke. 2029. How integrated ecological-economic modelling can inform landscape pattern in forest agroecosystems. – Current Landscape Ecology Reports, 4: 125–138. DOI: [10.1007/s40823-019-00046-4](https://doi.org/10.1007/s40823-019-00046-4).