

Mehr Douglasien im Wald

Wie reagieren Destruenten und welche Konsequenzen hat dies für die Biomassezersetzung?

Abschlussbericht



Autoren: Roth N., Dumollard, G., Gossner, M., Lachat, T.
Version: 30. 11. 2023

Das Projekt 2018.17 wurde unterstützt durch den Fonds zur Förderung der Wald- und Holzforschung WHFF

Impressum

Trägerschaft

Fonds zur Förderung der Wald- und Holzforschung WHFF des Bundesamtes für Umwelt BAFU, Abteilung Wald sowie der Konferenz für Wald, Wild und Wildtiere KWL

Verfasser

Berner Fachhochschule - Hochschule für Agrar-, Forst- und Lebensmittelwissenschaften BFH-HAFL

Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL

Zitiervorschlag

Roth, N., Dumollard, G., Gossner, M., Lachat, T. 2023. Mehr Douglasien im Wald: Wie reagieren Destruenten und welche Konsequenzen hat dies für die Biomassezersetzung? Abschlussbericht.

Danksagung

Die Autoren bedanken sich beim Fonds zur Förderung der Wald- und Holzforschung WHFF sowie bei den Kantonen LU, VD, ZH, BE, SG, SO, AG für die Finanzierung und/oder für die Bereitstellung von Untersuchungsflächen. Zudem gilt auch ein besonderer Dank an Andrin Gross und Markus Schlegel (Laborgenetik WSL- ETHZ) für das Bearbeiten der DNA-Proben sowie der Sequenzdaten, sowie Vasyi Chumak T und Kolleg*innen (National University Uzhhorod, Ukraine) für die Käferbestimmung und an die Kolleg*innen der Georg-August- Universität Göttingen für die Ausführung der Studie in Deutschland und die C/N Analyse der Streuproben. Abschliessend gilt ein besonderer Dank allen Feld- und Labortechniker*innen sowie Praktikant*innen, Zivil- dienstleistenden und Studierenden ohne die die Umsetzung des Projekts nicht möglich gewesen wäre.

Titelbild

Manfred Richter auf Pixabay

Zusammenfassung

Die Douglasie wird in Schweizer Wäldern als vielversprechende Baumart für die Zukunft angesehen. Insbesondere wird sie als Ersatz für die Fichte betrachtet, die aufgrund des Klimawandels rückläufig ist. Die Auswirkungen der Douglasie als Gastbaumart auf die Biodiversität und damit verbundenen Ökosystemprozesse und -dienstleistungen sind jedoch noch unklar und bedürfen weiterer Untersuchungen. Um die Rolle der Douglasie für die Biomassezersetzung und damit für Nährstoffkreisläufe als Mass für die Ökosystemleistungen zu überprüfen, wurden in dieser Studie Äste und Streu der Douglasie, der Fichte und der Buche in insgesamt 40 Rein- und Mischbeständen dieser Baumarten an 8 Standorten im Mittelland und im Jura ausgebracht. Das gleiche Design wurde zusätzlich auch in Wäldern Deutschlands umgesetzt. Um dabei auch die Biodiversität zu untersuchen, wurden Käfer aus den Ästen ausgezuchtet und Pilz-DNA extrahiert.

Die Untersuchungen zeigten Unterschiede bei der Artenzahl, Abundanz und Artengemeinschaften der Käfer zwischen allen drei Baumarten. Dabei wies die Douglasie die geringste Artenzahl und Abundanz auf. Ihre Artengemeinschaft war durch eine Mischung aus generalistischen Arten beider einheimischer Baumarten (Buche und Fichte) gekennzeichnet. Im Gegensatz dazu konnten keine signifikanten Unterschiede in der Pilzdiversität zwischen den Baumarten festgestellt werden. Des Weiteren überlappten die Pilzartengemeinschaften zwischen Douglasien- und Fichtenästen weitestgehend. Dies führte dazu, dass Douglasienäste ebenso gut abgebaut wurden wie die der einheimischen Baumarten. Ebenso verhielt es sich beim Abbau der Nadel- bzw. Laubstreu. Signifikante Bestandseffekte traten vorrangig beim Abbau von Holz bzw. Nadel- und Laubstreu auf. Dennoch war die Abbauleistung in allen Beständen weiterhin hoch. Der Standort war für die Artenzusammensetzung der Destruenten (Käfer und Pilze) sowie für die Pilzdiversität und die Zersetzung mitbestimmend. Waldbau-lich orientierte Analysen zum Einfluss vom Holzvolumen lebender Bäume und dem Douglasienanteil auf die Käferdiversität und -abundanz sowie die Pilzdiversität wiesen keine signifikanten Muster auf.

Zusammenfassend wurde in dieser Studie festgestellt, dass die Zersetzung als Proxy für die Ökosystemleistung bei dem aktuellen Douglasienanteil in Schweizer Wäldern gewährleistet scheint. In kleinflächigen Beständen scheint ein höherer Douglasienanteil auch nicht zu einer abnehmenden Diversität von Käfern und Pilzen zu führen. Allerdings konnte auch gezeigt werden, dass die Douglasie kein Ersatzhabitat für Fichten-assoziierte Käferarten darstellt. Douglasienäste bleiben für die meisten Käfer, unabhängig vom Bestandstyp, unattraktiv. Eine Win-Win Situation durch das Ersetzen der Fichte durch die Douglasie scheint also unwahrscheinlich. Besonders bei naturnahen Wäldern und Biodiversitätsvorrangflächen sollte diesbezüglich auf Douglasie verzichtet werden.

Inhaltsverzeichnis

1 Ausgangslage	6
2 Zielsetzung und Hypothesen	7
3 Methoden	9
3.1 Standortselektion	9
3.2 Astbündel	9
3.3 Streubeutel	11
3.4 Waldinventur.....	12
3.5 Käfer	12
3.6 Pilze	13
3.7 Datenanalyse.....	14
3.8 Ertragsanalyse	14
4 Ergebnisse	15
4.1 Effekte auf die Artenzusammensetzung	15
4.2 Effekte auf die Abbauprozesse	18
4.3 Effekte auf die Diversität	19
4.4 Effekte der Standorte	20
4.5 Effekte auf die Beziehung zwischen forstlicher Produktion und Biodiversität	21
5 Diskussion und Schlussfolgerungen	24
5.1 Artenzusammensetzung und Diversität der Käfer und Pilze	24
5.2 Zersetzung der Biomasse	25
5.3 Effekte des Bestandstyps	25
5.4 Effekte der Region	26
5.5 Waldbau	26
5.6 Fazit	26
Quellenverzeichnis	28
Abbildungsverzeichnis	30
Tabellenverzeichnis	32
Anhang	33
A1 PERMANOVAs	33
A2 Zersetzung von Holz und Streu	34

A3	Artenvielfalt	35
A4	Resultate der Untersuchungen aus Deutschland	36
A4.1	Effekte auf die Artenzusammensetzung	36
A4.2	Indikator Arten	38
A4.3	Effekte auf die Abbauprozesse (Nur Äste)	41
A4.4	Effekte auf die Diversität	42
A5	Modellergebnisse Waldbau	46

1 Ausgangslage

Der Klimawandel vermindert das Wachstum der Fichte und führt zu einer Reduktion des Ertrags (Hanewinkel u. a. 2013; Vitali, Büntgen und Bauhus 2017). Häufigere Dürreperioden und Stürme schwächen die Fichte zusätzlich, wodurch deren Anfälligkeit für einen Befall durch den Buchdrucker (*Ips typographus*) steigt. In diesem Zusammenhang wird die Gastbaumart Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) häufig als alternative Baumart zur Deckung des Holzbedarfs diskutiert. Diese wäre aufgrund ihrer Trockenheits- und Hitzetoleranz besser für ein wärmeres und trockeneres Klima gerüstet (Eilmann und Rigling 2012; Vitali, Büntgen und Bauhus 2017). Auch gilt diese bis dato als wenig vom Buchdrucker befallen (Eidmann u. a. 1987). Zudem verfügt die Douglasie über eine schnelle Wuchs- und Wertleistung, und gute holztechnologischen Eigenschaften. Deshalb wird die Douglasie heute bereits häufig anstelle der beliebten, jedoch klima-anfälligeren Fichte genutzt (BFH-HAFL 2022). Zusätzlich gilt die Douglasie nicht nur als Ersatz für die Fichte, sondern auch als Ergänzung zur Buche in Buchen(misch)-Wirtschaftswäldern. Dort könnte eine Beimischung der Douglasie zur Buche positiver gesehen werden als die Beimischung der Fichte (Fischer 2008). Heute entfällt jedoch lediglich 0,3 % des Schweizer Holzvorrates auf Douglasien (Hauptvorkommen im Mittelland, LFI.ch 2023). Auch wenn der Aufwand für den Anbau der Douglasie aufgrund von Pflanzung und Schutz der Jungbäume, gross ist und vor den Risiken von Gastbaumarten gewarnt wird (Brang u. a. 2016), wird der Douglasien-Anteil im Schweizer Wald in den nächsten Jahren voraussichtlich steigen. Nichtheimische Baumarten werden von den einen enthusiastisch befürwortet, von anderen sehr kritisch beurteilt (Waldwissen.net 2014). Eine umfassende, wissenschaftlich fundierte Einschätzung des Einflusses der Douglasie auf das Ökosystem Wald ist aber bisher kaum möglich. Auch wenn die Douglasie kein „ökologischer Totraum“ ist (Tschopp, Hoderegger und Bollmann 2014) und zahlreiche einheimische, Tier-, Pflanzen- und Pilzarten in Douglasienbeständen zu finden sind, führt der Douglasienanbau jedoch zu ökologischen Veränderungen, durch die einzelne Organismengruppen negativ beeinflusst werden (Schmid, Pautasso und Holdenrieder 2014; Schuldt und Scherer-Lorenzen 2014; Wohlgemuth, Gossner, Campagnaro u. a. 2022; Wohlgemuth, Gossner und Rigling 2021; Wohlgemuth, Moser u. a. 2021). Durch Anpassungen einheimischer Arten an die neue Ressource sowie durch weitere Einführungen potentieller Schädlingsarten aus Nordamerika können zudem Waldschutz-relevante Veränderungen der Interaktionsgefüge stattfinden (Gossner 2016). Deshalb ist ein besseres Verständnis der Auswirkungen der Douglasie auf Organismen und Ökosystemfunktionen dringend erforderlich. Der Abbau von Holz und Streu sind kritische ökologische Prozesse im Wald, die massgeblich den Nährstoffkreislauf und die Verfügbarkeit von Nährstoffen beeinflussen. Dies hat substantielle Auswirkungen auf die Verjüngung und das Baumwachstum. Bisher fehlen jedoch gezielte und grossflächige Untersuchungen wie die Douglasie Holz- und Streu-abbauende Organismen beeinflusst (z.B. Gliederfüsser, Pilze), und wie sich dies auf Zersetzungsprozesse im Wald auswirkt. Insbesondere umfassende Untersuchungen zum Streuabbau in unterschiedlicher Mischung der Douglasie fehlen bisher und verhindern eine fundierte Praxis-relevante Beurteilung.

2 Zielsetzung und Hypothesen

Ziel des Projekts war es eine praxisnahe, wissenschaftlich fundierte Beurteilung des Douglasien-Anbaus hinsichtlich wichtiger Prozesse im Wald durchzuführen und daraus Empfehlungen für die Praxis abzuleiten. Douglasien werden in Schweizer Wäldern mit verschiedenen Mischungsgrad angepflanzt: z.B. in Laub-, Nadel-, und Mischwäldern. Auf kleineren Flächen gibt es auch reine Douglasienbestände. Die Stammholzproduktion steht in mit Douglasien bestockten Beständen klar im Zentrum. Baumteile mit geringer wirtschaftlicher Bedeutung (Äste, Wipfelteile) werden hingegen auch in diesen stark auf Produktion ausgerichteten Waldbeständen häufig als Holzerntereste liegen gelassen, was ökologisch und wirtschaftlich durchaus sinnvoll sein könnte. Konkret wurde untersucht wie stark Holz und Nadelstreu der Douglasie im Vergleich zur einheimischen Fichte und Buche zersetzt wird und welche Käfer- und Pilz Gemeinschaften an den Zersetzungsprozessen der jeweiligen Baumart beteiligt sind. Dabei wurde auch die Mischung der Bäume im Bestand berücksichtigt. Weiterhin wurde dieser Versuch in verschiedenen Regionen des Schweizer Mittellandes und auch in einer Region Deutschlands wiederholt, um eine Generalisierbarkeit der Erkenntnisse zu erlangen. Ziel war es unter anderem daraus auch Empfehlungen für ein verbessertes Management abzuleiten. Folgende Hypothesen wurden in diesem Zusammenhang aufgestellt:

1. Artenzusammensetzung der Destruenten: Die Destruenten von Douglasienholz und Nadelstreu setzten sich primär aus den Arten zusammen, die auch in Fichtenholz zu finden sind und weniger aus denen die in Buche zu finden sind. Dies wurde angenommen, da die Holz- und Streueigenschaften der Douglasie inkl. deren Inhaltsstoffe ähnlicher zur Fichte als zur Buche sind.
2. Abbauprozess: Douglasienholz und -Nadelstreu wird ähnlich gut, wie Fichtenholz und -Nadelstreu zersetzt, jedoch schlechter als Holz und Laubstreu der Buche. Es wurde davon ausgegangen, dass die Douglasie aufgrund ihrer Holz- und Streueigenschaften sowie ihrer Inhaltsstoffe der Fichte ähnlicher ist als der Buche, von der bekannt ist, dass sie schneller abgebaut wird.
3. Waldbiodiversität: Douglasienholz bietet Habitate für nur einen Teil der Arten einheimischer Nadelhölzer (Fichte) und kann somit langfristig die mit einheimischen Nadelbaumarten (Fichte) assoziierten Arten nicht erhalten. Es wurde davon ausgegangen, dass vor allem generalistische Arten das Holz der Douglasie als Gastbaumart verwerten können und das Potenzial der Douglasie als Ersatzhabitat damit gering ist. Streuabbauer wurden in dieser Studie nicht betrachtet.
4. Mischungsgrad: Der Mischungsgrad des Waldes beeinflusst die unter 1., 2. und 3 genannten Effekte. Dabei wurde davon ausgegangen, dass eine zunehmende Baumartendiversität zu komplexeren Artengemeinschaften mit höherer Diversität führen, die die Zersetzung beschleunigen.
5. Region: Der Abbau des Douglasienholz und der Nadelstreu sind konsistent über verschiedene Regionen (in der Schweiz und zwischen der Schweiz und Deutschland). Es wurde erwartet, dass die Holzeigenschaften überall ähnlich sind und die Mischungsgrade an jedem Standort abgebildet waren.
6. Beziehung zwischen forstlicher Produktion und Biodiversität: Eine geringe Beimischung von Douglasie er-

möglicht eine erhöhte forstliche Produktion bei gleichbleibender Biodiversität und Waldfunktionen (Win-Win Situation). Potenzielle negative Effekte in Bezug auf die Biodiversität fallen bei geringerer Beimischung weniger stark ins Gewicht (Wohlgemuth, Gossner und Rigling 2021).

3 Methoden

3.1 Standortselektion

Das Experiment zum Biomasseabbau von Holz (Äste) und Streu (Nadel/Laub), sowie zu den mit dem Holz assoziierten Organismen (Pilze und Käfer) wurde an 8 Standorten im Schweizer Mittelland und in Deutschland (nur Astbündel) durchgeführt. Darunter waren Standorte in den Kantonen Bern (3x), Aargau (2x), Zürich (1x), Solothurn (1x) und Waadt (1x). An jedem dieser Standorte wurden fünf verschiedene Bestandstypen untersucht (Buchenbestand, Fichtenbestand, Douglasiebestand, Fichte-Buche Mischbestand, Douglasie-Buche Mischbestand; siehe Abbildung 1). In Anlehnung an eine ähnliche Studie zur Beimischung von Douglasie in Buchenwäldern in Deutschland (Göttingen o. D.), waren die Anforderungen an die Bestandstypen mindestens $\frac{1}{4}$ ha Grösse welcher wiederum in einem homogener Bestand des gleichen Waldtyps von ca. 1 ha eingebettet sein sollte (Pufferzone). Ausserdem sollte der Bestand über 60 Jahre alt sein. Diese Parameter (Fläche und Bestandsalter) mussten allerdings an die Verhältnisse im Schweizer Mittelland angepasst werden. In den Mischbeständen sollten die Zielbaumarten einen Anteil von mindestens je 20 % der Grundfläche ausmachen. In jedem der 5 ausgewählten Bestandstypen wurde jeweils eine Probefläche eingerichtet. Insgesamt wurden somit je 40 Probeflächen an 8 Standorten in der Schweiz und Deutschland untersucht. Auf jeder Probefläche wurde Material (Äste und Streu) der Douglasie, der Fichte als einheimische Nadelbaumart und der Buche als einheimischen Laubbaumart ausgebracht. Am Zentrum jeder Probefläche stand jeweils ein Temperatur- und Feuchtigkeitslogger der über die komplette Projektdauer (Frühjahr 2019 - Spätherbst 2021) betrieben wurde.

3.2 Astbündel

Das Astmaterial für die drei untersuchten Baumarten stammte von jeweils einem Einschlag in einem Gebiet (Buche: Othmarsingen bei Lenzburg, Fichte: Üetliberg, Zürich, Douglasie: Oberwil bei Zug). Es wurden jeweils frische Äste aus Kronenmaterial geschnitten und in Bündel à drei Äste organisiert. Ein Astbündel bestand aus drei Aststücken einer Baumart mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 5,6 cm (Standardabweichung: $\pm 1,1$ cm) und 1 m Länge. Jeweils drei der im Voraus gefertigten Astbündeln jeder Baumart, wurden im Frühjahr 2019 vor der Vegetationsperiode in 3 Teilprobeflächen jeder Probefläche verteilt und auf dem Boden platziert (Triplets aus je einem Astbündel pro Baumart, siehe auch 2). Jede Baumart war somit in jeder Teilfläche vertreten wurde aber innerhalb der Teilfläche zufällig platziert. Vor der Installation wurde bei allen Ästen (Schweiz, Deutschland) die Holzdichte gemessen. Dafür wurden 5 cm vom 1-Meter Stück abgeschnitten. Ausserdem wurden Bohrmehlproben der frischen Äste aus vor dem Ausbringen entnommen um später die enthaltene Pilz-DNA (Metabarcoding, siehe Abschnitt 3.6 und 2) bestimmen zu können. Nach jeder Vegetationsperiode wurden alle Astbündel einer Teilfläche eingesammelt. Die Triplets der Teilflächen 1 jeder Probefläche wurden im Spätherbst 2019, die der Teilflächen 2 im Spätherbst 2020 und die der Teilflächen

3 im Spätherbst 2021 eingesammelt (Abbildung 3). Von jedem eingesammelten Ast wurde nochmals 5 cm abgeschnitten, um das Trockengewicht und die Dichte zu bestimmen (Wiederholung der Start-Messungen, um den Dichteverlust zu berechnen). So wurde der Abbau des Holzes ermittelt. Ausserdem wurde jeder Ast angebohrt um Bohrmehlproben für die DNA-Analyse von jedem Ast zu erhalten (Metabarcoding der Pilz-DNA, siehe Abschnitt 3.6). Zudem wurde das C/N Verhältnis gemessen. Die anschliessend 90 cm langen Äste wurden als Astbündel in Insekten-Schlüpf fallen (alle Äste aus der Schweiz und Deutschland, siehe 2) eingebracht 3.5. Die Proben für die Dichtebestimmung, die C/N-Analysen und das Pilz-Metabarcoding der Äste aus Deutschland wurden in Deutschland genommen und anschliessend an der WSL analysiert.

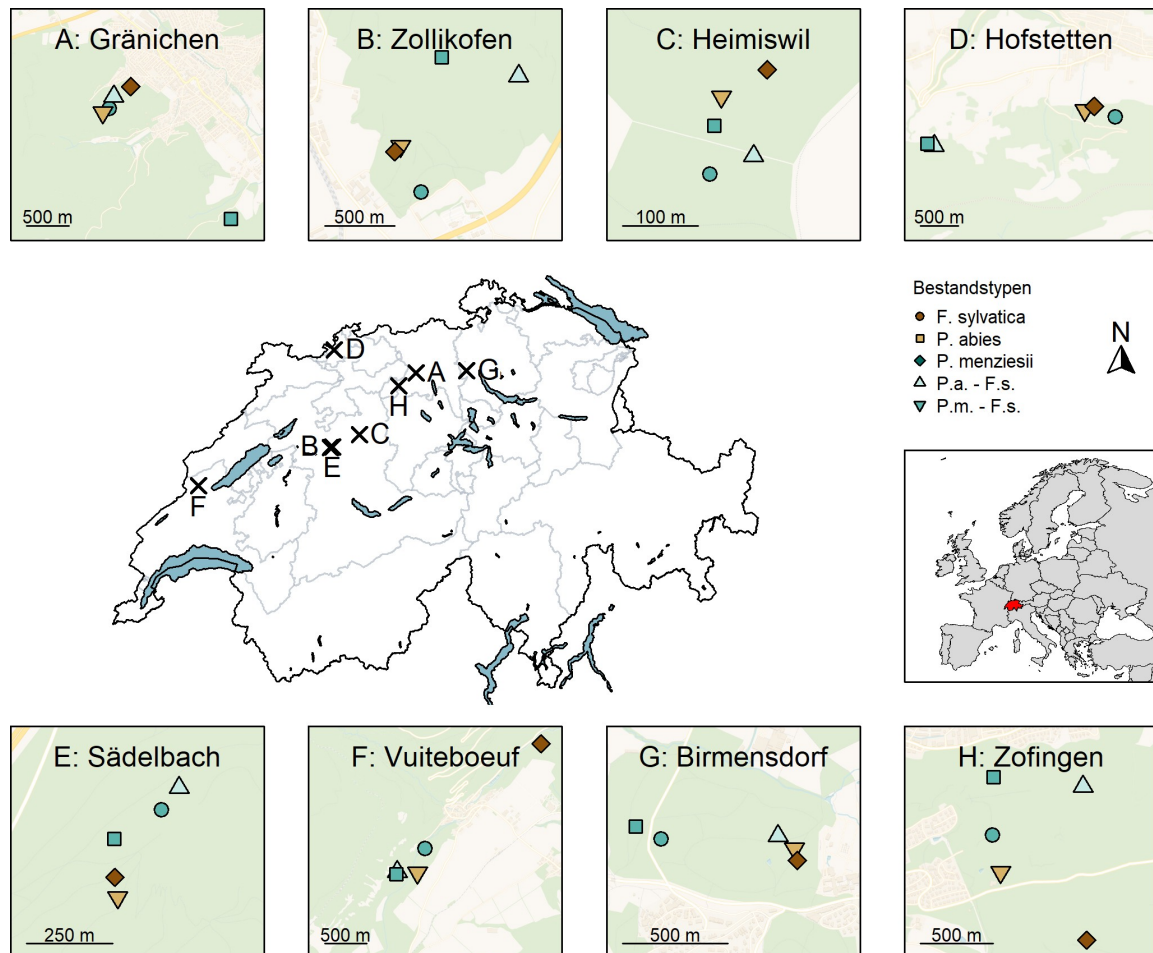


Abbildung 1: Verteilung der Bestandestypen bzw. der Probeflächen an den 8 Standorten der Schweiz an denen das Experiment durchgeführt wurde (kleine Kartenausschnitte oben und unten) und deren Lage in der Schweiz (Karte in der Mitte). Die Buchstaben ermöglichen die Zuordnung der Standorte zur Verteilung der Probeflächen. F. sylvatica: Buchenbestand; P. abies: Fichtenbestand; P. menziesii: Douglasiebestand; P.a. - F.s.: Fichte-Buche Mischbestand; P.m. - F.s.: Douglasie-Buche Mischbestand



Abbildung 2: Oben links: Einrichten einer Teilprobefläche mit je einem Astbündel pro Baumart. Unten links: Bohren der Äste um DNA-Proben aus dem Bohrmehl zu erhalten. Rechts: Insekten-Schlüpffallen in denen jeweils ein Astbündel platziert wurde.

3.3 Streubeutel

Nadelstreu von Fichte und Douglasie wurde im Herbst 2018 in Zollikofen, Birmensdorf und St. Antonio gesammelt und getrocknet. Buchenlaubstreu wurde in Zollikofen, Birmensdorf und Horgen gesammelt. Das gesammelte Material wurde bei 60° C für 24 Stunden getrocknet das Material der Verschiedenen Herkünfte innerhalb einer Baumart im Verhältnis von $\frac{1}{3} - \frac{1}{3} - \frac{1}{3}$ gemischt. 5 g Laub- bzw. Nadelstreu wurden jeweils in ein Streubeutel eingefüllt. Abweichungen von den 5 g wurden jeweils notiert, um die Massenabnahme später genau dokumentieren zu können. Zehn der Streubeutel pro Baumart wurden als Referenzproben, ohne diese auf den Probeflächen auszubringen für die C/N Analyse zur Universität Göttingen geschickt, da dort ein standardisiertes Protokoll entwickelt wurde und dies die Vergleichbarkeit mit Streubeutelversuchen auf den Flächen in Göttingen zu erhöhen. Drei Streubeutel pro Baumart wurden auf einer vierten Teilfläche auf jeder Probefläche im Frühjahr 2019 randomisiert ausgebracht (Abbildung 3). Ein Streubeutel pro Baumart wurde nach jeweils einer Vegetationsperiode im Frühjahr 2020, im Frühjahr 2021 und im Spätherbst 2021 eingeholt. Beim Einholen wurden die Streubeutel im Wald von groben Verschmutzungen und eventuellem Moosbewuchs befreit und

in ein Briefcouvert gesteckt, um Verlust von Streumaterial zu vermeiden. Die Couverts wurden anschliessend bei 60° C für 48 Stunden im Trockenschrank getrocknet, um eine weitere Zersetzung zu verhindern. Im Labor wurden der Couvertinhalt und der Inhalt des Streubeutels getrennt voneinander von kleinerem Fremdmaterial befreit, erneut 48 Stunden bei 60° C getrocknet und gewogen. In den Streubeuteln enthaltene Arthropoden wurden in 70 %-igem Ethanol gelagert. Da nur sehr wenig Arthropoden in den Streubeuteln gefunden wurden, wurden diese Proben in dem Projekt nicht weiter berücksichtigt. Auf Grund von Beschädigungen an einer grossen Anzahl an Streubeutel durch Kleinsäuger und/oder Wildschweine wurden im Frühjahr 2020 jeweils ein Streubeutel von jeder Baumart zusätzlich auf die Teilprobefläche ausgebracht und im Spätherbst 2021 wieder eingeholt. Aus Deutschland gab es im Rahmen dieser Studie keine Daten zum Streuabbau.

3.4 Waldinventur

Neben der Temperatur und der relativer Feuchtigkeit, die mit einem Logger (Lascar, EL-USB-2) am Zentrum jeder Probefläche aufgenommen wurden, wurden alle Bäume ab einem BHD ≥ 12 cm auf einer horizontalen, kreisrunden Fläche von 1000 m² um das Zentrum aufgenommen. Dabei wurde die Baumart und der BHD notiert. Um auf eine Horizontalfäche von 1000 m² zu kommen wurde der Radius der Probefläche an die Neigung angepasst. So konnte die Baumartenzusammensetzung sowie die Grundfläche und die Stammzahl pro Stichprobe ermittelt werden. Diese Daten wurden im Rahmen dieses Abschlussberichts nur für die Ertragsanalyse verwendet.

3.5 Käfer

Die wieder eingeholten Astbündel wurden in Insekten-Schlüpffallen der WSL in Bimensdorf eingebracht. Diese bestanden aus einem PVC -Rohr mit 20 cm Durchmesser (DN 200). Die vordere Seite wurde mit einer PVC-Kappe verschlossen, Die Kappe wurde aufgebohrt, um eine Fangflasche gefüllt mit 70 %-igem Ethanol anzubringen. Die hintere Seite des Rohrs wurde mit einem schwarzen Tuch verschlossen. Insekten, die sich im Holz entwickeln und schlüpfen wandern oder fliegen zum Licht und werden in der Fangflasche gesammelt. Fangflaschen wurden je nach Füllstand aber mindestens zweimal jährlich geleert und die Käfer für die Bestimmung auf Artniveau zu Experten (Vasyl Chumak T und Kolleg*innen) in die Ukraine gebracht. Alle Astbündel wurden während zwei Jahren in den Schlüpffallen inkubiert. Es wurde jeweils nur ein Auszuchtjahr der ersten beiden Teilprobeflächen betrachtet, um den gleichen Sammelaufwand pro Astbündel zu betrachten (Daten zur dritten Teilprobefläche lagen bei Abschluss des Projektes noch nicht vor).

3.6 Pilze

75 Bohrmehlproben (von 75 Ästen) wurden für das Frühjahr 2019 vor dem Ausbringen der Bündel analysiert. Diese stellten die Ausgangssituation dar. 116 Bohrmehlproben aus dem Spätherbst 2021 wurden als Diversitätsmass zum Ende des Experiments analysiert. 70 der Äste wurden sowohl 2019 als auch 2021 analysiert. Die Analyse der Bohrmehlproben sowie die anschliessende Bioinformatik wurde von Andrin Gross und Markus Schlegel und Kolleg*innen (Laborgenetik WSL-ETHZ) durchgeführt. Das von den Ästen stammende Bohrmehl wurde direkt nach der Entnahme aus den Ästen eingefroren. Das gefrorene Bohrmehl wurde zuerst während 48 Stunden gefriergetrocknet, gemahlen und danach eine DNA-Extraktion durchgeführt. Die Artenzusammensetzung der Totholzpilze wurde mittels Metabarcoding analysiert. Als Marker diente die ITS2-Region, als Primer wurden ITS3-KYO2 (Toju u. a. 2012) und ITS4 (White u. a. 1990) verwendet, die noch mit weiteren Sequenzvarianten für spezielle Artengruppen ergänzt wurden. Als Referenzdatenbank für die taxonomische Zuordnung wurden die repräsentativen Cluster-Sequenzen der UNITE-Datenbank verwendet (Abarenkov u. a. 2021). Statt Arten wurden bei den Pilzen die Anzahl an OTUs (engl.: Operational taxonomic unit) als Diversitätsmass für diese Studie verwendet. Für die Analysen wurden nur OTUs berücksichtigt die mindestens 5 % der Gesamtreads einer Probe ausmachten.

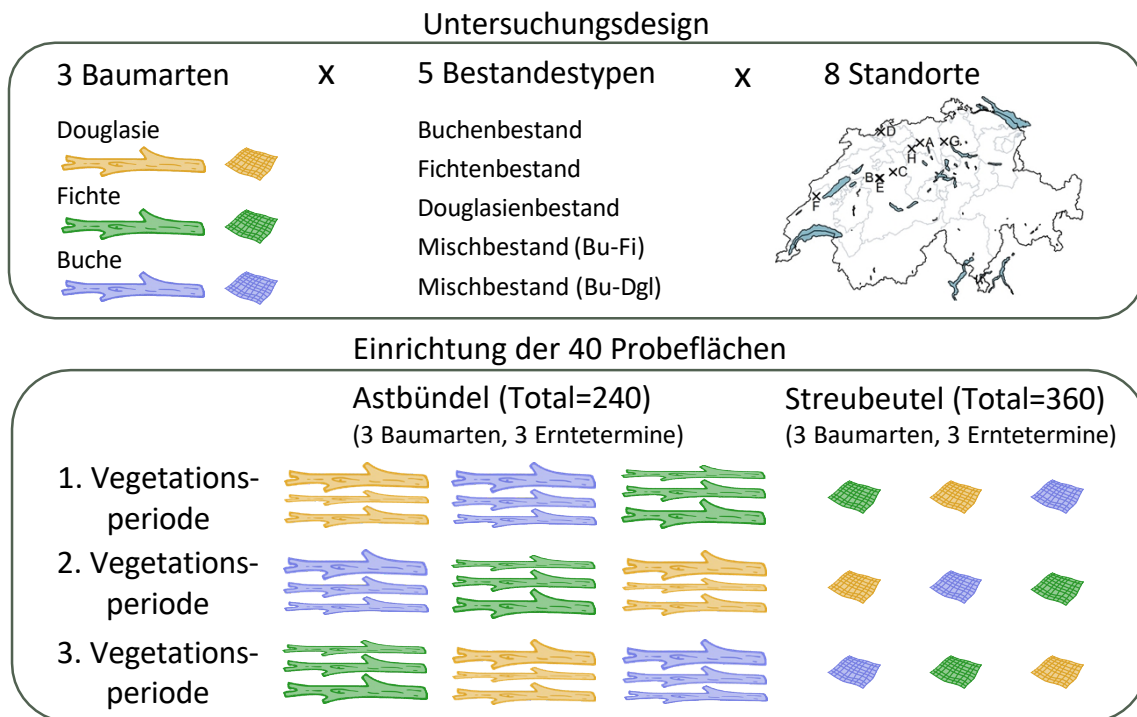


Abbildung 3: Studiendesign des Projekts in der Schweiz. Oben: Baumarten, Bestandstypen und Standorte. Unten: Aufbau einer Probefläche mit der Angabe wann die Äste bzw. die Streubeutel nach dem Start eingeholt wurden. Das gleiche Design wurde in Deutschland repliziert.

3.7 Datenanalyse

Alle Analysen wurden mit R version 4.2.1 (R Core Team 2022) gemacht. Artengemeinschaften der Käfer und Pilze wurden mit Hauptkoordinatenanalysen (engl.: Principal Coordinates Analysis (PCoA)) veranschaulicht. Der Einfluss der Baumart und des Bestandestyps wurde mit Permutativen Multivariaten Varianzanalysen (PERMANOVA) berechnet. Ausserdem wurden Indikatorarten für jede Baumart mit Multi-level Pattern Analysen berechnet. Die Abbauprozesse des Holzes und der Streu wurden mit Hilfe von generalisierten additiven Modellen (GAMs) berechnet. Hierzu wurde die Holzdichte bzw das C/N Verhältnis der Bodenstreu in Abhängigkeit der Expositionszeit im Feld, der Baumart sowie dem Bestandstyp und der Region als Zufalls-Faktor modelliert. Die Artenzahl und die Abundanz der Käfer so wie die OTU-Anzahl der Pilze wurden ebenfalls mit GAMs modelliert. Dabei wurden die Artenzahl, die Abundanz und die OTU-Anzahl in Abhängigkeit der Baumart, des Bestandstyps und Region als Zufalls-Faktor modelliert.

3.8 Ertragsanalyse

Um die Zersetzungsleistung und die Biodiversität der forstlichen Produktivität gegenüberzustellen, wurde der forstliche Ertrag für jede untersuchte Probefläche berechnet. Für diese Analyse wurde auf der Ebene der 40 Probeflächen gearbeitet. Im Gegensatz zu den anderen Analysen wurde bei der Ertragsanalyse nicht mit Bestandstypen gearbeitet (siehe oben) sondern der Anteil der Douglasie bzw. der anderen Baumarten für jede Probefläche berechnet um eine genauere Charakterisierung der Probeflächen hinsichtlich ihrer Baumartenzusammensetzung zu erhalten. Angesichts der starken Multikollinearität zwischen dem Douglasienanteil und dem Anteil der anderen Baumarten wurde nur der Douglasienanteil für die Modellierung verwendet. Ausserdem wurde die Artenzahl sowie die Abundanz der Käfer und Pilz-OTUs pro Baumart auf der Probeflächenebene errechnet. Da man vom Leitsatz „Holz wächst auf Holz“ ausgehen kann wurden der Douglasienanteil und das Holzvolumen als dendrometrische Indikatoren und Proxys für die Produktivität verwendet. Zu bemerken: es wurde das Gesamtvolumen auf der Probefläche anstelle des Vorrats in den Analysen verwendet. Da alle Probeflächen aber gleich gross sind (1000 m^2), ist dieses Volumen im statistischen Sinne analog zum Vorrat (Proportionalitätsverhältnis). Die Artenzahl sowie die Abundanz der Käfer und die Anzahl Pilz-OTUs wurde in Abhängigkeit des Douglasienanteils, des Volumen und der Holzart der Astbündel mit generalisierten linearen gemischten Modellen (*Generalized Linear Mixed Effects Models*) modelliert. Der Standort wurde als Zufallseffekt (*random effect*) in die Modelle aufgenommen, um den Standortfaktor zu kontrollieren.

4 Ergebnisse

Insgesamt wurden 355 der 360 (98.6 %) ausgebrachten Astbündel während des Versuchs wiedergefunden. 5 Stück fielen Sturmschäden, Waldarbeiten oder Sabotage zum Opfer. Weitere Äste wurden durch verlorene Beschriftungen aus der Analyse ausgeschlossen, sodass insgesamt Daten von 1055 Ästen (ca. 350 Astbündel) ausgewertet wurden. Bei den 360 ursprünglich sowie bei den zusätzlich ausgebrachten Streubeuteln gab es erhebliche Verluste durch Beschädigungen von Kleinsäufern und/oder Wildschweinen. Insgesamt konnten 331 ausgebrachte Streubeutel bezüglich Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt analysiert werden. Diese wurden mit 30 Referenzproben (10 pro Baumart) am Nullzeitpunkt verglichen. Aus den Schlüpffallen kamen 130 Käferarten (45'514 Individuen - 1 Auszuchtjahr). Die Käferdaten zu den 132 verbleibenden Astbündeln standen zum Zeitpunkt der Berichtsabgabe noch nicht zur Verfügung. Für die Analysen wurden 78 Arten, die nur ein- oder zweimal vorkommen (Singletons und Doubletons) aus dem Datensatz entfernt. Abzüglich *Orchestes fagi*, welcher klar nicht xylobiont ist, wurden somit 51 Arten (45'405 Individuen) aus 219 Astbündeln für die Analysen verwendet. Eine Art kam nur in Douglasienästen, fünf nur in Fichtenästen und eine Art nur in Buchenästen vor. Zwischen 3 und 11 Arten kamen auf zwei Baumarten vor. 28 Arten kamen auf allen drei Baumarten vor. Bei den Pilzen wurden 5'309 OTUs (engl.: Operational taxonomic unit) nachgewiesen. Für die Analysen wurden nur OTUs berücksichtigt die mindestens 5 % der Gesamtreads einer Probe darstellten. Somit flossen 299 OTUs aus denselben 121 Ästen in die Analysen ein. 81 OTUs wurden nur in Douglasienästen, 63 nur in Fichtenästen und 100 nur in Buchenästen nachgewiesen. Zwischen 9 und 19 OTUs wurden in 2 Baumarten nachgewiesen. 14 OTUs kamen auf allen drei Baumarten vor.

4.1 Effekte auf die Artenzusammensetzung

Die Artengemeinschaften der Käfer wurden hauptsächlich durch die Baumart bestimmt, wobei die Artengemeinschaften der Douglasie eine Zwischenstellung zwischen Buche und Fichte einnahmen. Dies zeigt, dass die Douglasie sowohl von Buchen also auch von Fichten-typischen Arten besiedelt wurde (Abbildung 4). Die Ergebnisse der Permutativen Multivariate Varianzanalyse (PERMANOVA) zeigten einen signifikanten Einfluss der Baumart auf die Artenzusammensetzung, welche auch einen grossen Teil der erklärten Varianz ausmachte ($p < 0.001$, $R^2 = 0.21$). Der Standort hatte einen signifikanten Einfluss auf die Artenzusammensetzung der Käfer ($p < 0.001$, $R^2 = 0.02$), während der Bestandestyp nur einen marginal signifikanten Einfluss hatte ($p = 0.05$, $R^2 = 0.02$). Beide Faktoren erklärten jedoch nur einen geringen Teil der Varianz. Insgesamt konnten rund 25 % der Varianz durch die PERMANOVA erklärt werden.

Die Artengemeinschaften der Pilze wurden ebenfalls hauptsächlich durch die Baumart bestimmt, wobei die Artengemeinschaften der Douglasie weitestgehenden denen der Fichte ähnelten (Abbildung 4). Die Ergebnisse der Permutativen Multivariate Varianzanalyse (PERMANOVA) zeigten einen signifikanten Einfluss der Baumart

($p < 0.001$, $R^2 = 0.10$), des Standorts ($p < 0.001$, $R^2 = 0.09$) und des Bestandstyps ($p < 0.001$, $R^2 = 0.05$). Der Hauptteil der erklärten Varianz war dabei etwa gleich auf die Baumart und den Standort aufgeteilt. Insgesamt konnten knapp 25 % der Varianz durch die PERMANOVA erklärt werden.

Folglich ist die Destruenten-Käferfauna der Douglasie eine Mischfauna aus Buchen- und Fichtenfauna, wohingegen die Pilzflora der Douglasie mehr der Fichte ähnelt.

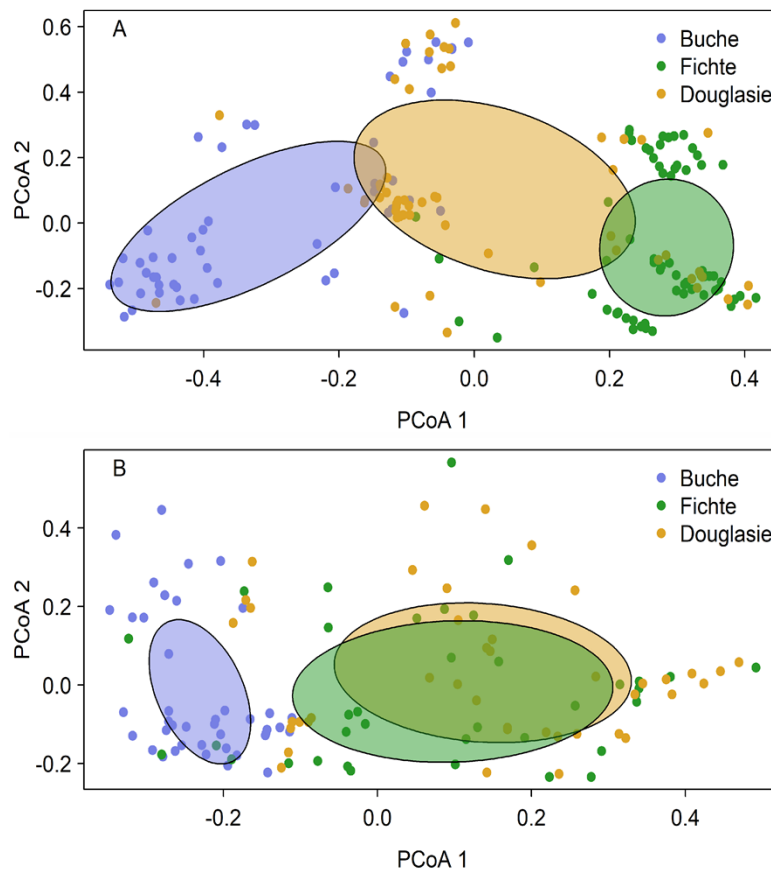


Abbildung 4: Hauptkoordinatenanalysen (engl.: Principal Coordinates Analysis (PCoA)) für Artengemeinschaften der Käfer (A) und der Pilze (B). Baumart des jeweiligen Astbündels ist farblich markiert. Die Ellipsen zeigen Standardabweichung um das Zentroid der jeweiligen Baumart an.

Zusätzlich zu den Artengemeinschaften wurden auch Indikatorarten für jede Baumart berechnet, die auf der Spezifität (Anteil der Käfer- bzw. Pilzart auf der entsprechenden Baumart, 1 entspricht 100 %) und der Treue (Anteil der Astbündel bzw. Äste der entsprechenden Baumart, der von der Käfer- bzw. Pilzart besetzt war, 1 entspricht 100 %) basiert. Für jede der signifikant mit einer Baumart assoziierten Art wurde die Spezifität, und die Treue in Tabelle 1 angegeben. Eine Käferart und zwei Pilz-OTUs wurden als Indikatorarten für Douglasie errechnet (Tabelle 1). Für die Fichte wurden 6 Indikator-Käferarten und 3 Pilz-OTUs berechnet. Für die Buche wurden ebenfalls 6 Indikator-Käferarten und 2 Pilz-OTUs berechnet. Zusätzlich wurden zwei Pilz-OTUs als Indikatorarten für Douglasie und Fichte gemeinsam errechnet. Es wurden somit weniger Indikatorarten für die Douglasie als für die anderen Baumarten errechnet, und zudem weisen diese im Mittel auch eine geringe

Treue auf (0.18), sie waren also nur in wenig Astbündeln bzw. Ästen vertreten als die Indikatorarten der Fichte (Mittlere Treue: 0.32) und der Buche (0.27).

Tabelle 1: Indikatorarten bzw. -OTUs (engl.: Operational taxonomic unit) für Käfer und Pilze für Douglasie, Fichte und Buche. Die Spezifität beschreibt den Anteil der Käfer- bzw. Pilzart auf der entsprechenden Baumart, 1 entspricht 100 %. Die Treue beschreibt den Anteil der Astbündel bzw. Äste der entsprechenden Baumart der von der Käfer- bzw. Pilzart besetzt war, 1 entspricht 100 %. Die Spalten Douglasie, Fichte und Buche enthalten die Anzahl von der entsprechenden Art besetzten Astbündel bzw. Äste. Abundanzen bei Pilzen basieren auf pro Ast standardisierte Reads.

Art / OTU	Baumart	p-Wert	Spezifität	Treue	Douglasie	Fichte	Buche
Käfer							
<i>Atomaria impressa</i>	Douglasie	0.04	0.89	0.08	5	0	1
<i>Pityogenes chalcographus</i>	Fichte	0.01	1	0.26	5	21	2
<i>Dryocoetes hectographus</i>	Fichte	0.01	0.99	0.44	3	35	0
<i>Hylurgops palliatus</i>	Fichte	0.01	0.96	0.23	1	18	1
<i>Dryocoetes autographus</i>	Fichte	0.01	0.95	0.98	24	78	3
<i>Trachodes hispidus</i>	Fichte	0.01	0.78	0.18	4	14	1
<i>Kykliocalles roboris</i>	Fichte	0.03	1	0.08	0	6	0
<i>Leiopus nebulosus</i>	Buche	0.01	1	0.08	0	0	6
<i>Taphrorychus bicolor</i>	Buche	0.01	0.89	0.66	5	3	49
<i>Xylosandrus germanus</i>	Buche	0.01	0.82	0.28	3	15	21
<i>Taphrorychus villifrons</i>	Buche	0.01	0.81	0.19	1	0	14
<i>Litargus connexus</i>	Buche	0.01	0.78	0.16	4	1	12
<i>Xyleborinus saxesenii</i>	Buche	0.04	0.96	0.16	8	2	12
Pilze							
OTU40	Douglasie	0.03	1	0.27	11	0	0
OTU48	Douglasie	0.03	1	0.2	8	0	0
OTU5	Douglasie & Fichte	0.03	1	0.54	21	21	0
OTU7	Douglasie & Fichte	0.03	0.99	0.42	20	13	1
OTU44	Fichte	0.03	1	0.19	0	7	0
OTU65	Fichte	0.03	1	0.19	0	7	0
OTU22	Fichte	0.03	0.93	0.35	2	13	0
OTU23	Buche	0.03	1	0.28	0	0	11
OTU17	Buche	0.03	0.99	0.33	0	1	13

4.2 Effekte auf die Abbauprozesse

Sowohl die Dichte der Äste (Mass für die Zersetzung von Holz), als auch das C/N Verhältnis der Streu (Mass für die Zersetzung von Laubstreu) nahmen mit der Zeit signifikant ab (Äste: $\chi^2 = 1257.5$, $p < 0.001$, Streu: $\chi^2 = 366.3$, $p < 0.001$, 5 A & C). Die Interaktionseffekte der Zeit mit der Baumart waren für die Douglasie ($\chi^2 = 53.3$, $p < 0.001$), die Fichte ($\chi^2 = 3882.3$, $p < 0.001$) und die Buche ($\chi^2 = 20.2$, $p < 0.001$) signifikant. Obwohl sich der Verlauf des Holzabbau zwischen den Arten unterschied, war der Holzabbau der Douglasie dennoch in der gleichen Grössenordnung wie der der einheimischen Baumarten (Abbildung 5 A & C). Die Interaktionseffekte der Zeit mit der Streuart waren für die Douglasie ($\chi^2 = 43.3$, $p < 0.001$), die Fichte ($\chi^2 = 62$, $p < 0.001$) und die Buche ($\chi^2 = 43.3$, $p < 0.001$) signifikant. Wie beim Holz unterschied sich Verlauf des Streuabbau zwischen den Arten, war bei der Douglasie aber in der gleichen Grössenordnung wie der der einheimischen Baumarten 5 A & C. Sowohl die Dichte der Äste, als auch das C/N Verhältnis der Streu waren signifikant mit dem Bestandestyp korreliert (Äste: $\chi^2 = 13.7$, $p = 0.001$, Streu: $\chi^2 = 62.4$, $p < 0.001$). Die Interaktionseffekte der Zeit mit dem Bestandstyp waren für Douglasienreinbestände ($\chi^2 = 10.1$, $p = 0.01$) Fichte - Buche Mischbestände ($\chi^2 = 572.1$, $p < 0.001$) signifikant. Obwohl sich der Verlauf des Holzabbau zwischen den Bestandstypen unterschied, sind die Abweichungen der verschiedenen Bestandstypen im Zeitverlauf minimal (Abbildung 5 B). Die Interaktionseffekte der Zeit mit den Bestandstypen waren nur für die Buchenreinbestände signifikant ($\chi^2 = 13.9$, $p = 0.001$). Wie beim Holz unterschied sich Verlauf des Streuabbau zwischen den Bestandstypen kaum (Abbildung 5 D).

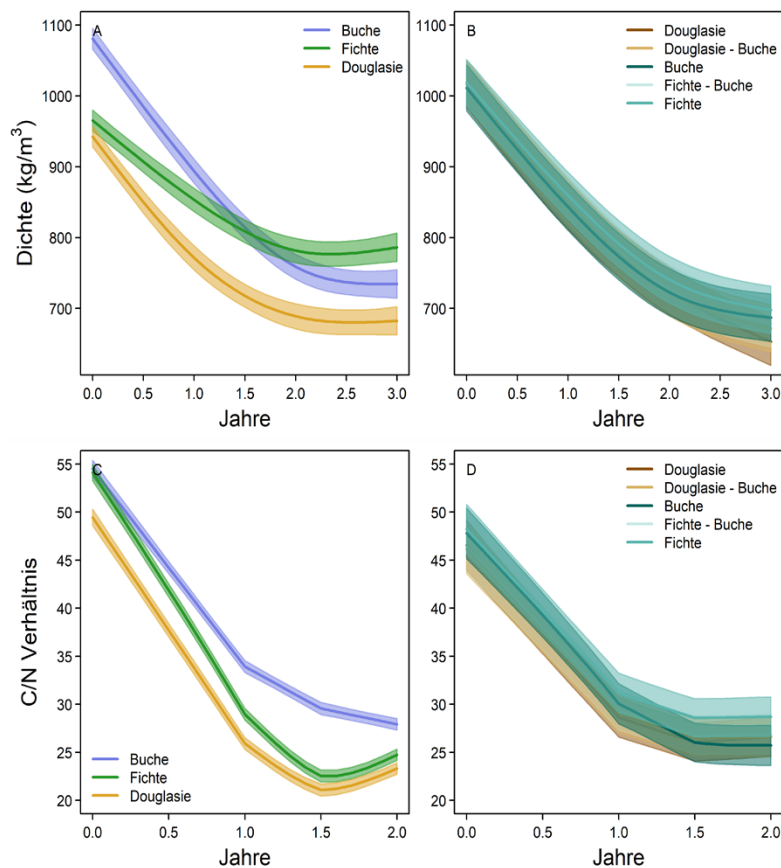


Abbildung 5: Modellvorhersage des zeitlichen Verlaufs des Abbaus von Holz (Dichte, A & B) und Streu (C/N Verhältnis, C & D) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche (A & C) und die fünf Bestandestypen (B & D). Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.

4.3 Effekte auf die Diversität

Die Artenzahl und Abundanz xylobionter Käfer wurde signifikant durch die Baumart beeinflusst (Artenzahl: $F = 17.5$, $p < 0.001$, Abundanz: $F = 51$, $p < 0.001$). Der Bestandstyp hatte keinen signifikanten Einfluss (Artenzahl: $F = 1.1$, $p = 0.08$, Abundanz: $F = 0$, $p = 0.79$). Die Douglasie wies dabei sowohl bei der Artenzahl als auch der Abundanz geringere Werte als die Buche auf und deutlich geringere als die Fichte (Abbildung 6 A & B). Weder die Baumart noch der Bestandstyp hatten einen signifikanten Einfluss auf die Anzahl Pilz-OTUs (Baumart: $F = 0.001$, $p = 0.38$, Bestandstyp: $F = 0.043$, $p = 0.39$, Abbildung 6).

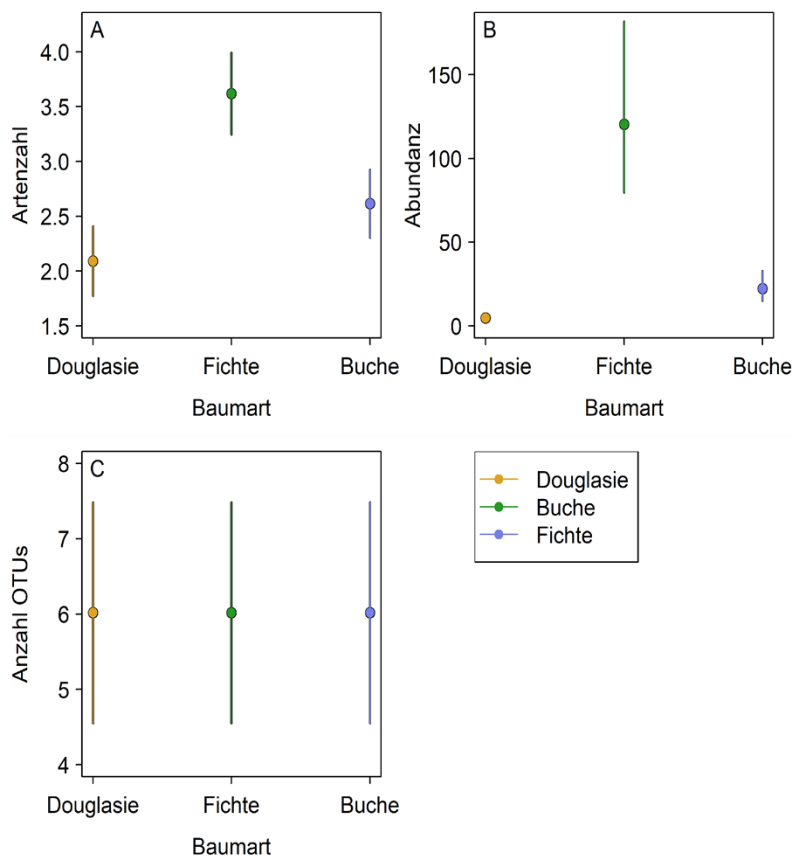


Abbildung 6: Modellvorhersage der Artenzahlen und Abundanz xylobionter Käfer (A & B) und der Pilz-OTUs (C) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche. Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.

4.4 Effekte der Standorte

Signifikante Effekte der Standorte wurden auf die Holzdichte, das C/N Verhältnis der Streu, sowie auf die Pilz-OTU Diversität gefunden (siehe Abbildung 7). Für die Käferdiversität und -Abundanz wurden keine signifikanten Effekte der Standorte festgestellt. Aufgrund der fehlenden Replikate innerhalb der Regionen konnte nicht getestet werden ob Regionen-abhängige Unterschiede zwischen den Bestandstypen bestehen. Gründe für die regionalen Unterschiede können anhand der vorhandenen Daten nicht geklärt werden. In Deutschland wurde der Versuch analog zu dem in der Schweiz durchgeführt was die gleichen Analysen wie für die Schweizer Daten ermöglichte (siehe Anhang). Der Vergleich mit den Daten aus Deutschland zeigte, dass die Muster ähnlich sind, mit wenigen Ausnahmen. So ist die Artenzusammensetzung der Pilze auf der Douglasie in Deutschland nicht so stark überlappend mit der der Fichte wie in der Schweiz. Beim Holzabbau fiel vor allem auf, dass die Buche in Deutschland im Vergleich mit den zwei Nadelbaumarten besser abgebaut wurde, was in der Schweiz nicht gezeigt werden konnte. Als weiterer Unterschied zur Schweiz wurden dort am wenigsten Käferarten auf den Buchenästen gefunden. Die Fichte war allerdings auch dort die artenreichste Baumart, weit vor der Douglasie.

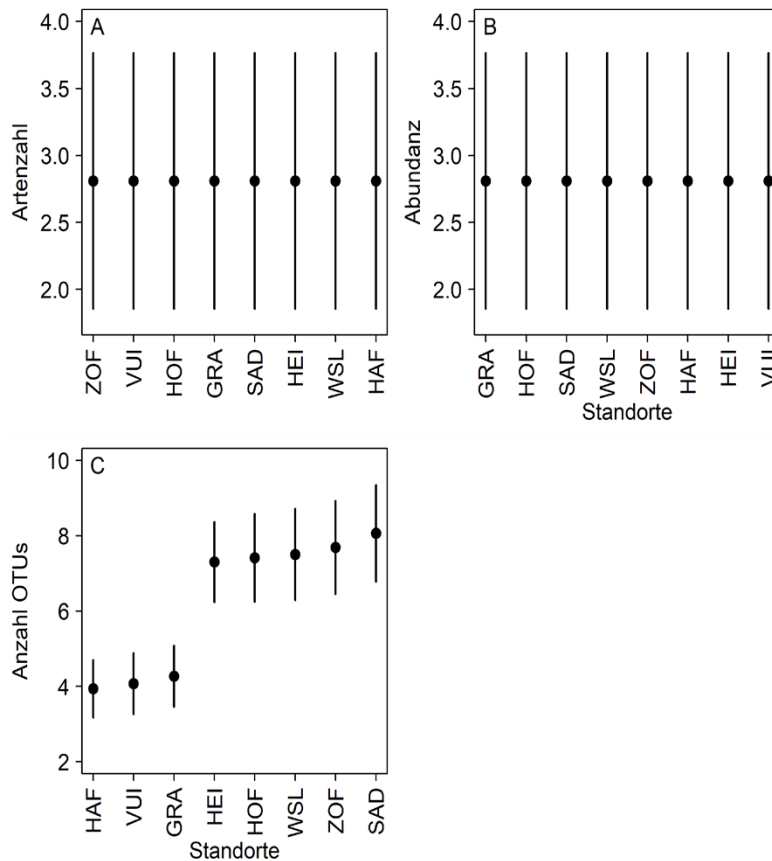


Abbildung 7: Modellvorhersage der Artenzahlen und Abundanz xylobionter Käfer (A & B) und der Pilz-OTUs (C) für die 8 Standorte ohne Effekte der Baumart und des Bestandstyps. Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen. GRA: Gränichen, HAF: Zollikofen, HEI: Heimiswil, HOF: Hofstetten, SAD: Sädelbach, VUI: Vuiteboef, WSL: Birmensdorf, ZOF: Zofingen.

4.5 Effekte auf die Beziehung zwischen forstlicher Produktion und Biodiversität

Die Anzahl xylobionter Käferarten unterschied sich signifikant zwischen den Baumarten auch auf der Probeflächenebene (siehe Anhang A5). Die Fichte war dabei grundsätzlich am artenreichsten, die Douglasie am artenärmsten und die Buche dazwischen (siehe Abbildung 8). Die Artenzahl wies vor allem bei der Douglasie und der Fichte eine leichte negative, aber nicht signifikante Korrelation mit dem Holzvolumen und dem Anteil Douglasie auf der Probefläche auf (A5). Die Buche wies noch schwächere, in Abhängigkeit des Douglasienanteils sogar leicht positive (ebenfalls nicht signifikante), Tendenzen auf. Auch der Anteil Fichte bzw. Buche an der Bestandsgrundfläche wies keine signifikanten Korrelationen mit der Artenzahl xylobionter Käfer auf (nicht dargestellt).

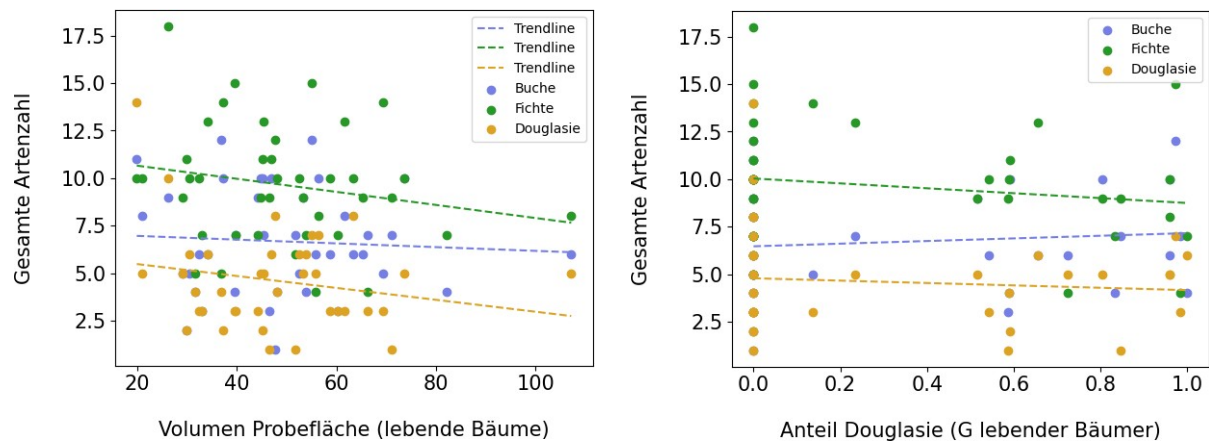


Abbildung 8: Artenanzahl der Käfer in Abhängigkeit des Holzvolumens in $\text{m}^3/1000 \text{ m}^2$ (links) des Douglasienanteils (rechts). Artenzahlen wurden pro Baumart und Probefläche summiert. Die Trendlinien sind jeweils lineare Regressionen pro Baumart.

Ähnlich wie bei der Artenzahl wurde auch die Abundanz xylobionter Käfer signifikant von der Baumart beeinflusst (siehe Anhang A5). Die Käferabundanz war auf Douglasienästen signifikant niedriger als auf Buchen- und Fichtenästen. Die Käferabundanz auf Fichtenästen war hingegen signifikant höher als auf Buchenästen. Die Abundanz in Abhängigkeit des Holzvolumens (leicht positiv) und des Douglasienanteils (leicht negativ) war nicht signifikant und sehr schwach korreliert (Abbildung 9). Auch der Anteil Fichte bzw. Buche an der Bestandsgrundfläche wies keine signifikanten Korrelationen mit der Abundanz xylobionter Käfer auf (nicht dargestellt).

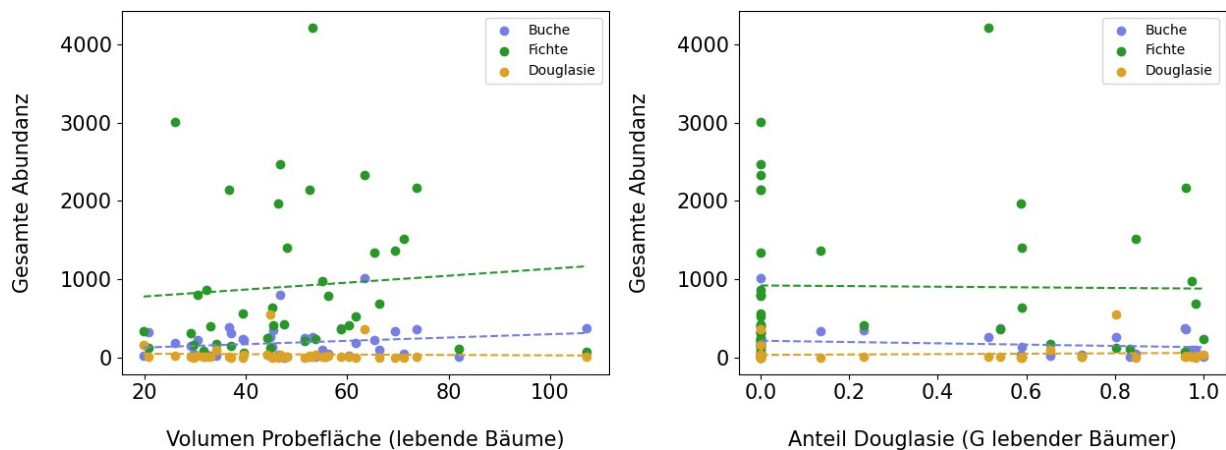


Abbildung 9: Käfer-Abundanz in Abhängigkeit des Holzvolumens (links) des Douglasienanteils (rechts). Artenzahlen wurden pro Baumart und Probefläche summiert. Die Trendlinien sind jeweils lineare Regressionen pro Baumart.

Die Anzahl Pilz-OTUs lieferte weder signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten (Anhang A5) noch

eine signifikante Korrelation mit dem Holzvolumen bzw. dem Anteil Douglasie (Abbildung 10). Auch wenn die linearen Trends der Anzahl OTUs in Abhängigkeit vom Volumen Unterschiede zwischen den Baumarten nahelegen, konnte dieser statistisch nicht nachgewiesen werden.

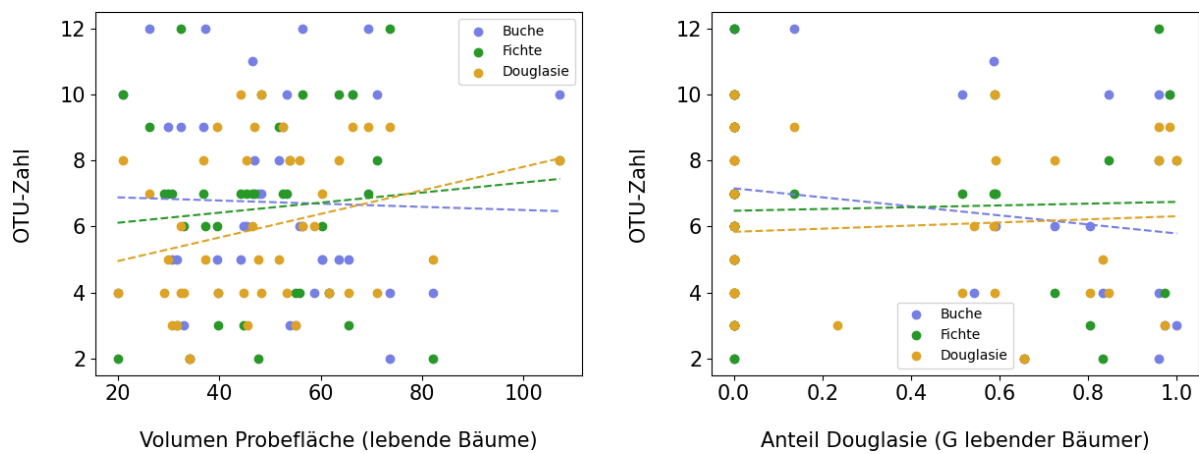


Abbildung 10: OTU-Zahl der Pilze in Abhängigkeit des Holzvolumen (links) des Douglasienanteils (rechts). OTU-Zahlen wurden pro Baumart und Probestfläche summiert. Die Trendlinien sind jeweils lineare Regressionen pro Baumart.

5 Diskussion und Schlussfolgerungen

5.1 Artenzusammensetzung und Diversität der Käfer und Pilze

Die Untersuchungen zeigten Unterschiede bei der Artenzahl, Abundanz und Artengemeinschaften der Destruenten (Käfer und Pilze) der Douglasie im Vergleich mit einheimischen Baumarten (Buche und Fichte) auf. Die Artenzusammensetzung der Käfer unterschied sich zwischen allen drei Baumarten wobei die Douglasie eine Zwischenstellung zwischen Fichte und Buche einnahm. Dies steht im Kontrast zu den Ergebnissen einer Studie zu Kronenästen, in der die Douglasie nur ein kleines Subset der Gemeinschaften der Fichte aufwies (Ulyshen u. a. 2018). Gemeinsam ist jedoch die Erkenntnis, dass die Douglasie ein Subset von v.a. generalistischen Arten von einheimischen Baumarten rekrutiert. Die myceto- bzw. saprophagen *Atomaria impressa* war die einzige Indikatorart für die Douglasie, was zusammen mit der generellen Artenarmut auf Douglasienästen bestätigt, dass die Douglasien eine Artengemeinschaft von opportunistischen Käferarten beherbergen. Die anderen Baumarten wiesen hingegen, auch bei den Indikatorarten, xylophage und / oder früh kolonisierende Arten auf. Die herausgearbeitete Artenarmut der Douglasie besonders im Vergleich mit der Fichte ähnelt Ergebnissen anderer Studien, die ein besonders hohes Diversitätspotenzial bei Ästen der Fichte feststellen (z.B. Vogel u. a. 2020). Noch ausgeprägter war der Unterschied bei der Abundanz. Die geringere Käfer-Abundanz und -Artenzahlen der Douglasie bestätigt die Mehrzahl bisheriger Studien zu Insekten (Wohlgemuth, Gossner, Campagnaro u. a. 2022). Totholz-zersetzende Käfer besiedelten Douglasienstämme (Gossner u. a. 2016) und Kronenäste (Ulyshen u. a. 2018) in geringerer Abundanz und Artenzahl als die der Fichte. Dies bestätigt die negativen Auswirkungen der Douglasie auf die Insekten-Waldbiodiversität. Douglasie kann somit nicht als Ersatzhabitat für Käferarten der Fichte gelten.

Die Mehrzahl der vorangegangenen Studien zeigte auch negative Auswirkungen der Douglasie auf Mikroorganismen, insbesondere Pilze (Wohlgemuth et al. 2022). Dies konnte in unserer Studie jedoch nicht bestätigt werden, die Artenzahl basierend auf OTUs unterschied sich nicht zwischen den 3 untersuchten Baumarten. Allerdings ist es nicht ausgeschlossen, dass beim Metabarcoding Pilzmycel nachgewiesen wird, welches in den Ästen nicht zur Fruchtkörperbildung kommen wird. Dies mag eventuelle Diversitätsmuster maskieren. Bei der Artenzusammensetzung der Pilze konnte eine hohe Überschneidung zwischen Douglasie und Fichte beobachtet werden. Dies bestätigt bisherige Erkenntnisse, die eine hohe Überlappung zwischen den beiden Baumarten feststellen konnten (Purahong u. a. 2018). Dies spiegelt sich auch darin wider, dass zwei OTUs als Indikatoren für Douglasie und Fichte gemeinsam errechnet wurden. Somit scheinen Totholz-zersetzende Pilze bzgl. Douglasie und Fichte unspezifischer als die Käfer zu sein und die Douglasie in einer ähnlichen Weise zu besiedeln als die Fichte.

5.2 Zersetzung der Biomasse

Trotz der Unterschiede zwischen den Baumarten bezüglich Käferdiversität, läuft die Zersetzung der Douglasienbiomasse (Streu oder Äste) nach unseren Ergebnissen ähnlich wie bei der Fichte und dies unabhängig vom Mischungsgrad des Bestandes. Zwischen den Baumarten konnten zwar signifikante Unterschiede im Verlauf des Abbaus festgestellt werden, allerdings baute, sich das Douglasienholz mindesten genauso gut ab wie das der Fichte. Wie in der Hypothese vermutet, wies die Buche den stärksten Abbau auf. Die geringen Abundanzen der Käfer in Douglasien und Buchenästen und die starke Zersetzung der Äste für diese beiden Baumarten bestätigt, dass Insekten in temperaten Breiten wenig zum Abbau von Holz beitragen Seibold u. a. 2021. Somit sind die Pilze wahrscheinlich die Haupttreiber der Zersetzung und die überlappenden Pilzartengemeinschaften gewährleisteten den Holzabbau bei der Douglasie.

Für die Streu verhielten sich die Ergebnisse analog, mit der Einschränkung, dass die Buchenstreu schlechter abgebaut wurde als die der beiden Nadelbaumarten. Dies steht im Gegensatz zu anderen Untersuchungen (z.B. Prescott u. a. 2000). Jedoch deutet eine Studie mit gross- und kleinmaschigen Streuabbaucontainern an, dass Mikroorganismen die Buchenstreu schlechter abbauen als Fichten- und Douglasienstreu und die stärkere Zersetzung der Buchenstreu durch die Aktivität der Invertebraten zustande kommt (Engel 2001), was möglicherweise die Diskrepanz in den Ergebnissen verschiedener Studien erklären könnte. Für die Schlussfolgerungen dieses Projekts sind diese Unterschiede zwischen Buchen- und Nadelstreu allerdings nicht weiter relevant. Um feinere Unterschiede zwischen den Baumarten festzustellen, hätten die Messungen häufiger durchgeführt werden müssen als jährlich, wie in vorliegender Studie.

5.3 Effekte des Bestandstyps

Der Bestandstyp hatte bei allen Analysen entweder keinen signifikanten Effekt oder wenn doch, dann nur eine geringe Effektstärke bzw. einen geringen Anteil der Erklärten Varianz. Dies erscheint unerwartet, da der Bestandstyp als wichtiger Faktor in anderen Studien gilt (Goßner und Ammer 2006; Gossner u. a. 2016). Allerdings wurden in solchen Studien zum Teil passive Fangmethoden verwendet, die einen besseren Überblick über die im Bestandstyp aktiven Arten geben. Das Auslegen von Holzstücken kann als aktive Fangmethode angesehen werden, da die Käfer vom ausgelegten Totholz angelockt werden, insbesondere bei Frischholzbesiedlern. Nichtsdestotrotz konnten auch bei ausgelegten Totholzstücken Bestandseffekte nachgewiesen werden (Gossner u. a. 2016), wobei diese Studie aber auf deutlich grösseren Durchmesser der Totholzstücke beruht. Ein weiterer Grund für das Fehlen von Bestandseffekten, könnten die recht kleinen untersuchten Bestandstypen sein. Manche Probestflächen befanden sich auch an der Grenze zwischen zwei Beständen. Von daher ist davon auszugehen, dass die Ergebnisse der Studie sich nur auf die aktuell geringe Douglasienfläche auf Landschaftsebene übertragen lassen, nicht aber auf einen potenziell stark ansteigenden Douglasienanteil in Schweizer Wäldern.

5.4 Effekte der Region

Der Standort hatte in den meisten Analysen einen signifikanten Einfluss, was Ergebnisse anderer Studien untermauert (Gossner u. a. 2016). Dieser liess sich allerdings nicht auf bestimmte Faktoren zurückführen da die Replikate in den jeweiligen Regionen in dieser Studie fehlten (kombinierter Effekt zwischen Standort und Waldtyp). Selbst nahe beieinander gelegene Standorte wiesen teilweise sehr unterschiedliche Ergebnisse auf, was nahelegt, dass der Effekt der Region die grundsätzlich in dieser Studie errechneten Trends nicht massgeblich beeinflusst. Der Vergleich mit den Daten aus Deutschland bestätigt dies, da auch dort sehr ähnliche Muster gefunden wurden.

5.5 Waldbau

Bei der Korrelation waldbaulicher Kenngrössen mit der Diversität der Käfer und Pilze auf Probeflächenebene konnten nur die Unterschiede zwischen den Baumarten bestätigt werden. Weder der Vorrat noch der Douglasienanteil wiesen signifikante Korrelationen mit der Diversität der Destruenten auf. Das Vorhandensein von Substrat scheint viel entscheidender zu sein als der Bestand an sich. Auch muss beachtet werden, dass das ausgelegte Substrat eine gewisse Lockwirkung haben kann und die damit nachgewiesenen Käfer nicht zwingend die Artengemeinschaften widerspiegeln, die man mit passiven Fallen hätte erheben können. Die Lockwirkung könnte über die Bestandsgrenzen hinausgehen und so auch Arten aus den umliegenden Beständen anlocken. Weiterhin bedingten, die kleinräumigen Bestandsstrukturen, dass Probeflächen teilweise relativ nah beieinander lagen. Die Übertragbarkeit auf uniforme grossflächige Bestände ist damit limitiert. Bei der aktuellen Bestandskonfiguration auf Landschaftsebene wirkt sich ein steigender Douglasienanteil nicht negativ auf die Biodiversität aus. Es ist also möglich die Produktivität ohne Biodiversitätsverlust zu steigern so lange das entsprechende Substrat (Fichte und Buche) vorhanden, und dieses für die xylobionten Organismen erreichbar ist.

5.6 Fazit

Die Biomasse der Douglasie zersetzt sich in Schweizer Wäldern ähnlich wie die der Fichte, und das unabhängig vom Mischungsgrad. Dies gilt sowohl für die Streu als auch für Äste. Das bedeutet, dass die einheimischen Destruenten in der Lage sind, zumindest kleinere Äste dieser Gastbaumart zu nutzen. Der wichtige Prozess der Zersetzung und damit des Nährstoffkreislaufes wird also nicht durch das Vorhandensein von Douglasien im Bestand beeinträchtigt. Die an der Zersetzung beteiligten und untersuchten Organismen reagieren jedoch sehr unterschiedlich auf die Douglasie. Während sich Pilzgemeinschaften in Douglasienästen kaum von denen in Fichtenästen unterscheiden, sind die Käfer stärker von der Douglasie beeinflusst. Sehr wenige Käferarten mit wenigen Individuen konnten in Douglasienästen nachgewiesen werden. Dies zeigt, dass die Douglasie kein

Ersatzhabitat für Fichten-assoziierte Käferarten darstellt. Douglasienäste bleiben für die meisten Käfer, auch unabhängig vom Bestandstyp, unattraktiv. In kleinflächigen Beständen scheint dieser negative Effekt der Douglasie jedoch nicht mit dem Anteil an Douglasien in den Beständen zuzunehmen.

Abschliessend ist festzuhalten, dass die in dieser Studie vorgestellten Erkenntnisse zunächst nur für kleine Totholzstücke und bei den aktuell vorhandenen Douglasiendichten in Schweizer Beständen gelten. Bei grösseren Totholzstücken zeigt sich jedoch in einer anderen Studie ein ähnliches Bild mit dem Zusatz, dass es Hinweise dafür gibt, dass Insekten als wichtige Vektoren für Pilze in der Douglasie fungieren und damit eine entscheidende Rolle bei der Zersetzung spielen könnten (Barker 2008). Es ist wichtig zu betonen, dass es zudem fundierte Hinweise für einen negativen Einfluss der Douglasie auf Pflanzen und hier nicht untersuchte Tiergruppen und Bodeneigenschaften gibt (Bärman u. a. 2023; Koppmann-Rumpf, Heberer und Schmidt 2017; Wohlgemuth, Gossner, Campagnaro u. a. 2022). Daher sollte der Anteil der Douglasie bzw. der Gesamtanteil an Gastbaumarten nicht systematisch erhöht werden. Dies gilt besonders für naturnahe Wälder und Biodiversitätsvorrangsflächen.

Literatur

- Abarenkov, Kessy u. a. (2021). *UNITE QIIME release for eukaryotes. Version 10.05. 2021. UNITE Community.*
- Barker, JS (2008). "Decomposition of Douglas-fir coarse woody debris in response to differing moisture content and initial heterotrophic colonization". In: *Forest Ecology and Management* 255.3-4, S. 598-604.
- Bärmann, Lukas u. a. (2023). "Future forests and biodiversity: Effects of Douglas fir introduction into temperate beech forests on plant diversity". In: *Forest Ecology and Management* 545, S. 121286.
- BFH-HAFL (2022). *Die Douglasie: Baumart der Zukunft?* <https://www.bfh.ch/de/aktuell/fachveranstaltungen/douglasie/>. Accessed: 2023-11-02.
- Brang, Peter u. a. (2016). "5.3 Potenzial von Gastbaumarten bei der Anpassung an den Klimawandel". In: Eidmann, HH u. a. (1987). "Infestation of logs of exotic conifers in Sweden by scolytids and cerambycids." In: *Journal of Applied Entomology* 103.3, S. 278-283.
- Eilmann, Britta und Andreas Rigling (2012). "Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance". In: *Tree physiology* 32.2, S. 178-187.
- Engel, K (2001). "Zersetzer und ihre Leistung: Buche-Fichte-Douglasie". In: *LWF Berichte* 33, S. 18-22.
- Goßner, Martin und Ulrich Ammer (2006). "The effects of Douglas-fir on tree-specific arthropod communities in mixed species stands with European beech and Norway spruce". In: *European Journal of Forest Research* 125, S. 221-235.
- Gossner, Martin M (2016). "Introduced tree species in central Europe-consequences for arthropod communities and species interactions". In: *Introduced tree species in European forests: opportunities and challenges. European Forest Institute, Freiburg*, S. 264-282.
- Gossner, Martin M u. a. (2016). "Deadwood enrichment in European forests-Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity?" In: *Biological Conservation* 201, S. 92-102.
- Göttingen, Universität (o. D.). *GRK 2300: Der Einfluss funktionaler Eigenschaften beigemischter Koniferen auf die Funktionsweise von Rotbuchenökosystemen.* <https://www.uni-goettingen.de/de/574316.html>. Accessed: 2023-11-27.
- Hanewinkel, Marc u. a. (2013). "Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land". In: *Nature climate change* 3.3, S. 203-207.
- Koppmann-Rumpf, B., C. Heberer und K.-H. Schmidt (2017). *Douglasien-Reinbestände und Douglasien-Buchen-Mischwälder als Lebensraum für höhlennutzende Tierarten.* Hessisches Landesamt für Naturschutz, Umwelt und Geologie; Wiesbaden, Germany; Abschlussbericht, 1-59.
- LFI.ch (2023). *Douglasie (Pseudotsuga menziesii).* <https://www.lfi.ch/resultate/baumarten/verbreitung.php?specId=22>. Accessed: 2023-18-09.
- Prescott, CE u. a. (2000). "Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures". In: *Canadian Journal of Forest Research* 30.11, S. 1742-1750.

- Purahong, Witoon u. a. (2018). "Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests". In: *The ISME journal* 12.1, S. 289-295.
- R Core Team (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. url: <https://www.R-project.org/>.
- Schmid, Max, Marco Pautasso und Ottmar Holdenrieder (2014). "Ecological consequences of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) cultivation in Europe". In: *European Journal of Forest Research* 133, S. 13-29.
- Schuldt, Andreas und Michael Scherer-Lorenzen (2014). "Non-native tree species (*Pseudotsuga menziesii*) strongly decreases predator biomass and abundance in mixed-species plantations of a tree diversity experiment". In: *Forest Ecology and Management* 327, S. 10-17.
- Seibold, Sebastian u. a. (2021). "The contribution of insects to global forest deadwood decomposition". In: *Nature* 597.7874, S. 77-81.
- Toju, Hirokazu u. a. (2012). "High-coverage ITS primers for the DNA-based identification of ascomycetes and basidiomycetes in environmental samples". In: *PloS one* 7.7, e40863.
- Tschopp, T, R Hoderegger und K Bollmann (2014). *Auswirkungen der Douglasie auf die Waldbiodiversität: Eine Literaturübersicht*. WSL Berichte 20: 52 S.
- Ulyshen, Michael D u. a. (2018). "Utilization of non-native wood by saproxylic insects". In: *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation*. Springer, S. 797-834.
- Vitali, Valentina, Ulf Büntgen und Jürgen Bauhus (2017). "Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany". In: *Global change biology* 23.12, S. 5108-5119.
- Vogel, Sebastian u. a. (2020). "Optimizing enrichment of deadwood for biodiversity by varying sun exposure and tree species: an experimental approach". In: *Journal of Applied Ecology* 57.10, S. 2075-2085.
- Waldwissen.net (2014). *Gastbaumarten*. <https://www.waldwissen.net/de/waldwirtschaft/waldbau/waldbau/gastbaumarten>. Accessed: 2023-18-09.
- White, Thomas J u. a. (1990). "Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics". In: *PCR protocols: a guide to methods and applications* 18.1, S. 315-322.
- Wohlgemuth, Thomas, Martin M Gossner, Thomas Campagnaro u. a. (2022). "Impact of non-native tree species in Europe on soil properties and biodiversity: a review". In: *NeoBiota* 78, S. 45-69.
- Wohlgemuth, Thomas, Martin M Gossner und Andreas Rigling (2021). "Chancen und Risiken der Douglasie im Waldbau". In: *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 172.2, S. 62-65.
- Wohlgemuth, Thomas, Barbara Moser u. a. (2021). "Über die Invasivität der Douglasie und ihre Auswirkungen auf Boden und Biodiversität". In: *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 172.2, S. 118-127.

Abbildungsverzeichnis

1	Verteilung der Bestandestypen bzw. der Probeflächen an den 8 Standorten der Schweiz an denen das Experiment durchgeführt wurde (kleine Kartenausschnitte oben und unten) und deren Lage in der Schweiz (Karte in der Mitte). Die Buchstaben ermöglichen die Zuordnung der Standorte zur Verteilung der Probeflächen. F. sylvatica: Buchenbestand; P. abies: Fichtenbestand; P. menziesii: Douglasiebestand; P.a. - F.s.: Fichte-Buche Mischbestand; P.m. - F.s.: Douglasie-Buche Mischbestand	10
2	Oben links: Einrichten einer Teilprobefläche mit je einem Astbündel pro Baumart. Unten links: Bohren der Äste um DNA-Proben aus dem Bohrmehl zu erhalten. Rechts: Insekten-Schlüpffallen in denen jeweils ein Astbündel platziert wurde.....	11
3	Studiendesign des Projekts in der Schweiz. Oben: Baumarten, Bestandstypen und Standorte. Unten: Aufbau einer Probefläche mit der Angabe wann die Äste bzw. die Streubeutel nach dem Start eingeholt wurden. Das gleiche Design wurde in Deutschland repliziert.	13
4	Hauptkoordinatenanalysen (engl.: Principal Coordinates Analysis (PCoA)) für Artengemeinschaften der Käfer (A) und der Pilze (B). Baumart des jeweiligen Astbündels ist farblich markiert. Die Ellipsen zeigen Standardabweichung um das Zentroid der jeweiligen Baumart an.	16
5	Modellvorhersage des zeitlichen Verlaufs des Abbaus von Holz (Dichte, A & B) und Streu (C/N Verhältnis, C & D) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche (A & C) und die fünf Bestandestypen (B & D). Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.....	19
6	Modellvorhersage der Artenzahlen und Abundanz xylobionter Käfer (A & B) und der Pilz-OTUs (C) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche. Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.	20
7	Modellvorhersage der Artenzahlen und Abundanz xylobionter Käfer (A & B) und der Pilz-OTUs (C) für die 8 Standorte ohne Effekte der Baumart und des Bestandstyps. Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen. GRA: Gränichen, HAF: Zollikofen, HEI: Heimiswil, HOF: Hofstetten, SAD: Sädelbach, VUI: Vuiteboef, WSL: Birmensdorf, ZOF: Zofingen.....	21
8	Artenanzahl der Käfer in Abhängigkeit des Holzvolumen in m ³ /1000 m ² (links) des Douglasienanteils (rechts). Artenzahlen wurden pro Baumart und Probefläche summiert. Die Trendlinien sind jeweils lineare Regressionen pro Baumart.	22
9	Käfer-Abundanz in Abhängigkeit des Holzvolumens (links) des Douglasienanteils (rechts). Artenzahlen wurden pro Baumart und Probefläche summiert. Die Trendlinien sind jeweils lineare Regressionen pro Baumart.....	22

10	OTU-Zahl der Pilze in Abhängigkeit des Holzvolumen (links) des Douglasienanteils (rechts). OTU-Zahlen wurden pro Baumart und Probefläche summiert. Die Trendlinien sind jeweils lineare Regressionen pro Baumart.	23
A1	Hauptkoordinatenanalysen (engl.: Principal Coordinates Analysis (PCoA)) für Artengemeinschaften der Käfer (A) und der Pilze (B). Baumart des jeweiligen Substrates ist farblich markiert. Die Ellipsen zeigen Standardabweichung um das Zentroid der jeweiligen Baumart an. . .	37
A2	Modellvorhersage des zeitlichen Verlaufs des Abbaus von Holz (Dichte) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche (links) und die fünf Bestandestypen (rechts). Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.	41
A3	Modellvorhersage der Artenzahlen und Abundanz xylobionter Käfer (A B) und der Pilz-OTUs (C) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche. Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.	43

Tabellenverzeichnis

1	Indikatorarten bzw. -OTUs (engl.: Operational taxonomic unit) für Käfer und Pilze für Douglasie, Fichte und Buche. Die Spezifität beschreibt den Anteil der Käfer- bzw. Pilzart auf der entsprechenden Baumart, 1 entspricht 100 %. Die Treue beschreibt den Anteil der Astbündel bzw. Äste der entsprechenden Baumart der von der Käfer- bzw. Pilzart besetzt war, 1 entspricht 100 %. Die Spalten Douglasie, Fichte und Buche enthalten die Anzahl von der entsprechenden Art besetzten Astbündel bzw. Äste. Abundanzen bei Pilzen basieren auf pro Ast standardisierte Reads.	17
A1	PERMANOVAs für die Käfer- und Pilzgemeinschaften in Abhängigkeit der Baumart, des Bestandstyps und des Standorts.	33
A2	Modellergebnisse für den Holzabbau (Holzdichte) in Abhängigkeit der Zeit in Jahren, der Baumart, deren Interaktionen, der Bestandstyp und der Standort. Erklärte Varianz: 63.7 %	34
A3	Modellergebnisse für den Streuabbau (C/N Verhältnis) in Abhängigkeit der Zeit in Jahren, der Baumart, deren Interaktionen, der Bestandstyp und der Standort. Erklärte Varianz: 73.1 % . .	34
A4	Modellergebnisse für die Käferdiversität in Abhängigkeit von der Baumart, des Bestandstyps und des Standorts. Erklärte Varianz: 17.5 %	35
A5	Modellergebnisse für die Käferabundanz in Abhängigkeit von der Baumart, des Bestandstyps und des Standorts. Erklärte Varianz: 39.4 %	35
A6	Modellergebnisse für die Pilzdiversität (Anzahl OTUs) in Abhängigkeit von der Baumart, des Bestandstyps und des Standorts. Erklärte Varianz: 45.6 %	35
A7	Modellergebnisse der Käferdiversität, -Abundanz und Pilzdiversität in Abhängigkeit der Baumart, des Holzvolumens sowie des Douglasienanteils.	46

Anhang

A1 PERMANOVAs

Tabelle A1: PERMANOVAs für die Käfer- und Pilzgemeinschaften in Abhängigkeit der Baumart, des Bestandstyps und des Standards.

Käfer						
		Freiheitsgrade	Quadratsumme	R ²	F-Wert	p-Wert
Baumart	2	2	17.08	0.21	28.71	<0.001
Bestandstyp	4	4	1.74	0.02	1.46	0.049
Standort	7	7	1.92	0.02	0.92	<0.001
Residuen	205	205	61	0.75		
Summe	218	218	81.75	1		
Pilze						
		Freiheitsgrade	Quadratsumme	R ²	F-Wert	p-Wert
Baumart	2	2	4.96	0.1	6.71	<0.001
Bestandstyp	4	4	2.4	0.05	1.63	<0.001
Standort	7	7	4.84	0.09	1.87	<0.001
Residuen	107	107	39.54	0.76		
Summe	120	120	51.75	1		

A2 Zersetzung von Holz und Streu

Tabelle A2: Modellergebnisse für den Holzabbau (Holzdichte) in Abhängigkeit der Zeit in Jahren, der Baumart, deren Interaktionen, der Bestandstyp und der Standort. Erklärte Varianz: 63.7 %

	Estimate / edf	Std. Error / Ref.df	z-value / Chi.sq	p-value
(Intercept)	886	32	27	<0.001
Jahre	2.89	2.97	1257.5	<0.001
Jahre:Buche	2.41	2.72	20.2	<0.001
Jahre:Douglasie	2.6	2.85	52.3	<0.001
Jahre:Fichte	0.01	0.01	3882.4	<0.001
Baumart	2	2	968.5	<0.001
Jahre:BucheMono	1.69	2.04	1.6	0.45
Jahre:DouglBuche	1	1	3.2	0.08
Jahre:DouglMono	2.35	2.69	10.1	0.01
Jahre:FichteBuche	0	0	572.1	<0.001
Jahre:FichteMono	1	1	0	0.85
Bestandstyp	3.1	4	13.7	0
Standort	6.54	7	99.8	<0.001

Tabelle A3: Modellergebnisse für den Streuabbau (C/N Verhältnis) in Abhängigkeit der Zeit in Jahren, der Baumart, deren Interaktionen, der Bestandstyp und der Standort. Erklärte Varianz: 73.1 %

	Estimate / edf	Std. Error / Ref.df	z-value / Chi.sq	p-value
(Intercept)	28.72	1.97	14.55	<0.001
Jahre	0.89	3	9.24	<0.001
Jahre:Buche	1.82	3	43.25	<0.001
Jahre:Douglasie	1.9	3	62.03	<0.001
Jahre:Fichte	2.96	3	366.33	<0.001
Baumart	1.99	2	536.01	<0.001
Jahre:BucheMono	1.65	3	13.87	<0.001
Jahre:DouglBuche	0	3	0	0.93
Jahre:DouglMono	0.95	3	2.02	0.13
Jahre:FichteBuche	0	3	0	0.75
Jahre:FichteMono	0	3	0	0.68
Bestandstyp	3.72	4	62.43	<0.001
Standort	5.63	7	36.86	<0.001

A3 Artenvielfalt

Tabelle A4: Modellergebnisse für die Käferdiversität in Abhängigkeit von der Baumart, des Bestandstyps und des Standorts. Erklärte Varianz: 17.5 %

	Estimate / edf	Std. Error / Ref.df	z-value / Chi.sq	p-value
(Intercept)	1.02	0.13	7.66	<0.001
Baumart	1.92	2	39.63	<0.001
Bestandstyp	0	4	0	0.47
Standort	0	7	0	0.5

Tabelle A5: Modellergebnisse für die Käferabundanz in Abhängigkeit von der Baumart, des Bestandstyps und des Standorts. Erklärte Varianz: 39.4 %

	Estimate / edf	Std. Error / Ref.df	z-value / Chi.sq	p-value
(Intercept)	1.05	0.39	2.68	0.01
Baumart	1.97	2	51.02	<0.001
Bestandstyp	0	4	0	0.8
Standort	0.33	7	0.05	0.4

Tabelle A6: Modellergebnisse für die Pilzdiversität (Anzahl OTUs) in Abhängigkeit von der Baumart, des Bestandstyps und des Standorts. Erklärte Varianz: 45.6 %

	Estimate / edf	Std. Error / Ref.df	z-value / Chi.sq	p-value
(Intercept)	1.79	0.12	14.72	<0.001
Baumart	0	2	0	0.382
Bestandstyp	0.17	4	0.04	0.39
Standort	6.55	7	12.99	<0.001

A4 Resultate der Untersuchungen aus Deutschland

Das Experiment wurde in Deutschland analog zu dem in der Schweiz durchgeführt. Die Analysen wurden soweit möglich auch analog zu den Auswertungen für die Schweiz berechnet. Streudaten aus Deutschland lagen bis zum Projektabschluss nicht vor. Alle 1080 Äster der 360 ausgebrachten Astbündel wurden im deutschen Versuch wiedergefunden. Aus 206 Astbündeln wurden 46 Käferarten (116'769 Individuen - 1 Auszuchtjahr) gezogen (exklusive Singletons & Doubletons). 3 Arten wurden nur in Douglasienästen, 5 nur in Fichtenästen und 7 nur in Buchenästen nachgewiesen. 5 Arten wurden jeweils in zwei Baumarten nachgewiesen. 18 Arten wurden in allen drei Baumarten gefunden. Bei den Pilzen wurden 168 OTUs (engl.: Operational taxonomic unit) in 116 Ästen nachgewiesen (Exklusiver der OTUs die nicht mindestens 5 % der der Gesamtreads einer Probe darstellten). 43 OTUs wurden nur in Douglasienästen, 35 nur in Fichtenästen und 55 nur in Buchenästen nachgewiesen. Zwischen 6 und 14 OTUs wurden in 2 bzw. allen 3 Baumarten nachgewiesen.

A4.1 Effekte auf die Artenzusammensetzung

Die Artengemeinschaften der Käfer wurden hauptsächlich durch die Baumart bestimmt, wobei die Artengemeinschaften der Douglasie teilweise denen der Buche und andererseits mehr der Fichte ähnelten und somit eine Zwischenstellung einnahmen (siehe Abbildung). Die Ergebnisse der Permutativen Multivariate Varianzanalyse (PERMANOVA) zeigten einen signifikanten Einfluss der Baumart auf die Artenzusammensetzung, welche auch einen grossen Teil der erklärten Varianz ausmachte (siehe unten). Der Standort hatte auch einen signifikanten Einfluss auf die Artenzusammensetzung der Käfer, erklärten aber nur einen geringen Teil der Varianz. Insgesamt konnten gute 20 % der Varianz durch die PERMANOVA erklärt werden. Signifikante Effekte des Standorts wurden keine festgestellt. Die Artengemeinschaften der Pilze wurden ebenfalls hauptsächlich durch die Baumart bestimmt, wobei die Artengemeinschaften der Douglasie mehr denen der Fichte ähnelten (siehe Abbildung). Die Ergebnisse der Permutativen Multivariate Varianzanalyse (PERMANOVA) zeigten einen signifikanten Einfluss der Baumart (siehe unten), des Standorts und des Bestandstyps. Insgesamt konnten knapp 28 % der Varianz durch die PERMANOVA erklärt werden.

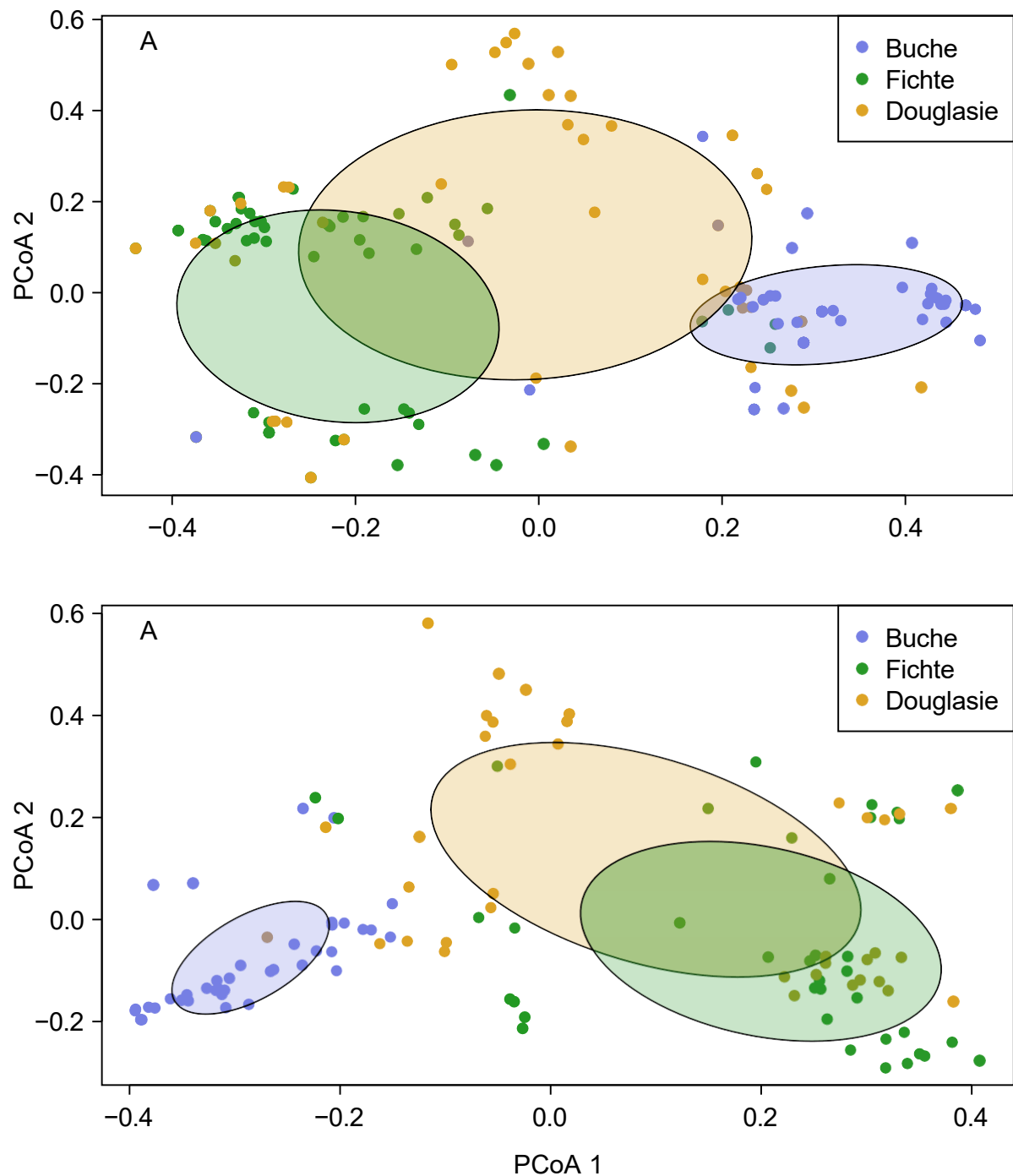


Abbildung A1: Hauptkoordinatenanalysen (engl.: Principal Coordinates Analysis (PCoA)) für Artengemeinschaften der Käfer (A) und der Pilze (B). Baumart des jeweiligen Substrates ist farblich markiert. Die Ellipsen zeigen Standardabweichung um das Zentroid der jeweiligen Baumart an.

Ergebnisse der PERMANOVA für die Käfer (oben) und die Pilze (unten)

```
## Permutation test for adonis under reduced model
## Terms added sequentially (first to last)
## Blocks: strata
## Permutation: free
## Number of permutations: 999
##
## adonis2(formula = decostand(stab, "pa") ~ sp + treatment + region, data = pcma
##           ,permutations = 999, strata = pcma$region)
##           Df SumOfSqs      R2      F Pr(>F)
## sp          2    11.814 0.16003 18.4469  0.001 ***
## treatment   4     1.466 0.01986  1.1446  0.230
## region       7     2.586 0.03503  1.1539  0.001 ***
## Residual   181    57.959 0.78508
## Total      194    73.826 1.00000
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

## Permutation test for adonis under reduced model
## Terms added sequentially (first to last)
## Blocks: strata
## Permutation: free
## Number of permutations: 999
##
## adonis2(formula = decostand(stabf, "pa") ~ sp + treatment + region, data = pcmaf
##           ,permutations = 999, strata = pcmaf$region)
##           Df SumOfSqs      R2      F Pr(>F)
## sp          2     7.396 0.15021 10.5866  0.001 ***
## treatment   4     2.391 0.04856  1.7113  0.001 ***
## region       7     3.822 0.07763  1.5633  0.001 ***
## Residual   102    35.629 0.72360
## Total      115    49.238 1.00000
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

A4.2 Indikator Arten

Zusätzlich zu den Artengemeinschaften wurden auch Indikatorarten für jede Baumart berechnet. Für jede der signifikant mit einer Baumart assoziierten Art wurde die Spezifität (Anteil der Käfer- bzw. Pilzart auf der entsprechenden Baumart, 1 entspricht 100 %), und die Treue (Anteil der Astbündel bzw. Äste der entsprechenden Baumart der von der Käfer- bzw. Pilzart besetzt war, 1 entspricht 100 %) berechnet. Eine Käferart und 5 Pilz-OTUs wurden als Indikatorarten für die Douglasie errechnet (Tabellen unten). Für die Fichte wurden 10 Indikator-Käferarten und 4 Pilz-OTUs berechnet. Für die Buche wurden 4 Indikator-Käferarten und 11 Pilz-OTUs berechnet. 2 Pilz-OTUs wurden als Indikatoren für Douglasie und Fichte errechnet. Ausser der geringeren Indikatorarten für die Douglasien, weisen diese Arten auch eine geringe Treue auf, sie waren also

nur in wenig Astbündeln bzw. Ästen der entsprechenden Baumart vertreten.

```
##
## Multilevel pattern analysis
## -----
##
## Association function: IndVal.g
## Significance level (alpha): 0.05
##
## Total number of species: 48
## Selected number of species: 15
## Number of species associated to 1 group: 15
## Number of species associated to 2 groups: 0
##
## List of species associated to each combination:
##
## Group Buche #sps. 4
##
##           A      B stat p.value
## Xylosandrus_germanus 0.94405 0.42857 0.636 0.001 ***
## Litargus_connexus 0.94215 0.21429 0.449 0.001 ***
## Taphrorychus_bicolor 0.91304 0.07143 0.255 0.040 *
## Anaspis_flava 1.00000 0.05357 0.231 0.026 *
##
## Group Douglasie #sps. 1
##
##           A      B stat p.value
## Cryphalus_piceae 0.9848 0.2857 0.53 0.001 ***
##
## Group Fichte #sps. 10
##
##           A      B stat p.value
## Dryocoetes_autographus 0.87368 0.89474 0.884 0.001 ***
## Pityogenes_chalcographus 0.98256 0.52632 0.719 0.001 ***
## Ips_typographus 0.97870 0.21053 0.454 0.001 ***
## Dryocoetes_hectographus 0.98814 0.18421 0.427 0.001 ***
## Hylurgops_palliatus 0.95307 0.18421 0.419 0.001 ***
## Rhagium_inquisitor 1.00000 0.14474 0.380 0.001 ***
## Crypturgus_cinereus 1.00000 0.10526 0.324 0.004 **
## Nemozoma_elongatum 0.95016 0.10526 0.316 0.006 **
## Crypturgus_pusillus 1.00000 0.05263 0.229 0.044 *
## Hylastes_brunneus 1.00000 0.05263 0.229 0.033 *
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

##
## Multilevel pattern analysis
## -----
##
## Association function: IndVal.g
## Significance level (alpha): 0.05
```

```

##
## Total number of species: 168
## Selected number of species: 22
## Number of species associated to 1 group: 20
## Number of species associated to 2 groups: 2
##
## List of species associated to each combination:
##
## Group Buche #sps. 11
##           A      B stat p.value
## Zotu31  1.0000 0.3333 0.577 0.001 ***
## Zotu21  0.9642 0.3077 0.545 0.001 ***
## Zotu17  1.0000 0.2564 0.506 0.001 ***
## Zotu28  1.0000 0.2051 0.453 0.001 ***
## Zotu39  1.0000 0.2051 0.453 0.001 ***
## Zotu87  1.0000 0.2051 0.453 0.001 ***
## Zotu109 1.0000 0.1282 0.358 0.014 *
## Zotu23  1.0000 0.1282 0.358 0.005 **
## Zotu42  1.0000 0.1282 0.358 0.009 **
## Zotu66  0.8292 0.1282 0.326 0.046 *
## Zotu111 1.0000 0.1026 0.320 0.033 *
##
## Group Douglasie #sps. 5
##           A      B stat p.value
## Zotu27  0.9305 0.2821 0.512 0.001 ***
## Zotu36  0.8984 0.2308 0.455 0.002 **
## Zotu49  0.7832 0.2051 0.401 0.003 **
## Zotu98  1.0000 0.1282 0.358 0.011 *
## Zotu114 1.0000 0.1026 0.320 0.027 *
##
## Group Fichte #sps. 4
##           A      B stat p.value
## Zotu14 1.00000 0.39474 0.628 0.001 ***
## Zotu13 0.92457 0.23684 0.468 0.002 **
## Zotu46 1.00000 0.21053 0.459 0.001 ***
## Zotu26 1.00000 0.07895 0.281 0.028 *
##
## Group Douglasie+Fichte #sps. 2
##           A      B stat p.value
## Zotu7  1.0000 0.5974 0.773 0.001 ***
## Zotu5  1.0000 0.3247 0.570 0.001 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

A4.3 Effekte auf die Abbauprozesse (Nur Äste)

Die Holzdichte der Äste nahm mit der Zeit signifikant ab (siehe unten). Die Interaktionseffekte der Zeit mit der Baumart waren nur für die Fichte und die Buche signifikant. Die Douglasie schien sich ähnlich wie die Fichte abzubauen, schlechter aber als die Buche (siehe Abbildung unten). Die Holzdichte der Äste waren signifikant mit dem Bestandestyp korreliert (siehe unten). Allerdings wurde kein signifikanter Interaktionseffekt mit der Zeit festgestellt. Obwohl sich der Verlauf des Holzabbaus zwischen den Bestandestypen unterschied, waren somit die Abweichungen der verschiedenen Bestandestypen im Zeitverlauf minimal (siehe Abbildung).

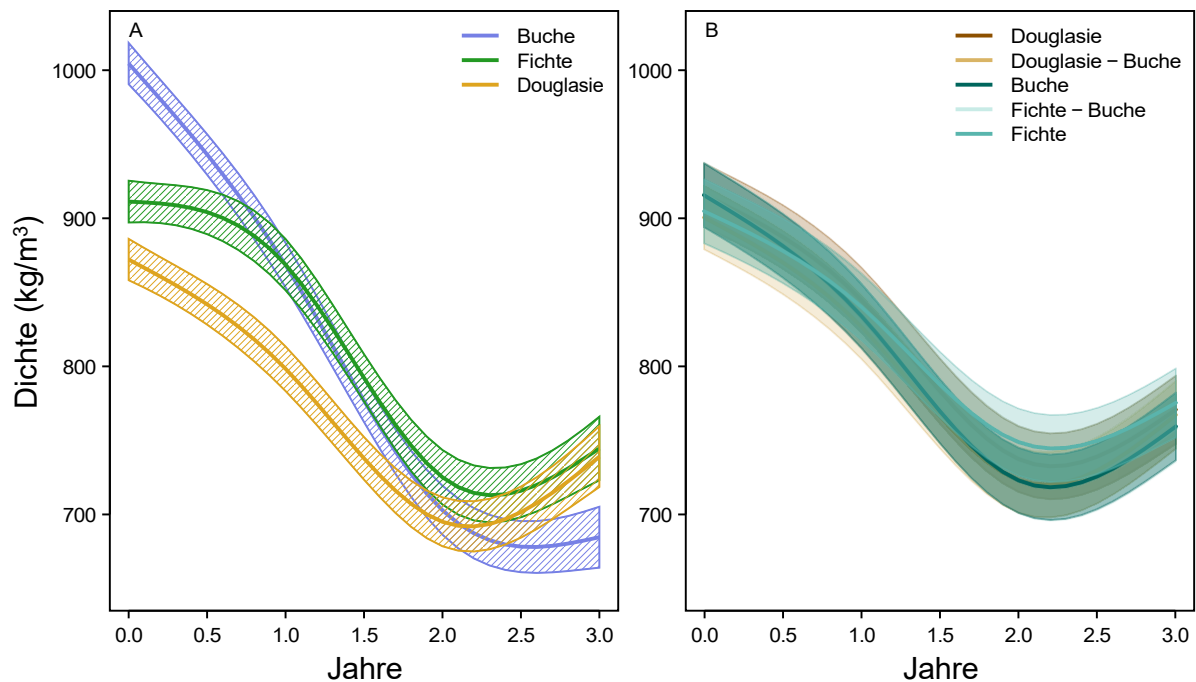


Abbildung A2: Modellvorhersage des zeitlichen Verlaufs des Abbaus von Holz (Dichte) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche (links) und die fünf Bestandestypen (rechts). Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.

Modellergebnisse des GAMs zum Holzabbau

```
##
## Family: Scaled t(3.774,66.861)
## Link function: identity
##
## Formula:
## density ~ s(pit, k = 4) + s(pit, by = sp, k = 4, m = 2) + s(sp,
##      bs = "re") + s(pit, by = treat, k = 4, m = 2) + s(treat,
##      bs = "re") + s(site, bs = "re")
##
## Parametric coefficients:
##              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)   844.88      21.12     40    <2e-16 ***
## ---
```

```
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## Approximate significance of smooth terms:
##              edf      Ref.df   Chi.sq  p-value
## s(pit)        2.9715090  2.9963309  363.302   < 2e-16 ***
## s(pit):spbeech 1.0045969  1.0090940  290.127   < 2e-16 ***
## s(pit):spdouglas 0.0004218  0.0008346    0.000   0.9985
## s(pit):spspruce 2.7507633  2.9489502   29.115  1.94e-05 ***
## s(sp)         1.9859788  2.0000000  249.230   < 2e-16 ***
## s(pit):treatBucMon 1.0083427  1.0163091    2.590   0.1080
## s(pit):treatDouBuc 0.0042686  0.0083556    0.001   0.9762
## s(pit):treatDouMon 1.5652267  1.8911927    1.611   0.4960
## s(pit):treatFicBuc 1.0017079  1.0033460    3.134   0.0771 .
## s(pit):treatFicMon 2.2056786  2.5642072    2.083   0.3199
## s(treat)      2.8219600  4.0000000    9.536   0.0090 **
## s(site)       5.8993665  7.0000000   37.854   < 2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## Rank: 42/44
## R-sq.(adj) = 0.534    Deviance explained = 50.8%
## -REML = 12621 Scale est. = 1          n = 2139
```

A4.4 Effekte auf die Diversität

Die Artenzahl und Abundanz xylobionter Käfer wurde signifikant durch die Baumart beeinflusst (siehe unten). Der Bestandestyp und der Standort hatte keinen signifikanten Einfluss. Die Fichte war dabei deutlich die Artenreichste Baumart auf der auch am meisten Individuen gefunden wurde (siehe Abbildung unten). Weder die Baumart noch der Bestandestyp und der Standort hatten einen signifikanten Einfluss auf die Anzahl Pilz-OTUs (siehe unten).

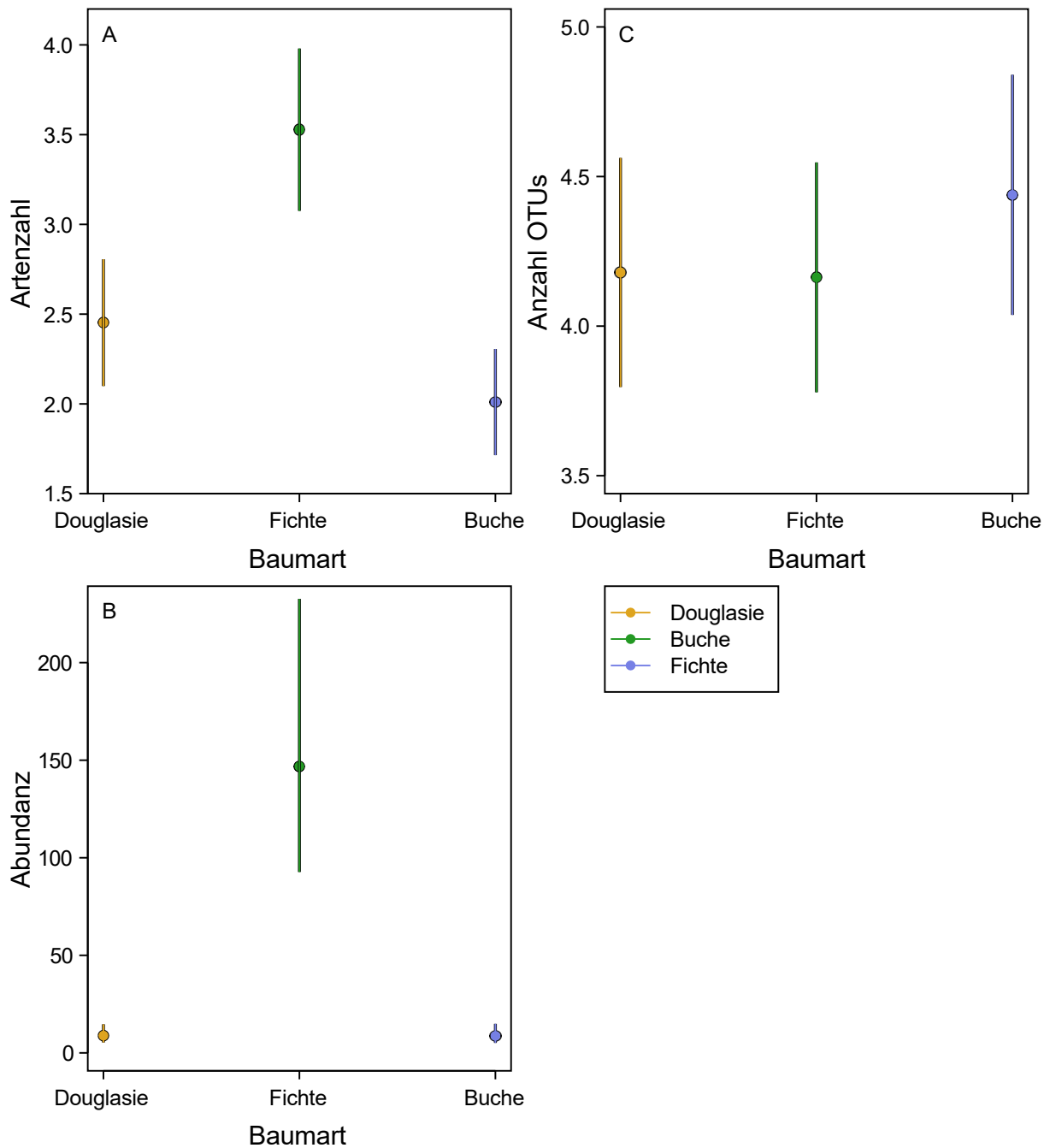


Abbildung A3: Modellvorhersage der Artenzahlen und Abundanz xylobionter Käfer (A B) und der Pilz-OTUs (C) für die drei verschiedenen Baumarten Douglasie, Fichte und Buche. Vorhersagen beruhen auf generalisierten additiven Modellen.

Modellergebnisse der GAMs zur Käferdiversität, Käferabundanz und zur Pilz-OTU Diversität (in dieser Reihenfolge).

```
##
## Family: Zero inflated Poisson(-3.353,15.95)
## Link function: identity
##
```

```

## Formula:
## nspec ~ s(tree_sp, bs = "re") + s(treatment, bs = "re") + s(bloc,
##      bs = "re")
##
## Parametric coefficients:
##              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
## (Intercept)   0.3298      0.3928    0.84   0.401
##
## Approximate significance of smooth terms:
##              edf Ref.df Chi.sq p-value
## s(tree_sp)    4.6862684      5 73.885 <2e-16 ***
## s(treatment)  0.0002896      4  0.000  0.7158
## s(bloc)       2.2118288      7  4.281  0.0796 .
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## Deviance explained = 95.9%
## -REML = 344.79  Scale est. = 1          n = 237

##
## Family: gaussian
## Link function: log
##
## Formula:
## log(abund + 1) ~ s(tree_sp, bs = "re") + s(treatment, bs = "re") +
##      s(bloc, bs = "re")
##
## Parametric coefficients:
##              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
## (Intercept)  -0.3522      1.8801  -0.187   0.852
##
## Approximate significance of smooth terms:
##              edf Ref.df      F p-value
## s(tree_sp)    3.887e+00      5 15.55 <2e-16 ***
## s(treatment)  5.259e-05      4  0.00   0.926
## s(bloc)       5.645e-05      7  0.00   0.791
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## R-sq.(adj) = 0.432  Deviance explained = 44.1%
## GCV = 4.1081  Scale est. = 4.0234  n = 237

##
## Family: Tweedie(p=1.01)
## Link function: log
##
## Formula:
## notu ~ s(tree_sp, bs = "re") + s(treatment, bs = "re") + s(bloc,

```

```

##      bs = "re")
##
## Parametric coefficients:
##              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
## (Intercept)   1.4489      0.0464   31.23  <2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## Approximate significance of smooth terms:
##              edf Ref.df      F p-value
## s(tree_sp)    1.0789      2 1.187   0.116
## s(treatment)  1.8181      4 0.833   0.128
## s(bloc)        0.8917      7 0.147   0.338
##
## R-sq.(adj) = 0.0509   Deviance explained = 7.96%
## -REML = 172.34   Scale est. = 0.33208   n = 116

```

A5 Modellergebnisse Waldbau

Tabelle A7: Modellergebnisse der Käferdiversität, -Abundanz und Pilzdiversität in Abhängigkeit der Baumart, des Holzvolumens sowie des Douglasienanteils.

Käfer (Artenzahl)				
	Estimate	Std. Error	z-value	p-value
(Intercept)	1.9	0.07	28.81	<0.001
Douglasie	-0.38	0.1	-3.74	<0.001
Fichte	0.37	0.08	4.42	<0.001
Anteil Douglasie	0.02	0.04	0.37	0.71
Holzvolumen	-0.07	0.05	-1.59	0.11
Käfer (Abundanz)				
(Intercept)	5.19	0.22	23.28	<0.001
Douglasie	-1.64	0.31	-5.31	<0.001
Fichte	1.6	0.28	5.76	<0.001
Anteil Douglasie	0.03	0.14	0.23	0.82
Holzvolumen	0.01	0.15	0.06	0.95
Pilze (Anzahl-OTUs)				
(Intercept)	1.84	0.12	15.19	<0.001
Douglasie	-0.1	0.09	-1.13	0.26
Fichte	-0.02	0.09	-0.19	0.85
Anteil Douglasie	-0.04	0.05	-0.88	0.38
Holzvolumen	0.02	0.05	0.49	0.63