

Schlussbericht

zum Vorhaben

Thema:

**Das Potential von Habitatbäumen für die
Kohlenstoffspeicherung in Waldökosystemen**

Zuwendungsempfänger:

**Albert-Ludwigs-Universität Freiburg
Professur für Angewandte Vegetationsökologie
Prof. Dr. Markus Hauck**

Förderkennzeichen:

2220WK28X4

Laufzeit:

01.10.2021 bis 31.10.2024

Monat der Erstellung:

07/2025



Gefördert durch:



Bundesministerium
für Ernährung
und Landwirtschaft

aufgrund eines Beschlusses
des Deutschen Bundestages

Gefördert durch:



Bundesministerium
für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit
und Verbraucherschutz

aufgrund eines Beschlusses
des Deutschen Bundestages

Das diesem Bericht zugrundeliegende Vorhaben wurde aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages mit Mitteln des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) und des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV) über die Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) als Projektträger für den Waldklimafonds unterstützt. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt beim Autor.

SCHLUSSBERICHT

I. Ziele

1. Aufgabenstellung

Große, alte Bäume besitzen eine besonders große Bedeutung für die Kohlenstoffspeicherung in Wäldern. In einer globalen Analyse schlussfolgerten Lutz et al. (2018), dass die 1 % dickstämmigsten Bäume im Mittel etwa 50 % der oberirdischen Biomasse in Waldbeständen stellen. Da die Baumbiomasse grob zur Hälfte aus Kohlenstoff besteht, kommt somit den besonders großen und alten Bäumen eine herausragende Rolle für die Klimaschutzfunktion des Waldes zu.

Ein Anteil großer, alter Bäume von Waldbeständen wird heute in Deutschland als Habitatbäume geschützt. In den meisten Bundesländern wurden (zumeist in den 1990er und 2000er Jahren) Alt- und Totholz-Konzepte eingeführt, die vom Schutz der Biodiversität motiviert sind. Da dickstämmige lebende und tote Bäume in der Alters- und Zerfallsphase überproportional viel Kohlenstoff speichern, bietet es sich an, die Ausweisung von Habitatbäumen auch für den Klimaschutz zu nutzen.

Wenn die größten Bäume eines Bestandes einen dermaßen überproportional hohen Anteil für die gesamten Kohlenstoffvorräte in der Baumbiomasse besitzen, wie von Lutz et al. (2018) postuliert, ist die exakte Bestimmung der Biomasse und damit auch der Kohlenstoffvorräte dieser Bäume von hoher Bedeutung. Andererseits wird in Hinblick auf die hohe Bedeutung von großen, alten Bäumen für die Biodiversität oft darauf hingewiesen, dass ihr Wert unter anderem durch die Schaffung von Mikrohabitaten als Folge des Auftretens von Holzersetzung im Stamminneren und der daraus folgenden Ausbildung von Stammhöhlungen zustande kommt.

Biomasseschätzungen von Waldbeständen beruhen im Allgemeinen auf Messungen von Stammdurchmesser und Baumhöhe und somit auf der äußeren Form der Bäume. Diese Daten werden für die Berechnung der Biomasse mit Hilfe von allometrischen Biomassefunktionen verwendet. Die überdurchschnittlich hohe Bedeutung ausgerechnet der Bäume für die Bestandesbiomasse und Kohlenstoffvorräte, die besonders anfällig für die Ausbildung von Hohlräumen im Stamminneren sind, wirft die Frage auf, ob die Biomasseschätzungen von Waldbeständen um Holzverluste im Stammesinneren korrigiert werden müssen.

Daher wurden im vorliegenden Projekt für Bestände in Deutschland wichtiger Baumarten oberirdische Biomassen und Kohlenstoffvorräte mit zwei Methoden ermittelt: zum einen herkömmlich auf Grundlage der äußeren Form der Bäume mit allometrischen Biomassefunktionen und zum anderen mit einer anschließenden Korrektur für Holzverluste im Stammesinneren auf der Grundlage schalltomographischer Messungen. Des Weiteren wurde der Frage nachgegangen, ob die von Lutz et al. (2018) publizierten Werte, dass global in etwa die 1 % dickstämmigsten Bäume eines Bestandes 50 % der Baumbiomasse bilden für Wirtschaftswälder in Deutschland bestätigt werden kann. Zudem wurden die Kohlenstoffgehalte im Holz mit zunehmender Holzersetzung untersucht.

2. Stand von Wissenschaft und Technik

2.1. Habitatbaum-Konzepte

In Deutschland wurden erstmals in Hessen im Jahr 1976 und seit den 1990er Jahren in mehreren weiteren Bundesländern Alt- und Totholzkonzepte entwickelt, die den Schutz der Biodiversität zum Ziel haben. Diese Konzepte erstrecken sich zumeist auf die Staatsforste (in Hessen auch auf Kommunal- und Privatwälder) und haben den Schutz von an alte Bäume gebundenen Tier- und Pflanzenarten zum Ziel. Arten, die durch den Erhalt alter, dickstämmiger Bäume jenseits des forstlichen Umtriebsalters und von Totholz gefördert werden, finden sich u. a. unter den höhlenbrütenden Vögeln (Gutzat & Dormann 2018; Basile et al. 2019), Fledermäusen (Hendel et al. 2023), Insekten (Rappa et al. 2023), Pilzen, Flechten und Moosen (Kaufmann et al. 2021; Emrich et al. 2025a, b). Unter diesen Organismen finden sich zahlreiche gefährdete Arten, da Bäume der Alters- und Zerfallsphase durch die forstliche Bewirtschaftung stark zurückgegangen sind, weil die Bestände im Allgemeinen bereits vorher in der Optimalphase eingeschlagen werden (Dittrich et al. 2013; Hilmers et al. 2018). Die auf dem Alt- und Totholz siedelnden Organismen sind auf nur dort zu findende besondere Mikrohabitate angewiesen und haben teilweise auch ein eingeschränktes Ausbreitungsvermögen

und sind auf eine langfristige Habitatkontinuität angewiesen (Lindenmayer 2017; Lindenmayer & Laurence 2017).

2.2. Kohlenstoffvorräte und Kohlenstoff-Festlegung in Waldökosystemen

Wälder sind von herausragender Bedeutung als ökosystemare Kohlenstoffsinken und Kohlenstoffspeicher. 160 von insgesamt 555 Mrd. t Kohlenstoff, die vom Menschen von 1750 bis 2011 in die Atmosphäre freigesetzt wurden, wurden im Anschluss in terrestrischen Ökosystemen festgelegt und somit der Atmosphäre entzogen (IPCC 2013, 2021). Diese Menge an Kohlenstoff, der 29 % der anthropogenen CO₂-Emissionen seit Beginn der Industrialisierung entspricht, trägt somit nicht zum Treibhauseffekt bei und wirkt sich nicht auf das globale Klima aus. Von dem organischen Kohlenstoff, der in terrestrischen Ökosystemen festgelegt ist, entfällt der bei Weitem größte Anteil auf Wälder (Cao und Woodward 1998).

Die Kohlenstoffvorräte liegen teils in der Biomasse und teils im Boden. Während in borealen Wäldern niedrige Temperaturen und Permafrost die Bodenatmung herabsetzen und so zu sehr hohen Vorratsdichten an organischem Kohlenstoff im Boden führen, überwiegen in tropischen Wäldern aufgrund der bei dem dortigen feucht-heißen Klima raschen Mineralisation organischer Substanz die organischen Kohlenstoffvorräte in der Biomasse. In der temperaten Zone können im Einzelfall die Kohlenstoffvorratsdichten in der Biomasse außerordentlich hoch sein (z. B. Mammutbaumwälder an der Westküste Nordamerikas, Riesen-Eukalyptus in Südost-Australien und Tasmanien). Im Allgemeinen nehmen sie jedoch eine intermediäre Größenordnung zwischen Tropen und borealen Wäldern ein. Die Vorratsdichten an Bodenkohlenstoff der temperaten Wälder unterschreiten die der borealen Zone, liegen jedoch deutlich über denen in den Tropen.

Die Höhe der Kohlenstoffvorräte ist nicht direkt mit der Kohlenstoff-Festlegung gekoppelt. Zwar bedarf der Aufbau hoher Biomassen eines Entzugs von CO₂ aus der Atmosphäre, doch entscheidet die Wachstumsgeschwindigkeit darüber, ob der Biomasseaufbau mit einer starken Senkenfunktion verbunden ist. So erreicht unter den höchsten Bäumen der Erde der Riesen-Eukalyptus (*Eucalyptus regnans*) in Australien Wuchshöhen von über 100 m sehr viel rascher als der Küstenmammutbaum (*Sequoia sempervirens*) in Kalifornien. Haben sich in Wäldern mit hoher Kohlenstoffvorratsdichte die Vorräte an organischem Kohlenstoff im Laufe langer Zeiträume angesammelt, können diese Wälder durchaus nur schwache Kohlenstoffsinken oder sogar Kohlenstoffquellen sein. Gerade letzteres ist besorgniserregend, wenn sich ändernde Umweltbedingungen (z. B. Austrocknung oder vermehrte Feuer als Folge des Klimawandels) oder Nutzungsszenarien zur Freisetzung von lange im Boden oder in der Biomasse gebundenen Kohlenstoff führen.

2.3. Bedeutung von dickstämmigem Alt- und Totholz als Kohlenstoffspeicher

Die Kohlenstoff-Festlegung ist in der Altersphase von Wäldern oftmals gegenüber aufwachsenden jüngeren Beständen reduziert (Pregitzer & Euskirchen 2004). Nichtsdestotrotz können auch gleichaltrige Althölzer mit einem mehrere Jahrhunderte alten Baumbestand Kohlenstoffsinken sein. Luyssaert et al. (2009) schätzten, dass 10 % der globalen Nettoökosystemproduktion von Wäldern auf Althölzer entfallen. Eine sehr viel bedeutsamere Rolle als für die aktuelle Kohlenstoff-Festlegung spielen Wälder in der Alters- und auch der Zerfallsphase für die Kohlenstoffvorräte. Diese sind aufgrund des vorherrschenden dickstämmigen Holzes besonders hoch (Jacob et al. 2013).

Lutz et al. (2012) quantifizierten die Bedeutung alter, dickstämmiger Bäume für die Kohlenstoffspeicherung in der Biomasse von Waldbeständen anhand eines Fallbeispiels aus dem westlichen Nordamerika. In Mischwäldern aus *Abies concolor* und *Pinus lambertiana* fanden sie, dass die 1,4 % Bäume mit dem größten Stammdurchmesser stattliche 49 % des gesamten Kohlenstoffvorrats in der oberirdischen Biomasse beinhalteten. Ausgehend von dieser Fallstudie weiteten Lutz et al. (2018) die Untersuchungen auf eine globale Analyse mit 48 Beständen aus der borealen Zone, der temperaten Zone und den Tropen aus. Dabei kamen sie in Übereinstimmung mit der Fallstudie von Lutz et al. (2018) zu dem Schluss, dass in den 1 % dickstämmigsten Bäumen der Bestände 50 % des Kohlenstoffvorrats in der oberirdischen Biomasse vorhanden waren. Damit unterstrichen Lutz et al. (2018) die enorme Bedeutung von dickstämmigem Alt- und Totholz nicht nur für den Schutz der Biodiversität, sondern auch für den Klimaschutz.

2.4. Biomasseschätzung durch allometrische Regression

In Anbetracht der hohen Bedeutung, die dickstämmigen Bäumen für die gesamten Kohlenstoffvorräte von Waldbeständen zugemessen wird, ist es außerordentlich wichtig, dass ihr Beitrag zur Vorratsdichte in der Biomasse so exakt wie möglich quantifiziert wird. Wenn nach Lutz et al. (2018) 1 % der dickstämmigsten Bäume die Hälfte der gesamten oberirdischen Biomasse ausmachen, können schon kleine Schätzungenauigkeiten zu großen Fehlern nicht nur für einzelne Bäume, sondern für die gesamte Bestandesbiomasse führen.

Eine wesentliche Quelle für Schätzungenauigkeiten ergibt sich daraus, dass in die allometrischen Biomassefunktionen als unabhängige Variablen ausnahmslos Parameter einfließen, die sich auf die äußere Form der Bäume beziehen. Dies sind der Brusthöhendurchmesser (BHD) und die Baumhöhe. Die volumenbezogenen Angaben, die aus den Messungen von Durchmesser und Baumhöhe resultieren, werden durch Bestimmung der Holzdicke in gravimetrische Angaben umgerechnet und durch die punktuelle Messung des Kohlenstoffgehaltes in Kohlenstoffvorräte konvertiert. Bei dieser Methodik wird von homogenen Holzdichten und Kohlenstoffgehalten im Baum ausgegangen.

Gerade bei sehr alten, dickstämmigen Bäumen sollte jedoch hinterfragt werden, ob die Annahme einer homogenen Holzdicke und damit Kohlenstoffdicke gerechtfertigt ist. Alte Bäume sind oft von Pilzen befallen, die zu verrottem Holz und damit verringerten Holzdichten führen. Ferner besitzen gerade Altbäume verbreitet Hohlräume, die zwar wertvolle Mikrohabitate für eine ganze Reihe von Organismen darstellen (Remm & Löhmus 2011), aber die Baumbiomasse reduzieren. Beides (die Herabsetzung der Holzdicke durch Pilzbefall und die Bildung von Hohlräumen) wird bei Biomasseschätzungen grundsätzlich vernachlässigt, könnte aber zu einer Überschätzung der Bestandesbiomasse führen.

3. Zusammenarbeit mit anderen Stellen

Im Rahmen des Projekts erfolgte eine Zusammenarbeit mit mehreren Forstdienststellen in Südwestdeutschland, die die Geländearbeiten ermöglichten. Die Geländearbeiten wurden in den Bundesländern Baden-Württemberg und Rheinland-Pfalz durchgeführt.

II. Ergebnisse

1. Erzielte Ergebnisse

1.1. Auswahl von Waldtypen (Arbeitspaket 1)

Es wurden in Deutschland flächenmäßig besonders wichtigen und forstlich relevanten Waldtypen untersucht. In die Beprobung wurden daher folgende Baumarten aufgenommen:

- Rotbuche (*Fagus sylvatica*)
- Stieleiche (*Quercus robur*)
- Fichte (*Picea abies*)
- Weißtanne (*Abies alba*)
- Waldkiefer (*Pinus sylvestris*)

Es wurden jeweils Waldtypen ausgewählt, in denen diese Baumarten dominant auftraten. Bei der Rotbuche waren dies bodensaure Buchenwälder mit starker Dominanz der Rotbuche. Für die Eiche wurden Stieleichen-Bestände auf Hartholzauenwald-Standorten mit ehemaliger Mittelwaldnutzung ausgewählt. Für die Fichte wurden naturnahe montane Nadelwälder untersucht. Bei der Weißtanne waren dies der Biologie der Baumart entsprechend Mischbestände mit Buche und Fichte. Die Waldkiefer wurde in Kiefernforsten mit altem Baumbestand untersucht.

Unsere Untersuchungen decken damit die in Deutschland häufigsten Baumarten ab. Die Kiefer stellt aktuell 22 % der Waldfläche in Deutschland, die Fichte 21 %, die Rotbuche 17 % und die Eiche 12 % (BWI 4). Hinzu kommt die Weißtanne mit 2 % als seltenere, aber regional wichtigere Baumart. Zusammen decken die von uns schwerpunktmäßig untersuchten Baumarten 74 % der Waldfläche in Deutschland ab.

Von der ursprünglich vorgesehenen Beprobung der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), die 2 % der Waldfläche in Deutschland repräsentiert, wurde abgesehen. Dies geschah zum einen deshalb, da die Bestände aufgrund der Wertigkeit des Holzes nur ungern zur Beprobung freigegeben werden. Außerdem hat die Douglasie bei den in Deutschland vorherrschenden Stammdurchmessern in der Regel keine Stammfäule, wie aus der Holznutzung bekannt ist.

1.2. Probeflächenauswahl (Arbeitspaket 2)

Die Probeflächen wurden in Südwestdeutschland (Baden-Württemberg und Rheinland-Pfalz) ausgewählt. Es bestand das Ziel, pro Waldtyp 40 Flächen auszuwählen. In der Praxis wurden 47 Untersuchungsflächen für die Rotbuche, 41 für die Stieleiche, 41 für die Fichte, 41 für die Weißtanne und 39 für die Waldkiefer bearbeitet, also zusammen 209 Untersuchungsflächen bearbeitet.

Die Bestände von Rotbuche, Weißtanne und Fichte befanden sich im Südschwarzwald auf 500-1100 m ü. NN. Bestände der Stieleiche wurden im Oberrheintal auf ca. 200 – 250 m ü. NN beprobt. Die Beprobung von Beständen der Waldkiefer fand im Pfälzerwald SE Kaiserslautern und im Oberrheintal (Hardtwald, St. Leon-Rot SE Speyer) in Höhenlagen von 100-350 m ü. NN statt. Die Auswahl der Waldstandorte erfolgte auf der Grundlage lokaler Kenntnisse und der Auswahl geeigneter Parzellen mit der Dominanz unserer Untersuchungsarten aus einer Datenbank von 135 bestehenden 1-ha-Beständen, die von uns im Rahmen eines größeren Forschungsprojekts genutzt werden, das sich mit den Auswirkungen großer alter Bäume auf die Biodiversität befasst (DFG-Graduiertenkolleg „Conservation of Forest Biodiversity in Multiple-Use Landscapes of Central Europe (ConFoBi)“; Storch et al, 2020).

Innerhalb der untersuchten Wälder wurden gezielt Probeflächen mit besonders großen Bäumen ausgewählt, um die Fragestellung, welchen Beitrag potentiell als Habitatbaum geeignete Altbäume für die Speicherung leisten können, bearbeiten zu können. Die Probefläche hatten eine mittlere Flächenausdehnung von 440 ± 18 m². Die genaue Flächenausdehnung der Probeflächen variierte mit der räumlichen Verteilung großer, alter Bäume im Gelände. Im Mittel befanden sich auf den Probeflächen 17 ± 1 Bäume. Insgesamt wurden 3462 Bäume untersucht.

1.3. Bestandesinventuren (Arbeitspaket 3)

Auf den 209 Untersuchungsflächen wurden Bestandesinventuren durchgeführt, in deren Rahmen bei allen 3462 dort vorhandenen Bäumen, der Stammdurchmesser (BHD) und die Baumhöhe mit einem Vertex IV-Ultraschallbaumhöhenmesser mit T3-Transponder (Haglölf, Långsele, Schweden) gemessen wurden. Diese Daten bildeten die Grundlage für die Biomasse-Berechnungen mit allometrischen Biomassefunktionen, die in Kap. 1.5 vorgestellt werden. Daten zur Bestandesdichte, BHD und Baumhöhen aus den Bestandesinventuren sind in Tab. 1 zusammengefasst.

Tab. 1. Bestandesdichte und Baumgrößen für die Zielbaumarten Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Stieleiche (*Quercus robur*), Weißtanne (*Abies alba*), Fichte (*Picea abies*) und Waldkiefer (*Pinus sylvestris*).

	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
Stand density (trees ha ⁻¹)	423±25	361±14	449±22	428±27	372±29
Mean dbh (cm)	36.9±1.3	33.7±0.8	43.2±1.5	44.3±1.7	36.4±1.2
Max. dbh (cm)	66.6±1.7	97.4±2.6	70.4±2.0	66.3±1.2	63.2±1.4
Mean tree height (m)	22.9±0.8	20.4±0.4	27.8±0.8	27.2±0.8	21.8±0,5
Max. tree height (m)	35.1±0.7	36.2±0.5	35.6±0.4	35.4±0.5	32.6±0.3

1.4. Untersuchungen zur Variabilität der Holzdichte und Quantifizierung der Häufigkeit und Ausdehnung von Baumhöhlungen (Arbeitspaket 4)

1.4.1. Schalltomographie

Von den im Mittel 17±1 Bäumen pro Probestfläche wurden die 5 Bäume mit dem höchsten BHD zur schalltomographischen Untersuchung ausgewählt, um nicht-destruktiv nach Hohlräumen im Stamminneren zu suchen (Abb. 1).

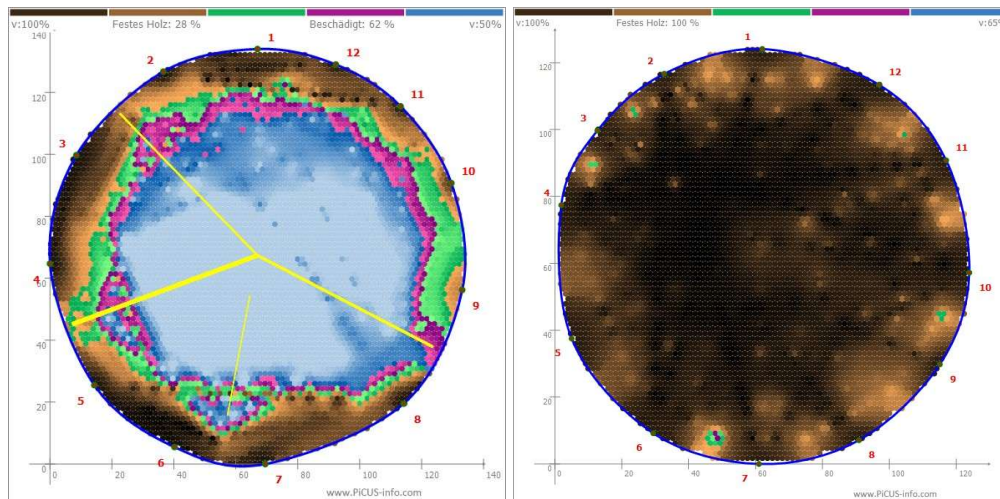


Abb. 1. Beispiele für Schalltomogramme vom Stamm von *Quercus robur*. Links: Stark geschädigter Stamm mit großem Hohlraum (blau) und einem nur schmalen äußeren Bereich mit intaktem Stammholz (braun). Rechts: Intaktes Stammholz im gesamten Stammquerschnitt (braun).

Die Schalltomogramme wurde mit einem Picus 3-Schalltomograph (IML, Rostock) in zwei Höhen am Stamm (ca. 60 cm und ca. 150 cm) aufgenommen. Da sich Holzzersetzung im Stamminneren und Hohlraumbildung oft von unten her ausbreiten, wurde bei Befunden von festem Holz auf beiden Messhöhen davon

ausgegangen, dass der gesamte Stamm keine Fäule aufweist. Wurde nur in der unteren Messhöhe Holzzersetzung nachgewiesen, wurde der Schaden für ein Stammsegment von 0 – 1 m Höhe angenommen. Bei Holzzersetzung, die auf ein 150 cm Höhe festgestellt wurde, wurde unterstellt, dass sich diese weiter im Stamm ausgebreitet hat. Daher wurde in solchen Fällen der auf 150 cm Höhe festgestellte Prozentsatz festen Holzes im Stammquerschnitt für ein Stammsegment von 1 m Höhe bis zu halben Baumhöhe angenommen. Darüber wurde von festem Holz ausgegangen.

Trotz der Auswahl von Probeflächen mit überdurchschnittlich dickstämmigen, alten Bäumen lag der Anteil festen Holzes im Stammquerschnitt auf Plotniveau mit 98.6 ± 0.2 % auf der unteren Messhöhe von ca. 60 cm und 99.6 ± 1.3 % auf der oberen Messhöhe von ca. 150 cm außerordentlich hoch. Dies galt für alle Baumarten (Tab. 2). Somit spielen in den bewirtschafteten Wäldern mit den von uns untersuchten Hauptbaumarten Rotbuche, Stieleiche, Weißtanne, Fichte und Waldkiefer Holzzersetzung und Hohlrumbildung im Stamminneren keine bedeutsame Rolle für die Kohlenstoffvorräte in der Biomasse. Das gilt insbesondere für ausgedehnte Stammfäule, die bis auf die obere Messhöhe ausgedehnt ist. Das bedeutet, wie in Kap. 1.7 noch weiter ausgeführt wird, dass große, alte Bäume, obwohl ihr hoher Wert für den Schutz der Biodiversität sich teilweise aus der Bildung von Baumhöhlen herleitet, sich dennoch gleichzeitig als Kohlenstoffspeicher für den Klimaschutz eignen, da diese Baumhöhlen in aller Regel nur lokaler Natur im Stamm sind.

Tab. 2. Anteil von festem Holz (Prozent \pm Standardfehler; in Klammern: unteres and oberes 5 %-Konfidenzintervall) im Stammquerschnitt in Wäldern mit den Hauptbaumarten *Fagus sylvatica* (N=41), *Quercus robur* (N=41), *Abies alba* (N=41), *Picea abies* (N=41) und *Pinus sylvestris* (N=39). Angaben basieren auf Schalltomogrammen auf 2 Messhöhen (ca. 60 und 150 cm).

	Height 60 cm	Height 150 cm
All forest types	98.9 ± 0.2 (98.6–99.2)	99.6 ± 1.3 (99.4–99.8)
<i>Fagus sylvatica</i>	99.5 ± 0.2 (99.2–99.9)	99.6 ± 0.2 (99.2–100.0)
<i>Quercus robur</i>	97.5 ± 0.5 (96.6–98.4)	99.5 ± 0.1 (99.3–99.8)
<i>Abies alba</i>	99.1 ± 0.4 (98.4–99.9)	99.5 ± 0.3 (98.9–100.0)
<i>Picea abies</i>	99.0 ± 0.4 (98.2–99.8)	99.6 ± 0.2 (99.2–100.0)
<i>Pinus sylvestris</i>	99.1 ± 0.2 (98.7–99.6)	99.8 ± 0.1 (99.5–100.0)

1.4.2. Entwicklung von Kohlenstoffgehalten und weiterer Parameter im Zuge der Holzzersetzung

Die Abhängigkeit des Gehalts und der Vorratsdichte an Kohlenstoff vom Grad der Holzzersetzung wurde an abgestorbenem Holz untersucht, dessen fortschreitende Zersetzung nach einer achtstufigen Skala klassifiziert wurde (Holeksa 2001). Generell nahm die Holzdicke mit (von Zerfallsklasse 1 zu 8 fortschreitender Zersetzung) mit zunehmendem Zerfall des Holzes ab (Abb. 2a), zeigte allerdings deutliche Unterschiede zwischen den Baumarten. Dieses Resultat stimmt mit Ergebnissen aus Untersuchungen zur Holzdicke im Stamminneren gefällter Pionierlaubhölzer überein, wo bei *Betula*, *Alnus glutinosa*, *A. incana* und *Populus tremuloides* reduzierte Holzdichten in Bereichen mit beginnender Holzzersetzung gefunden wurden, das Ausmaß der Dichtereduktion jedoch zwischen den Arten stark variierte (Liepinš et al. 2023). Die Konzentrationen an Kohlenstoff (Abb. 2b) und auch an Stickstoff (Abb. 2c) stiegen im stark zersetzten Holz an. Dieser Anstieg könnte auf eine zunehmende Besiedlung durch Pilze und Bakterien im stark zersetzten Holz zurückzuführen sein (Stakėnas et al. 2020; Liepinš et al. 2023), wäre dann zumindest in Teilen also nicht mehr auf das Holz selbst, sondern auf die in der Analyse von diesem nicht zu trennenden Pilze und Bakterien zurückzuführen. Hierfür spricht insbesondere auch der simultane Anstieg der Stickstoffkonzentration mit dem Kohlenstoffgehalt.

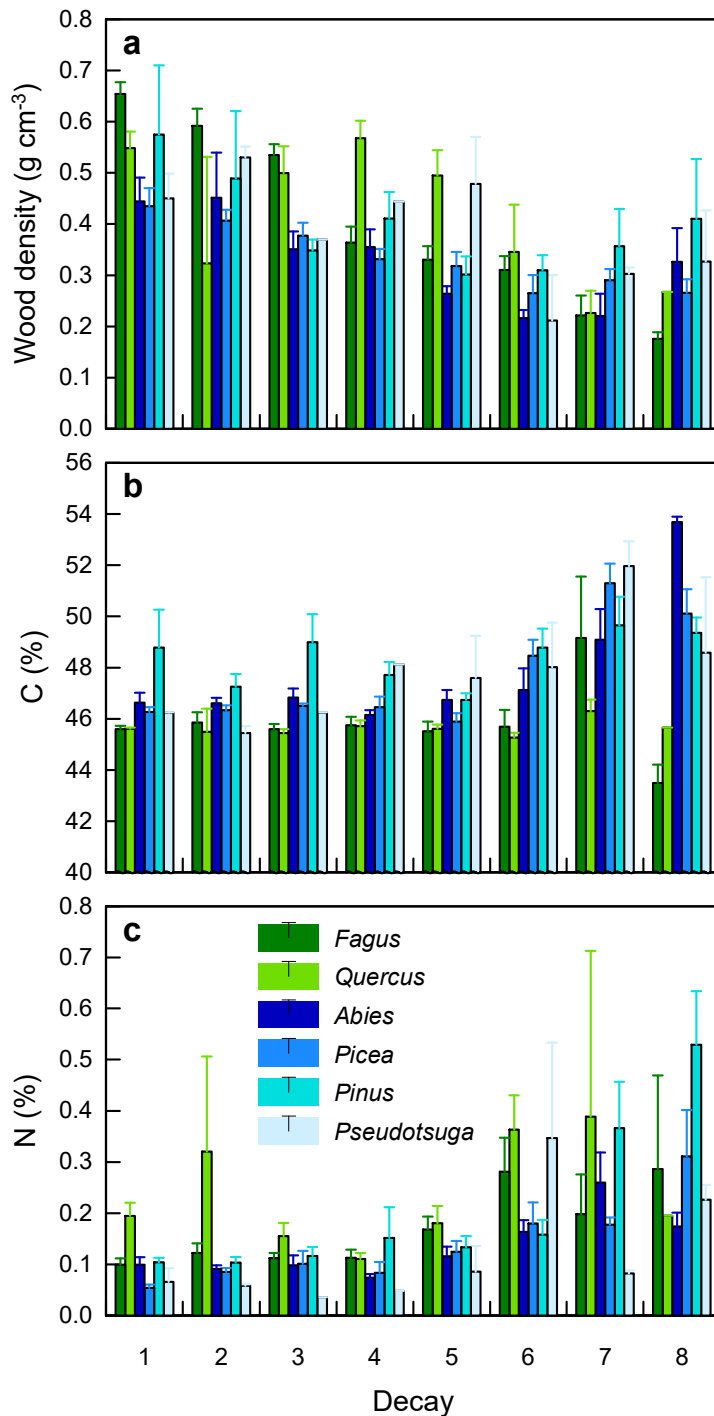


Abb. 2. Effekt fortschreitender Holzersetzung (Zerfallsklassen nach Holeksa 2001) auf (a) Holzdichte, (b) Kohlenstoffgehalt und (c) Stickstoffgehalt im Holz von *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Pseudotsuga menziesii* ($N=6.5\pm 0.5$ pro Baumart und Zerfallsklasse).

Die Vorratsdichten von Kohlenstoff (Abb. 3a) und Stickstoff (Abb. 3b) im Holz sind das Produkt von Holzdichte und Elementkonzentrationen. Die Kohlenstoffdichte sinkt grundsätzlich mit der Holzersetzung, nimmt aber auf Nadelbäumen im sehr stark zersetzten Holz wieder zu (Abb. 3a). Diese Zunahme tritt vor allem bei der Waldkiefer auch bei Stickstoff auf (Abb. 3b), was wiederum darauf hindeutet, dass hier die in nennenswertem Umfang die Elementgehalte in den das Totholz besiedelnden Pilzen und Bakterien die Ergebnisse beeinflussen.

Insgesamt ist die Beziehung zwischen dem Grad der Holzersetzung und der Konzentration und Vorratsdichte an Kohlenstoff im abgestorbenen Holz nicht durchgehend stetig, einer starken Streuung und zudem Schwankungen zwischen den Baumarten unterworfen. Dieses Bild deckt sich mit Analysen von Köster et al.

(2015), wohingegen Stakėnas et al. (2020) allerdings klarere Trends zur Abnahme der Holzdichte und zur Zunahme des Kohlenstoffgehalts mit zunehmender Zersetzung gefunden haben.

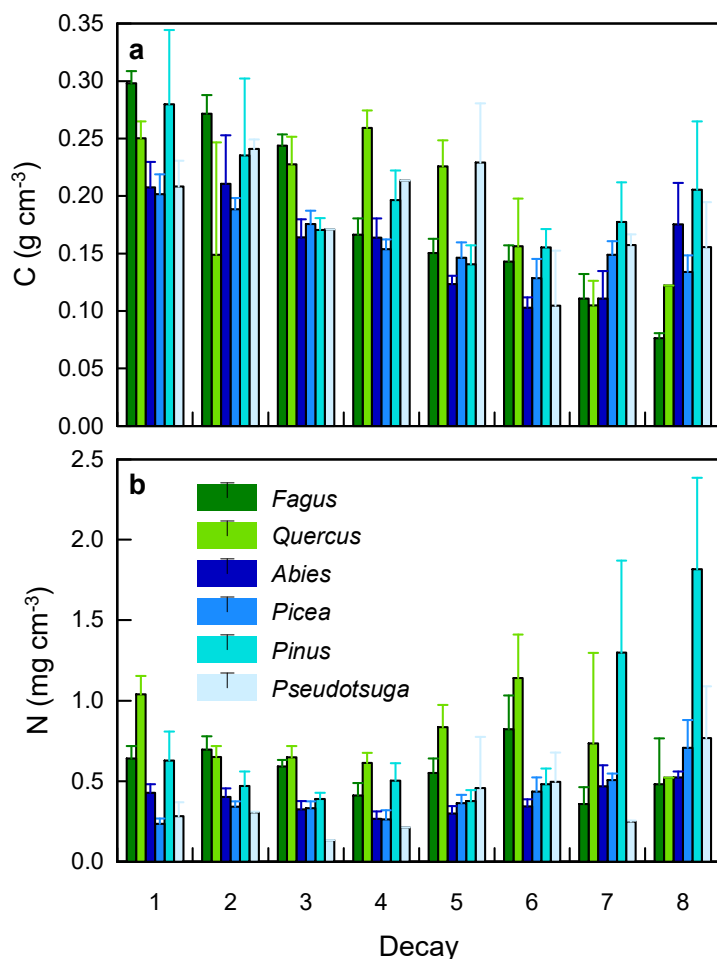


Abb. 3. Effekt fortschreitender Holzzersetzung (Zerfallsklassen nach Holeksa 2001) auf die Vorratsdichten von (a) Kohlenstoff und (b) Stickstoff im Holz von *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Pseudotsuga menziesii* ($N=6.5\pm 0.5$ pro Baumart und Zerfallsklasse).

Tab. 3. Kohlenstoffgehalt im abgestorbenen Holz über alle 8 Zerfallsklassen (Mittelwert in %±Standardfehler sowie untere und obere 5%-Konfidenzintervalle).

	Mean ± SE	Confidence interval
<i>Fagus sylvatica</i>	45.8±0.6	44.8–46.9
<i>Quercus robur</i>	45.6±0.1	45.4–45.9
<i>Abies alba</i>	47.9±0.9	46.1–49.6
<i>Picea abies</i>	47.7±0.7	46.3–49.1
<i>Pinus sylvatica</i>	48.4±0.4	47.7–49.1
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	47.8±0.7	46.4–49.2

Die mittleren Kohlenstoffgehalte im sich zersetzenden Holz (Tab. 3) lagen mit 45,7 % für die beiden Laubholzarten und 48,0 % für die Nadelbaumarten um 3,1 % (Laubhölzer) bzw. 2,8 % (Nadelhölzer) unter den Kohlenstoffgehalten die von Thomas & Martin (2012) für temperate und boreale Laubbaumarten (48,8 %) und Nadelbaumarten (50,8 %) angenommen werden. Daraus lässt sich die Empfehlung ableiten, die Kohlenstoffgehalte von abgestorbenem Holz generell gegenüber denen von lebendem Holz um 3 % niedriger anzusetzen. Für unsere Analysen zur Korrektur der Biomasse- und Kohlenstoffvorräte auf Bestandesebene

erwies sich dies allerdings als vernachlässigbar, da die Fläche im Stammquerschnitt, die morsches Holz aufwies, gegenüber den ohnehin schon geringen Flächen mit Hohlräumen sehr gering war.

1.5. Berechnung von Biomassen und Kohlenstoffvorräten anhand allometrischer Biomassefunktionen (Arbeitspaket 5)

Nach BHD und Baumhöhe und somit nach der äußeren Form der Bäume wurden die oberirdische Biomasse und die Stammbiomasse mit Hilfe allometrischer Biomassefunktionen aus der Literatur bestimmt (Tab. 4, 5). Nach Möglichkeit wurden Mittelwerte für die oberirdische Biomasse und die Stammbiomasse aus jeweils mehreren allometrischen Gleichungen gebildet (Tab. 4, 5). Die Gleichungen wurden daraufhin überprüft, ob die Spannweite der Größe der bei der Aufstellung der allometrischen Funktionen verwendeten Bäume in den Bereich der von uns vermessenen Bäume fiel. Gleichungen mit stark abweichenden Ergebnissen wurden bei der Mittelwertbildung nicht berücksichtigt.

Tab. 4. Allometrische Biomassefunktionen für die Zielbaumarten Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Stieleiche (*Quercus robur*), Weißtanne (*Abies alba*), Fichte (*Picea abies*) und Waldkiefer (*Pinus sylvestris*).

Fraction ^a	Biomass function ^b	Parameter estimates	Reference
<i>Fagus sylvatica</i>:			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.1315, b = 2.4321$	Zianis et al. (2005)
	$y = a D^b$	$a = 0.1143, b = 2.503$	Zianis et al. (2005)
	$y = a D^b H^c$	$a = 0.0306, b = 2.347, c = 0.59$	Bartelink (1997)
	$y = a D^b H^c$	$a = 0.047, b = 2.121, c = 0.697$	Ciencala et al. (2005)
	$y = a D^b H^c$	$a = 0.0523, b = 2.12, c = 0.655$	Wutzler et al. (2008)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -1.6594, b = 2.3772$	Forrester et al. (2017)
	$y = \exp(a + b (D/(D + c)))$	$a = 0.006, b = 10.933, c = 21.216$	Muukkonen (2007)
ST	$y = (10^{(a + b (\log D))})/10$	$a = 2.85102, b = 2.0666$	Zianis et al. (2005)
	$y = a D^b$	$a = 0.0894, b = 2.4679$	Zianis et al. (2005)
	$y = a D^b H^c$	$a = 0.0109, b = 1.951, c = 1.262$	Bartelink (1997)
	$y = a D^b H^c$	$a = 0.014, b = 2.053, c = 1.084$	Ciencala et al. (2005)
	$y = a (D^2 H)^b$	$a = 0.0293, b = 0.974$	Wutzler et al. (2008)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -1.4487, b = 2.5301$	Forrester et al. (2017)
	$y = \exp(a + b (D/(D + c)))$	$a = -0.657, b = 10.73, c = 17.394$	Muukkonen (2007)
<i>Quercus robur</i>:			
AB	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.380, b = 2.549$	Ciencala et al. (2008)
	$y = \exp(a + b \ln D + c \ln H)$	$a = -3.069, b = 2.137, c = 0.661$	Ciencala et al. (2008)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.0722, b = 2.5135$	Suchomel et al. (2012)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.652, b = 2.578$	Ciencala et al. (2008)
	$y = \exp(a + b \ln D + c \ln H)$	$a = -3.731, b = 1.933, c = 1.036$	Ciencala et al. (2008)
<i>Abies alba</i>:			
AB	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.3958, b = 2.4497$	Forrester et al. (2017)
	$y = \exp(a + b \ln D + c \ln H)$	$a = -2.9687, b = 1.3301, c = 1.446$	Dutcă et al. (2020)
ST	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -3.2683, b = 2.5768$	Forrester et al. (2017)

<i>Picea abies:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.255, b = -2.174$	Muukkonen (2007)
	$y = a (D^2 H)^b$	$a = 0.11975, b = 0.81336$	Černý (1990)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -1.8865, b = 2.3034$	Forrester et al. (2017)
	$y = \exp(a + b (D/(D + c)))$	$a = -1.694, b = 10.825, c = 11.816$	Muukkonen (2007)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.314, b = 2.075$	Muukkonen (2007)
	$y = a (D^2 H)^b$	$a = 0.115, b = 0.79159$	Černý (1990)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -1.4487, b = 2.1661$	Forrester et al. (2017)
	$y = \exp(a + b (D/(D + c)))$	$a = -3.043, b = 11.784, c = 9.328$	Muukkonen (2007)
<i>Pinus sylvestris:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.158, b = 2.237$	Muukkonen (2007)
	$y = a + b D^2 H$	$a = -0.73626, b = 0.018465$	Muukkonen & Mäkipää (2006)
	$y = a + b D + c D^2$	$a = 18.779, b = -4.328, c = 0.506$	Zianis et al. (2005)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -3.2807, b = 2.6931$	Zianis et al. (2005)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.0811, b = 2.38$	Muukkonen (2007)
	$y = a D^b$	$a = 0.12269, b = 2.3272$	Zianis et al. (2005)
	$y = \exp a (D + 1)^b H^c \times \exp(d H)$	$a = -3.76, b = 1.882, c = 0.758, d = 0.0355$	Zianis et al. (2005)

^a AB, total aboveground biomass; ST, stem biomass

^b Final biomass estimates per fraction were calculated as means of the results from the individual allometric functions

Tab. 5. Allometrische Biomassefunktionen für Nebenbaumarten.

Fraction ^a	Biomass function ^b	Parameter estimates	Reference
<i>Acer pseudoplatanus:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.1349, b = 2.4361$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.2286, b = 2.1639$	Albert et al. (2014)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.087, b = 2.5496$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.1202, b = 2.2927$	Albert et al. (2014)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.5624, b = 2.4634$	Forrester et al. (2017)
<i>Alnus glutinosa:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.00309, b = 2.022126$	Zianis et al. (2005)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.005609, b = 1.888345$	Zianis et al. (2005)
<i>Betula pendula:</i>			
AB	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.0013, b = 2.3683$	Forrester et al. (2017)
ST	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.4018, b = 2.3746$	Forrester et al. (2017)
<i>Carpinus betulus:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.2323, b = 2.18$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.2594, b = 2.137$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.258, b = 2.1748$	Suchomel et al. (2012)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.0905, b = 2.4725$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.0586, b = 2.7075$	Albert et al. (2014)

	$y = a D^b$	$a = 0.0712, b = 2.4302$	Suchomel et al. (2012)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.3882, b = 2.5301$	Forrester et al. (2017)
<i>Corylus avellana:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.2017, b = 2.1924$	Albert et al. (2014)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.0488, b = 2.7484$	Albert et al. (2014)
<i>Fraxinus excelsior:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.1333, b = 2.5172$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.1241, b = 2.4781$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.17, b = 2.46$	Alberti et al. (2005)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.8255, b = 2.8048$	Forrester et al. (2017)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.0778, b = 2.6911$	Albert et al. (2014)
	$y = a D^b$	$a = 0.0607, b = 2.7006$	Albert et al. (2014)
<i>Larix decidua:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.138, b = 2.3907$	Jagodziński et al. (2018)
	$y = a D^b H^c$	$a = 0.0188, b = 1.9093, c = 1.0805$	Jagodziński et al. (2018)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -1.6512, b = 2.2312$	Forrester et al. (2017)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.1397, b = 2.3588$	Jagodziński et al. (2018)
	$y = a D^b H^c$	$a = 0.0099, b = 1.7251, c = 1.4266$	Jagodziński et al. (2018)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.4105, b = 2.424$	Forrester et al. (2017)
<i>Prunus serotina:</i>			
AB	$y = a + b D + c D^2 + d D^3$	$a = -139.17, b = 27.94, c = -1.38, d = 0.04$	Annighöfer et al. (2012)
ST	$y = a + b D^2 H$	$a = 10.07, b = 0.02$	Annighöfer et al. (2012)
<i>Pseudotsuga menziesii:</i>			
AB	$y = a D^b$	$a = 0.111, b = 2.397$	Zianis et al. (2005)
	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.3298, b = 2.4818$	Forrester et al. (2017)
ST	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.9258, b = 2.598$	Forrester et al. (2017)
<i>Sorbus aucuparia:</i>			
AB	$y = a + b \ln D + c (\ln D)^2 + a_1 + b_1 \ln D + c_1 (\ln D)^2 + a_2 + b_2 \ln D + c_2 (\ln D)^2$	$a = 4.9569, b = 1.5396, c = 0.4408; a_1 = 2.7241, b_1 = 1.4068, c_1 = 0.4646; a_2 = 2.2305, b_2 = 0.607, c_2 = 0.7941$	Muukkonen & Mäkipää (2006)
ST	$y = a + b \ln D + c (\ln D)^2$	$a = 4.9569, b = 1.5396, c = 0.4408$	Muukkonen & Mäkipää (2006)
<i>Tilia cordata:</i>			
AB	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.086, b = 2.342$	Čihák et al. (2014)
	$y = \exp(a + b \ln D + c \ln H)$	$a = -3.032, b = 2.115, c = 0.538$	Čihák et al. (2014)
ST	$y = \exp(a + b \ln D)$	$a = -2.451, b = 2.381$	Čihák et al. (2014)
	$y = \exp(a + b \ln D + c \ln H)$	$a = -3.728, b = 2.074, c = 0.726$	Čihák et al. (2014)

Ulmus glabra:

AB	$y = a D^b$	$a = 0.13, b = 2.49$	Alberti et al. (2005)
ST	$y = a D^b$	$a = 0.10, b = 2.56$	Alberti et al. (2005)

^a AB, total aboveground biomass; ST, stem biomass

^b Final biomass estimates per fraction were calculated as means of the results from the individual allometric functions

Die oberirdischen Bestandesbiomassen, die aus den allometrischen Funktionen abgeleitet wurden, betragen im Mittel $535 \pm 27 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Rotbuche, $571 \pm 24 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Stieleiche, $539 \pm 33 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Weißtanne, $442 \pm 19 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Fichte und $298 \pm 13 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Waldkiefer (Tab. 6). Die von uns beprobten Bestände waren somit deutlich reicher an oberirdischer Baumbiomasse als im deutschlandweiten Durchschnitt. Die mittlere oberirdische Baumbiomasse auf allen Waldflächen Deutschlands beträgt nach der 4. Bundeswaldinventur 187 Mg ha^{-1} (<https://bwi.info>). Die entsprechend ermittelten Stamm biomassen beliefen sich auf $394 \pm 20 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Rotbuche, $419 \pm 19 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Stieleiche, $389 \pm 25 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Weißtanne, $334 \pm 14 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Fichte und $260 \pm 11 \text{ Mg ha}^{-1}$ für die Waldkiefer (Tab. 6).

Tab. 6. Vorratsdichten (\pm Standardfehler) der oberirdischen Baumbiomasse und des darin gespeicherten organischen Kohlenstoffs in Bäumen mit BHD ≥ 7 cm in Wäldern mit den Hauptbaumarten *Fagus sylvatica* ($N=41$), *Quercus robur* ($N=41$), *Abies alba* ($N=41$), *Picea abies* ($N=41$) und *Pinus sylvestris* ($N=39$) basierend auf allometrischen Biomassefunktion ohne oder mit Korrektur für Holzzersetzung im Stammesinneren.

	Stock density		P^a	Corrected to uncorrected ratio
	Allometry	Corrected		
<i>Fagus sylvatica</i>				
Biomass:				
Total aboveground (Mg ha^{-1})	534.9 ± 26.5	531.8 ± 26.2	0.01	$99.8 \pm 0.1\%$
Stem (Mg ha^{-1})	394.4 ± 20.6	391.9 ± 20.3	0.01	$99.7 \pm 0.1\%$
Organic carbon:				
Total aboveground (Mg C ha^{-1})	261.9 ± 12.9	260.4 ± 12.8	0.01	$99.8 \pm 0.1\%$
Stem (Mg C ha^{-1})	193.1 ± 10.1	191.9 ± 9.9	0.01	$99.7 \pm 0.1\%$
<i>Quercus robur</i>				
Biomass:				
Total aboveground (Mg ha^{-1})	571.3 ± 23.9	562.9 ± 23.7	<0.001	$99.4 \pm 0.1\%$
Stem (Mg ha^{-1})	419.1 ± 18.5	412.1 ± 18.2	<0.001	$99.3 \pm 0.1\%$
Organic carbon:				
Total aboveground (Mg C ha^{-1})	272.4 ± 14.7	268.2 ± 14.4	<0.001	$99.4 \pm 0.1\%$
Stem (Mg C ha^{-1})	200.1 ± 11.3	196.6 ± 11.0	<0.001	$99.3 \pm 0.1\%$
<i>Abies alba</i>				
Biomass:				
Total aboveground (Mg ha^{-1})	538.5 ± 32.9	533.8 ± 31.4	0.03	$99.7 \pm 0.2\%$
Stem (Mg ha^{-1})	389.0 ± 25.6	385.1 ± 24.3	0.03	$99.7 \pm 0.2\%$
Organic carbon:				
Total aboveground (Mg C ha^{-1})	272.6 ± 16.7	270.2 ± 16.0	0.03	$99.7 \pm 0.2\%$
Stem (Mg C ha^{-1})	197.0 ± 13.0	194.9 ± 12.4	0.03	$99.7 \pm 0.2\%$

Picea abies

Biomass:

Total aboveground (Mg ha ⁻¹)	442.4±18.9	440.6±18.8	0.005	99.7±0.1%
Stem (Mg ha ⁻¹)	333.9±14.3	332.4±14.2	0.004	99.7±0.3%

Organic carbon:

Total aboveground (Mg C ha ⁻¹)	224.3±12.9	223.4±9.5	0.005	99.7±0.1%
Stem (Mg C ha ⁻¹)	169.3±7.3	168.9±7.2	0.004	99.7±0.3%

Pinus sylvatica

Biomass:

Total aboveground (Mg ha ⁻¹)	297.8±12.5	296.8±12.5	0.01	99.8±0.1%
Stem (Mg ha ⁻¹)	259.9±11.1	258.9±11.2	0.01	99.8±0.1%

Organic carbon:

Total aboveground (Mg C ha ⁻¹)	150.1±6.3	149.5±6.3	0.01	99.8±0.1%
Stem (Mg C ha ⁻¹)	131.1±5.7	130.6±5.7	0.01	99.8±0.1%

^a One-sided paired *t*-test

Für den Kohlenstoffgehalt wurden für die Eiche 47 % (Hauck et al. 2023), für die übrigen Laubbäume 48,8 % und für die Nadelbäume (aufgrund des höheren Ligningehalts des Holzes) 50,8 % (Thomas & Martin 2012) zugrunde gelegt. Die Kohlenstoffvorratsdichte in der oberirdischen Baumbiomasse variierte zwischen 150±6 Mg C ha⁻¹ (Waldkiefer), 224±13 Mg C ha⁻¹ (Fichte) und 273±17 Mg C ha⁻¹ (Weißtanne) in den untersuchten Nadelbäumen (Tab. 6) und 262±13 Mg C ha⁻¹ (Rotbuche) und 272±15 Mg C ha⁻¹ (Stieleiche) in den Laubbäumen (Tab. 6). Aufgrund der geringeren Astbiomasse bei der Kiefer als bei Fichte und Tanne lagen die Werte für den Stamm zwischen Waldkiefer (131±6 Mg C ha⁻¹), Fichte (169±7 Mg C ha⁻¹) und Weißtanne (197±13 Mg C ha⁻¹) deutlich näher beieinander als für die gesamte oberirdische Biomasse (Tab. 6).

1.6. Korrektur der Bestandesbiomasse um Holzverluste durch Holzersetzung im Stamminnen (Arbeitspaket 6)

Entsprechend dem hohen Anteil festen Holzes im Stamminnen (Tab. 2) lag der Korrekturbedarf der oberirdischen Biomasse- und Kohlenstoffvorräte auf Bestandesebene unabhängig von der Baumart bei unter 1 % (Tab. 6). Bestandesinventuren mit Messung von BHD und Baumebene bilden also auch in Beständen mit alten, dickstämmigen Bäumen, die eher anfällig für Holzersetzung im Stamminnen sind, eine robuste Grundlage für die Biomasseschätzungen. Dass die Biomasseschätzung nur auf der äußeren Form der Bäume beruht, stellt somit auch in Altbeständen mit sehr altem Baumbestand eine vernachlässigbare Ungenauigkeit dar, solange man sich auf die Bestandesebene bezieht.

Dieses Bild von der Bestandesebene lässt sich allerdings nicht auf andere Skalen übertragen: Auf Baumebene können einzelne Bäume erheblich vom Gesamtbild abweichen. Die niedrigsten Anteile von festem Holz an der Stammquerschnittsfläche auf der unteren Messebene lagen bei nur 1 % bei einzelnen Exemplaren der Stieleiche und die Weißtanne. Bei den anderen Baumarten wurden minimale Anteile von festem Holz von 32 % (Fichte), 44 % (Rotbuche) und 47 % (Waldkiefer) gefunden. Sehr starke Zersetzung des Stammholzes betraf aber nur eine geringe Zahl von Bäumen. Weniger als 50 % festes Holz hatten bei der Stieleiche 2 % der Bäume und bei allen anderen Baumarten deutlich weniger als 1 % der untersuchten Bäume. Bei der Rotbuche waren dies 0,14 %, bei der Weißtanne 0,35 %, bei der Fichte 0,18 % und bei der Waldkiefer 0,19 % aller untersuchten Bäume.

Auch auf höheren Skalenebene können die gefundenen statistisch signifikanten (Tab. 6), aber auf Bestandesebene geringen Abweichungen der Biomassen und Kohlenstoffvorräte nach Abzug der Biomasseverluste durch Holzersetzung im Stamminnen durchaus relevant werden. Bedeuten Abweichungen von <1 % wenig auf Plot- oder Bestandesebene, so summieren sie sich doch zu hohen

Beträgen, wenn ganze Biome oder Kontinente, also z. B. alle temperaten Wälder Europas oder der Erde, betrachtet werden.

Im Mittel der untersuchten Waldtypen betragen die korrigierten Kohlenstoffvorräte in der Biomasse (Tab. 6) 99,68 % der unkorrigierten Vorräte ohne Berücksichtigung der Holzersetzung im Stamminneren. Die Schätzung auf Grundlage der allometrischen Biomassefunktionen überschätzen den Vorrat also um 0,32 %.

Turner et al. (2014) schätzten die Gesamtvorräte an (ober- und unterirdischer) Baumbiomasse in den temperaten Wäldern Europas auf 10,1 Pg C (= 10,1 Mrd. t C). Ein Schätzfehler von 0,32 % würde damit für alle temperaten Wälder Europas eine Überschätzung der Kohlenstoffvorräte um 32,3 Tg C (= 32,3 Mio. t C) bedeuten. Für alle temperaten Wälder der Nordhemisphäre mit einem Kohlenstoffvorrat von 39,0 Pg C in der Baumbiomasse ergäbe sich eine Überschätzung der Kohlenstoffvorräte um 125 Tg C.

1.7. Ableitung von Empfehlungen für Habitatbaum-Konzepte (Arbeitspaket 7)

Die Bedeutung des vorliegenden Projekts liegt darin, die Effizienz des Ausweizens von Habitatbäumen für den Klimaschutz quantitativ nachzuweisen. Bislang wurden unter unterschiedlichen Bezeichnungen alte große lebende Bäume und dickstämmiges Totholz vor allem im Rahmen von Alt- und Totholzprogrammen der Bundesländer, als Habitatbäume im Rahmen des Förderprogramms „Klimaangepasstes Waldmanagement“ (<https://www.klimaanpassung-wald.de/>) oder als Kriterium von Zertifizierungsprogrammen mit einem starken Fokus auf den Schutz der Biodiversität im Bestand belassen.

Mit den Daten unseres Projekts können wir zeigen, dass große, alte Bäume neben ihrer Bedeutung im Waldnaturschutz für den Schutz der Biodiversität auch eine herausragende Bedeutung für den Klimaschutz haben. Die Bedeutung des Waldes für die Kohlenstoffspeicherung in der Biomasse ist aktuell aufgrund der Ergebnisse der Vierten Bundeswaldinventur (BMEL 2024) verstärkt ins Blickfeld geraten, da die Fähigkeit des Waldes, Kohlenstoff in Form von CO₂ aus der Erde durch die Photosynthese zu assimilieren und langfristig in der Biomasse und in der Folge im Boden zu speichern, durch die verstärkte Baum mortalität als Folge des Klimawandels abgenommen hat. Die anthropogenen Treibhausgas-Emissionen (von denen CO₂ für die Erderwärmung das quantitativ bedeutsamste ist) resultiert hier in einer positiven Rückkopplung, bei der der Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration über den Klimawandel zu einer verringerten Kohlenstoffsinken-Fähigkeit des Waldes und zu vermehrter CO₂-Freisetzung aus Waldökosystemen führt, was letztendlich zu einem weiteren Anstieg der CO₂-Konzentration in Atmosphäre beiträgt.

Unsere Untersuchungen belegen nun, dass das Ausweisen von Habitatbäumen im Rahmen des Förderprogramms „Klimaangepasstes Waldmanagement“ und im Rahmen von Alt- und Totholzprogrammen nicht nur eine Begleitmaßnahme darstellt, die für den Schutz der Biodiversität förderlich ist. Vielmehr belegen unsere Daten, dass das Ausweisen von Habitatbäumen, wenn dafür große, alte Bäume ausgewählt werden, einen direkten Beitrag zum Klimaschutz leisten können.

Vor unseren Arbeiten war dieser Zusammenhang nicht gesichert, da keine Daten vorlagen, mit denen quantifiziert werden konnte, welchen Einfluss Holzersetzung im Stamminneren auf die Biomasse- und Kohlenstoffvorräte in großen, alten Bäumen haben, die ihrerseits, wenn die Biomasse durch allometrische Biomassefunktionen berechnet wird, einen überdurchschnittlich hohen Anteil an der gesamten Bestandesbiomasse stellen.

Die vorliegenden Daten aus Beständen von Rotbuche, Eiche, Fichte, Kiefer und Weißtanne, die zusammen immerhin 74 % der Waldfläche in Deutschland ausmachen, zeigen nunmehr, dass Holzersetzung im Stamminneren nur zu einer Überschätzung der oberirdischen Bestandesbiomasse um 0,32 % in Beständen führte, in denen besonders viele große, alte Bäume vorhanden waren, die ein erhöhtes Risiko für das Auftreten von Holzersetzung im lebenden Baum und die Ausbildung von Hohlräumen haben.

Konkret bedeutet, dass für die Auswahl von Habitatbäumen, dass die Baumgröße stärker als Auswahlkriterium in den Mittelpunkt gerückt werden sollte. Da der Kohlenstoffvorrat in der Baumbiomasse mit der Baumgröße steigt, wäre es für den Klimaschutz effizienter, die derzeit in der „Richtlinie für Zuwendungen zu einem Klimaangepassten Waldmanagement PLUS“ vorgesehenen Kriterien zur Habitatbaumauswahl dahingehend zu ändern, dass der Mindest-BHD von 30 cm auf 40 cm angehoben wird. Eventuell sollte der Baumgröße hier ein stärkeres Gewicht gegenüber dem Auftreten von Mikrohabitaten gegeben werden, insbesondere auch vor dem Hintergrund, dass meist nur lockere Bezüge zwischen dem Auftreten und der Häufigkeit von „Tree-Related Microhabitats (TreM)“ und Messgrößen der Biodiversität gibt (Asbeck et al. 2021).

Werden besonders große, alte Bäume als Habitatbäume ausgewählt, ist der durch den Verzicht auf die Nutzung der Habitatbäume auftretende betriebswirtschaftliche Produktionsverlust nicht nur durch den dadurch erreichten Schutz der Biodiversität, sondern auch wegen des hohen Beitrags großer, alter Bäume für den Klimaschutz zu rechtfertigen.

1.8. Quantifizierung des Beitrags großer, alter Bäume für die Bestandesbiomasse

1.8.1 Befunde aus den eigenen Messdaten

Da die Biomasse und die in ihr gespeicherten Kohlenstoffvorräte von der Größe der Bäume und damit von BHD und Baumhöhe abhängen, tragen die größeren Bäume eines Waldbestandes überproportional zur Bestandesbiomasse und den Kohlenstoffvorräten im Bestand bei. Bei der Rotbuche, Weißtanne, Fichte und Waldkiefer stellten die 18–25 % größten Bäume der Untersuchungsflächen 50 % der Kohlenstoffvorräte in der oberirdischen Bestandesbiomasse (Abb. 4). Bei der Stieleiche waren nur die 11 % größten Bäume für diesen Wert erforderlich (Abb. 4). Letzteres erklärt sich dadurch, dass alte Eichen besonders groß werden, wie sich auch durch die Daten der Bundeswaldinventur belegen lässt (vgl. Abb. 1 in Hauck et al. 2023).

Unsere Befunde zeigen klar, dass der Schutz großer, alter Bäume im Rahmen von Alt- und Totholzprogrammen nicht nur dem Erhalt der Biodiversität dient, sondern auch dem Klimaschutz. Die Ergebnisse zeigen allerdings auch, dass, obwohl die Holzzersetzung im Inneren lebender Bäume, für die Kohlenstoffvorräte auf Bestandesebene in den Wirtschaftswäldern gering ist, es zur Kohlenstoffspeicherung in Waldbeständen nicht ausreicht, nur wenige alte Bäume im Bestand zu lassen.

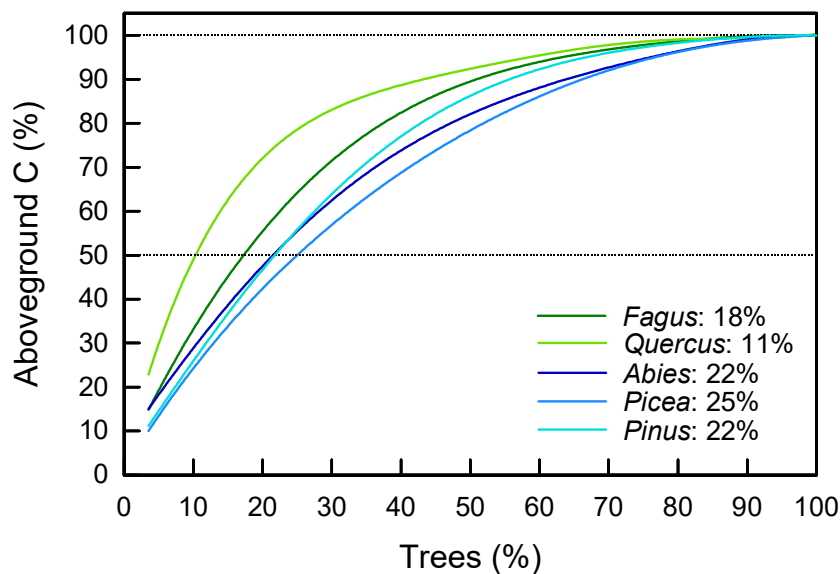


Abb. 4. Beitrag zum Kohlenstoffvorrat in der oberirdischen Baumbiomasse mit steigender Anzahl von Bäumen (BHD ≥ 7 cm). Die Bäume (Prozent der Bäume des Bestandes) sind in der Reihenfolge abnehmender Biomasse sortiert. Regressionen aus Wäldern mit den Hauptbaumarten *Fagus sylvatica* ($N=41$), *Quercus robur* ($N=41$), *Abies alba* ($N=41$), *Picea abies* ($N=41$) und *Pinus sylvestris* ($N=39$). Die Prozentzahlen in der Legende (11–25 %) geben an, wieviel Prozent der größten Bäume eines Bestandes im Mittel 50 % der oberirdischen Biomasse bilden.

1.8.2 Diskussion der Literatur zum Thema

Unsere Daten (Abb. 4) widersprechen deutlich der Hypothese von Lutz et al. (2012, 2018), dass die nur 1 % größten Bäume eines Waldbestandes 50 % der oberirdischen Biomasse und des Kohlenstoffs in der oberirdischen Biomasse speichern würden. Dies liegt zumindest für die schon lange bewirtschafteten Wälder in Deutschland nicht daran, dass die Biomasseschätzungen über allometrische Biomassefunktionen unter Vernachlässigung von Holzzersetzung im Stammesinneren, die Vorräte in den großen, alten Bäumen überschätzen würden. Vielmehr liegen die Unterschiede zwischen den Ergebnissen von Lutz et al. (2012, 2018) und unseren Ergebnissen in der Auswahl der Grundgesamtheit der Bäume begründet, die bei der Berechnung der Prozentangaben zugrunde gelegt wird.

In unserer Studie haben wir alle Bäume ab einem BHD ≥ 7 cm in die Berechnungen einbezogen. Dies begründet sich dadurch, dass kleinere Bäume, auch wenn sie in großer Stückzahl auftreten, in der Regel

keinen signifikanten Einfluss auf die Bestandesbiomasse ausüben. In Abb. 5a, c ist dies exemplarisch für die Stieleiche dargestellt, wo wir vergleichend einen Durchmesser von ≥ 7 cm und ≥ 1 cm als Untergrenze gewählt haben.

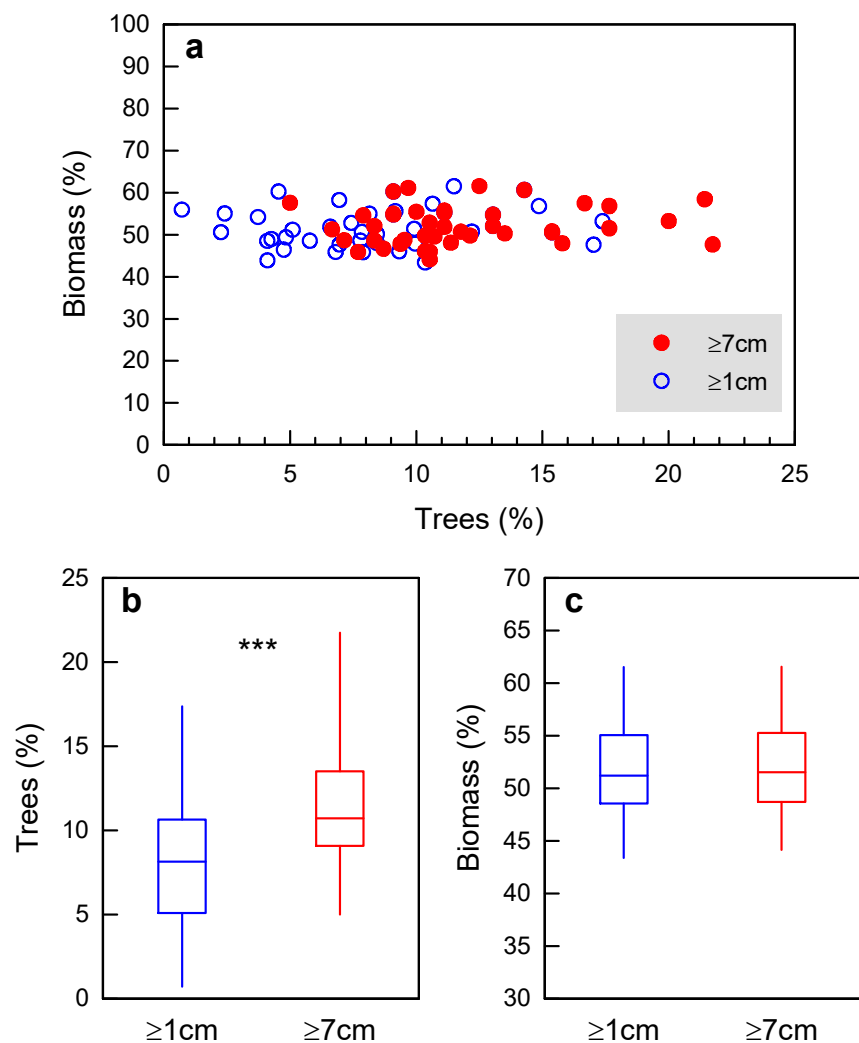


Abb. 5. Prozentsatz der größten Bäume eines Bestandes, die ca. 50 % der oberirdischen Baumbiomasse des Bestandes bilden am Beispiel von Beständen von *Quercus robur* ($N=41$). In die Berechnungen wurden alternativ entweder alle Baumarten mit einem Stammdurchmesser von ≥ 7 cm (rot) oder ≥ 1 cm (blau) eingeschlossen: (a) Mittelwerte pro Bestand. (b, c) Boxplots zur Veranschaulichung (b) des Prozentsatzes der größten Bäume eines Bestandes, die 50 % der oberirdischen Biomasse stellen ($P < 0,001$; t -Test) und (c) der tatsächlichen Biomassewerte im Bereich des 50 %-Wertes.

In Flächen mit starker Verjüngung ändert sich somit durch Einbeziehung sehr dünnstämmigen Jungwuchses die Bestandesbiomasse nicht, aber es vergrößert sich die Anzahl der Bäume im Bestand. Der Prozentanteil der Bäume, der notwendig ist, um auf 50 % der Bestandesbiomasse zu kommen, sinkt dadurch (Abb. 5b, 6), ohne dass diese Bäume aber einen signifikanten Einfluss auf die Bestandesbiomasse ausüben. Die Einbeziehung sehr dünnstämmiger Pflanzen mit einem Stammdurchmesser < 7 cm (oder einem BHD in ähnlicher Größenordnung) in die Berechnungen ist somit nicht sinnvoll. Zwei Waldbestände mit vergleichbarer Biomasse im Altbestand können bei der Einbeziehung sehr dünnstämmiger Bäumchen in die Grundgesamtheit, stark unterschiedliche Resultate in der Prozentzahl der Bäume ergeben, die für einen bestimmten Anteil am Biomassevorrat im Bestand erforderlich ist, je nachdem, wie stark die Verjüngung ausgeprägt ist.

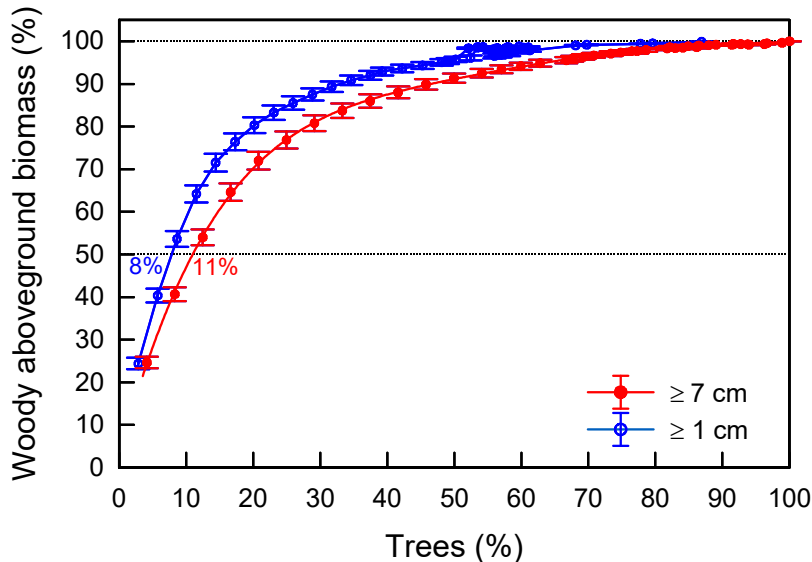


Abb. 6. Effekt des Mindeststammdurchmessers (≥ 1 cm oder ≥ 7 cm) auf die Prozentzahl der größten Bäume eines Bestandes, die 50 % der Bestandesbiomasse ergibt am Beispiel der Bestände von *Quercus robur* ($N=41$).

Lutz et al. (2012, 2018) haben in ihren viel beachteten Veröffentlichungen die Untergrenze für die Einbeziehung von Bäumen bei einem Stammdurchmesser von ≥ 1 cm angesetzt. Da dadurch die Grundgesamtheit der betrachteten Bäume stark erhöht wird, erklärt dies, warum die Autoren in ihren Berechnungen nur die 1 % größten Bäume eines Bestandes benötigt haben, um 50 % der oberirdischen Bestandesbiomasse zu erhalten. Von dieser Art der Berechnung kann nach unserer Einschätzung nur abgesehen werden, da das Ergebnis sehr stark von der Menge des Jungwuchses abhängt und deshalb wenig aussagekräftig ist. Daher teilen wir die Schlussfolgerung von Lutz et al. (2012, 2018), dass die im Mittel die 1 % größten Bäume eines Bestandes etwa 50 % der Bestandesbiomasse stellen nicht und halten den Ansatz sehr kleine Bäume, die nachweislich nicht signifikant zur Bestandesbiomasse beitragen, in diese Berechnungen einzubeziehen, für nicht sinnvoll.

1.9. Fallstudie an Stiel- und Roteiche zur Bewertung von Habitatbäumen für die Biodiversität (Arbeitspaket 8)

Exemplarisch am Beispiel der Eiche wurde zusätzlich zu den Erhebungen zu Biomasse- und Kohlenstoffvorräten auch die Bedeutung von Habitatbäumen für die Biodiversität untersucht. Dabei wurde sich auf epiphytische Flechten und Moose beschränkt, da diese Organismengruppen besonders stark durch Habitatbäume gefördert wird. Die besondere Abhängigkeit der Flechten und Moosen von Habitatbäumen konnten wir in unserer Arbeitsgruppe bei Arbeiten im Südschwarzwald im Rahmen des DFG-Graduiertenkolleg (GRK 2123) ConFoBi (Conservation of Forest Biodiversity in Multiple-Use Landscapes of Central Europe) nachweisen (Kaufmann et al. 2021; Emrich et al. 2025a, b).

Die Untersuchungen wurden in das Projekt integriert, um die kombinierte Bedeutung großer alter Eichen als bedeutender Kohlenstoffspeicher für den Klimaschutz und den Schutz der Biodiversität aufzeigen zu können. Dabei wurden Eichen bis und über 40 cm BHD miteinander verglichen. Ferner wurde die Möglichkeit eines Vergleichs der einheimischen Stieleiche (*Quercus robur*) mit der nordamerikanischen Roteiche (*Quercus rubra*), der oftmals eine geringe Bedeutung für die Biodiversität nachgesagt wird, vorgenommen. Bei der Untersuchung wurde die Gelegenheit genutzt, dass im Untersuchungsgebiet für die Analyse zu Biomasse und Kohlenstoffvorräten bei der Eiche neben sehr alten Stieleichen auch zahlreiche Roteichen großen Stammdurchmessers vorhanden waren (in den Biomasseanalysen wurden gezielt nur die Stieleichen berücksichtigt). Es sollte bei den Untersuchungen zur Biodiversität, die Frage geklärt werden, ob dickstämmige Roteichen, den gleichen Wert für die Biodiversität der von uns ausgewählten Indikatorgruppen haben wie dickstämmige Roteichen. Pro Baumart und Durchmesserklasse (bis 40 cm, über 40 cm) wurden jeweils ca. 40 Bäume untersucht. Die Stieleichen der kleineren Durchmesserklasse hatten einen mittleren BHD von 25 cm (Spannweite 16 – 39 cm), die Roteichen von 28 cm (Spannweite 15 – 40 cm). Die Stieleichen mit einem Durchmesser über 40 cm hatten im Mittel einen BHD von 71 cm (Spannweite 42 – 143 cm) und die Roteichen von 59 cm (Spannweite 42 – 73 cm).

Spezifisch sollten mit dieser Fallstudie, die dem Projekt angeschlossen wurde, 3 Fragestellungen abgearbeitet werden:

1. Wie unterscheidet sich die Diversität epiphytischer Flechten und Moose zwischen Eichen bis zu und über 40 cm BHD?
2. Sind Habitatbäume mit einem BHD >40 cm von der aus Nordamerika eingebürgerten Roteiche (*Quercus rubra*) genauso attraktiv für epiphytische Flechten und Moose (insbesondere für gefährdete Arten) wie Stieleichen (*Quercus robur*) mit einem BHD >40 cm?
3. Werden die Artenzahlen und die Zahlen gefährdeter Arten stärker vom Stammdurchmesser oder vom Auftreten von Mikrohabitaten („Tree-Related Microhabitats, TreM“) beeinflusst?

Die Artendiversität (α -Diversität) von Flechten und Moosen (Abb. 7a) war auf der Roteiche ($9,0 \pm 0,4$ Arten) sogar etwas, aber signifikant ($P \leq 0,001$) höher als auf der Stieleiche ($7,2 \pm 0,3$ Arten). Auf Bäumen mit einem BHD ≤ 40 cm war die Artenzahl (Abb. 7a) auf Stieleiche ($8,0 \pm 0,9$ Arten) nur etwas höher als auf Roteiche ($7,6 \pm 1,2$ Arten). Bei Bäumen mit einem BHD > 40 cm überstieg dagegen die Artenzahl auf der Roteiche ($10,5 \pm 0,5$ Arten) die auf der Stieleiche ($6,4 \pm 0,4$ Arten) deutlich. Ein ähnliches Bild zeichnet sich ab, wenn die Artendiversität der Flechten allein betrachtet wird (Abb. 7a). Auch hier ist der Artenreichtum auf den Roteichen mit einem BHD > 40 cm mit $5,2 \pm 0,3$ Arten am höchsten. Allerdings war bei den Flechten auch auf den Stieleichen mit einem BHD ≤ 40 cm die Artendiversität etwas (aber signifikant) höher als auf den Stieleichen in dieser Größenklasse. Die Artenzahlen der Moose (Abb. 7a) waren auf Stieleichen unter 40 cm BHD ($4,7 \pm 0,2$ Arten) und auf Roteichen mit einem BHD > 40 cm ($4,7 \pm 0,3$ Arten) höher als auf den dickstämmigeren Stieleichen ($3,6 \pm 0,3$ Arten) und den dünnstämmigeren Roteichen ($3,5 \pm 0,3$ Arten).

Die Gesamtdeckung aller epiphytischen Flechten und Moose zusammen unterschied sich nicht zwischen den Baumarten und BHD-Klassen (Abb. 7b). Die Deckung aller Flechten war auf Stieleichen mit einer BHD > 40 cm am höchsten, auf Roteichen über 40 cm BHD am höchsten und lag bei beiden Baumarten auf den dünnstämmigeren Bäumen mit einem BHD ≤ 40 cm dazwischen (Abb. 7 b). Bei den Moosen war dagegen die Gesamtdeckung auf Roteichen mit einem BHD > 40 cm am größten, gefolgt von dünnstämmigen und dickstämmigen Stieleichen; auf Roteichen mit einem BHD ≤ 40 cm war die Deckung der Moose am niedrigsten.

Die Betrachtung von Artenzahlen und Gesamtdeckung der epiphytischen Flechten und Moose ergibt daher keineswegs ein Bild, dass die Roteiche gegenüber der Stieleiche zu einem Rückgang der Epiphytendiversität führen würde. Im Gegenteil stehen die dickstämmigen Roteichen mit einem BHD > 40 cm, die in den meisten intensiv forstlich bewirtschafteten Waldbeständen in dieser Form in der Regel weitgehend fehlen, durch die höchsten Artenzahlen und durch eine besonders hohe Gesamtdeckung der Moose hervor (Abb. 7).

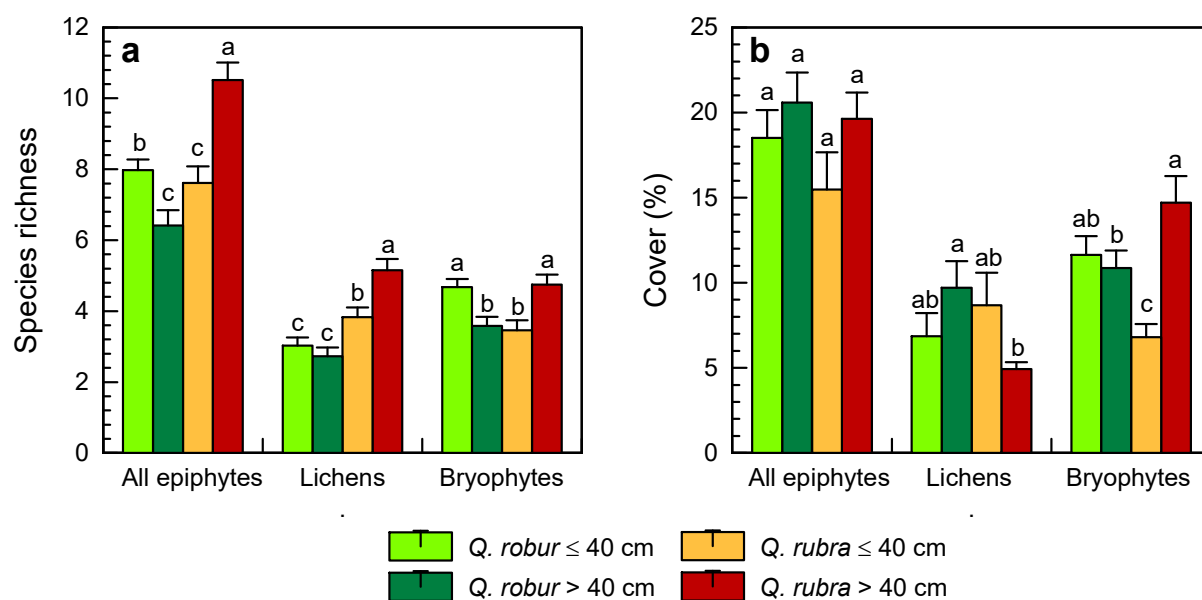


Abb. 7. (a) Artenreichtum (α -Diversität) und (b) mittlere Deckung aller epiphytischen Flechten und Moose sowie der Flechten und Moose allein auf miteinander im selben Waldbestand vergesellschafteten Stieleichen (*Quercus robur*) und Roteichen (*Quercus rubra*) mit einem BHD ≤ 40 cm und > 40 cm im Oberrheinland. Innerhalb einer Artengruppe (Flechten/Moose) in jeder Teilabbildung unterscheiden sich Mittelwerte mit gleichem Kleinbuchstaben nicht signifikant ($P \leq 0,05$; Duncan's Multiple Range Test, $df_{\text{model, error}} = 3, 158$).

Das oben skizzierte Bild bezüglich der Artendiversität epiphytischer Flechten und Moose ändert sich, wenn anstelle der Gesamtartenzahl und der Deckung der Flechten und Moose nur gefährdete Arten betrachtet werden (Abb. 8). Diese Muster werden ausschließlich von nach der Roten Liste der Flechten Deutschlands gefährdeten Arten getragen (Wirth et al. 2011), da keine Moosarten, die in deutschlandweit gefährdet sind (Caspari et al. 2018), nachgewiesen wurden.

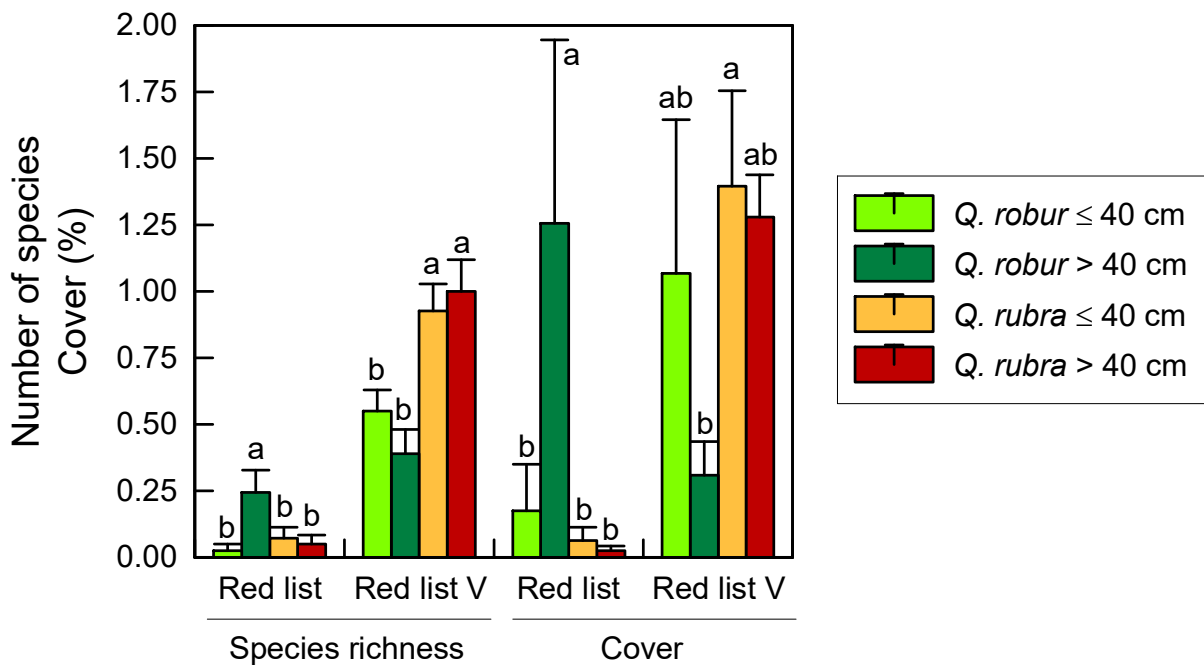


Abb. 8. Artenzahl und Deckung der im Rahmen der Untersuchung nachgewiesenen in Deutschland gefährdeten Epiphyten (Wirth et al. 2011; Caspari et al. 2018), die auf der Roten Liste Deutschlands als gefährdete Arten (Red list) aufgeführt sind oder als Arten der Vorwarnliste (Red list V) verzeichnet sind. Daten von miteinander im selben Waldbestand vergesellschafteten Stieleichen (*Quercus robur*) und Roteichen (*Quercus rubra*) mit einem BHD ≤ 40 cm und > 40 cm im Oberrheintal. Alle gefährdeten Arten und alle Arten der Vorwarnliste sind Flechten, da nur ungefährdete Moose nachgewiesen wurden. Innerhalb einer Gruppe in jeder Teilabbildung unterscheiden sich Mittelwerte mit gleichem Kleinbuchstaben nicht signifikant ($P \leq 0,05$; Duncan's Multiple Range Test, $df_{\text{model, error}} = 3, 158$).

Nach Wirth et al. (2011) gefährdeten Flechtenarten kamen auf dickstämmigen Stieleichen (BHD > 40 cm) sowohl in Hinblick auf die Artenzahl als auch auf die Deckung wesentlich häufiger als auf Roteichen ähnlicher Größe vor. Ebenso waren gefährdete Arten auf den dünnstämmigen (BHD ≤ 40 cm) Stiel- und Roteichen seltener als auf dickstämmigen Stieleichen (Abb. 8). Charakteristische gefährdete Flechten auf Stieleiche sind *Bactrospora dryina* (stark gefährdet) und *Dendrographa decolorans* (gefährdet), die typisch für Alteichenbestände des Oberrheintals sind. Auf der Roteiche waren hingegen schwächer gefährdete Arten der Vorwarnliste sowohl auf dünnstämmigen als auch auf dickstämmigen Bäumen häufiger als auf der Stieleiche. Der Unterschied zwischen Stiel- und Roteiche war bei der Artenzahl durchweg signifikant, bei der Deckung nur teilweise (Abb. 8). Typische Flechten auf Roteiche sind Arten, die bevorzugt auf glattrindigen Borken vorkommen und deswegen auch jüngere Bäume besiedeln. Diese Arten finden offensichtlich auch auf alten, dickstämmigen Roteichen bessere Lebensbedingungen als auf alten Stieleichen mit ihrer stärker tiefurchigen Borke. Bei den für die Roteiche typischen Flechtenarten der Vorwarnliste handelt es sich um *Alyxoria varia*, *Arthonia radiata*, *Graphis scripta*, *Opegrapha atra*, *O. vermicellifera*, *Physciella chloantha* und *Pseudoschismatomma rufescens*.

Wie aufgezeigt, konnten deutliche Einflüsse der Baumart, aber auch der Durchmesserklasse (BHD ≤ 40 cm und > 40 cm) auf die Diversität der epiphytischen Flechten und Moose im Allgemein und speziell für gefährdete Arten nachgewiesen werden. Es wurden zusätzlich auf allen Probebäumen auch Tree-Related Microhabitats (TreM) nach Kraus et al. (2010) kartiert (Abb. 9).

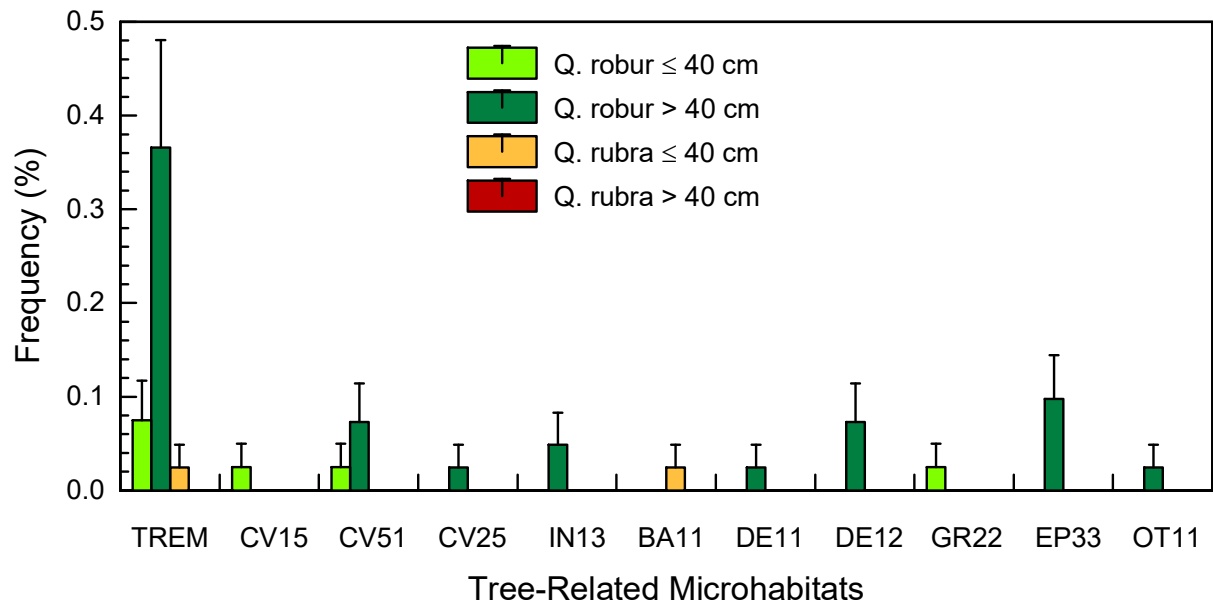


Abb. 9. Häufigkeit von Tree-Related Microhabitats (TreM) nach Kraus et al. (2010) auf miteinander im selben Waldbestand vergesellschafteten Stieleichen (*Quercus robur*) und Roteichen (*Quercus rubra*) mit einem BHD ≤ 40 cm und > 40 cm im Oberrheintal: TREM, Summe aller festgestellten TreM; CV15, mind. 3 Spechthöhlen; CV51, Bohrlöcher xylophager Insekten; CV25, halboffener Stammbereich; IN13, Borkenverluste auf 25–600 m² Fläche; BA11, abstehende Borke; DE11, sonnenexponierte freiliegende Bereiche (10–20 cm Durchmesser) abgestorbenen Holzes; DE12, sonnenexponierte freiliegende Bereiche (>20 cm Durchmesser) abgestorbenen Holzes; GR22, Wasserreiser; EP33, Rankpflanzen (Efeu); OT11, austretender Saftfluss. EP31 (epiphytische Moose) und EP32 (epiphytische Flechten) wurden zur Vermeidung von Zirkelschlüssen nicht berücksichtigt.

Das gehäufte Auftreten von TreM auf Stieleichen mit einem BHD > 40 cm (Abb. 9) fällt damit zusammen, dass auf diesen Bäumen die höchste Anzahl gefährdeter Epiphyten (genauer gesagt: gefährdeter Flechten) nachgewiesen wurde (Abb. 8). Der Vorkommensschwerpunkt von Arten der Vorwarnliste auf der Roteiche wird dagegen durch die TreM nicht widerspiegelt. Dies erklärt sich durch die Besiedlung glatter Rindenbereiche durch die betroffenen Arten. Die TreM besitzen also durchaus eine Indikatorfunktion für den Wert einer bestimmten Baumgruppe (in diesem Fall der Stieleichen mit einem BHD > 40 cm) für gefährdete Epiphyten. Sie sollten daher für die Auswahl von Habitatbäumen neben dem BHD weiterhin angewandt werden.

1.10. Schlussfolgerungen für die Integration der Projektergebnisse in die forstliche Praxis

Aus dem Projekt lassen sich einige klare Schlussfolgerungen und Empfehlungen für die Praxis ableiten:

1. Große, alte Bäume in den temperaten Wirtschaftswäldern Mitteleuropas besitzen einen hohen Wert für die Kohlenstoffspeicherung in der Waldbiomasse.
2. Habitatbäume dienen nicht nur dem Schutz der Biodiversität, sondern durch ihr hohes Speichervermögen für organischen Kohlenstoff auch dem Klimaschutz.
3. Es ist im Sinne des Klimaschutzes anzustreben, den Mindest-BHD von Habitatbäumen höher anzusetzen, als dies bisher der Fall ist (z. B. bei 40 cm), verbunden mit Anreizen möglichst dickstämmige Bäume als Habitatbaum auszuwählen.
4. Obwohl Baumhöhlungen ein typisches Merkmal großer, alter Bäume sein können, üben sie in den untersuchten bewirtschafteten temperaten Wäldern nur einen sehr geringen Einfluss auf die Kohlenstoffvorräte auf Bestandesebene aus.
5. Biomasseschätzungen auf der Grundlage von Bestandesinventuren (Stammdurchmesser, Baumhöhe) können zwar im Einzelfall die Biomasse einzelner Bäume aufgrund von Hohlräumen stark überschätzen, wirken sich aber auf Bestandesebene nur mit einem Schätzfehler von deutlich unter einem 1 % aus.
6. Die von Lutz et al. (2018) veröffentlichte Annahme, dass die 1 % größten Bäume etwa 50 % der oberirdischen Bestandesbiomasse stellen würden, lässt sich für bewirtschaftete Wälder in Mitteleuropa so nicht bestätigen. In der Analyse von Lutz et al. (2018) wurde dieses Ergebnis dadurch beeinflusst, dass Jungwuchs eines sehr geringen Sprossdurchmessers (Untergrenze 1 cm) in die Berechnung einbezogen wurde; bei einer höheren Untergrenze (in unserer Studie 7 cm), würde der Prozentsatz an Bäumen eines Bestandes, der benötigt wird, um 50 % der Biomasse zu erreichen, mit dem Datensatz von Lutz et al. (2018) ebenfalls höher sein.
7. Wenn man in Deutschland die 5 % größten Bäume der Wirtschaftswälder mit altem Baumbestand aus Buche, Eiche, Tanne, Fichte und Kiefer als Habitatbäume aus der Nutzung nimmt, erhält man, solange diese Bäume im Bestand vorhanden sind, ca. 15–30 % des Kohlenstoffs der oberirdischen Bestandesbiomasse (Tab. 7). Wählt man die 10 % größten Bäume aus, sind es ca. 25–50 % des Kohlenstoffs in der oberirdischen Baumbiomasse des Bestandes (Tab. 7).

Tab. 7. Anteil der 5 % oder 10 % größten Bäume eines Bestandes an dessen Kohlenstoffvorrat in der oberirdischen Baumbiomasse, basierend auf unseren Daten von Beständen mit den Hauptbaumarten *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Abies alba*, *Picea abies* und *Pinus sylvestris*.

	5% largest trees	10% largest trees
<i>Fagus sylvatica</i>	19%	33%
<i>Quercus robur</i>	30%	49%
<i>Abies alba</i>	18%	29%
<i>Picea abies</i>	14%	24%
<i>Pinus sylvestris</i>	15%	26%

Literatur:

- Aishan T, Jiang W, Cheng Q, Halik Ü, Betz F, Yusup A (2024) Quantitative diagnosis of internal wood damage in living trees and its relationship with soil physicochemical properties: The case of an endangered desert riparian forest in Xinjiang, NW China. *For Ecol Manag* 561:121880
- Albert K, Annighöfer P, Schumacher J, Ammer C (2014) Biomass equations for seven different tree species growing in coppice-with-standards forests in Central Germany. *Scand J For Res* 29:210-221
- Alberti G, Candido P, Peressotti A, Turco S, Piussi P, Zerbi G (2005) Aboveground biomass relationship for mixed ash (*Fraxinus excelsior* L. and *Ulmus glabra* Hudson) stands in Eastern Prealps of Friuli Venezia Giulia (Italy). *Ann For Sci* 62:831-836
- Annighöfer P, Mölder I, Zerbe S, Kawaletz H, Terwei A, Ammer C (2012) Biomass functions for the two alien tree species *Prunus serotina* Ehrh. and *Robinia pseudacacia* L. in floodplain forests of Northern Italy. *Eur J For Res* 131:1619-1635
- Asbeck T, Großmann J, Paillet Y, Winiger N, Bauhus J (2021) The use of tree-related microhabitats as forest biodiversity indicators and to guide integrated forest management. *Curr For Rep* 7:59-68
- Bartelink HH (1997) Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann Sci For* 54:39-50
- Basile M, Mikusiński G, Storch I (2019) Bird guilds show different responses to tree retention levels: a meta-analysis. *Glob Ecol Conserv* 18:e00615
- BMEL (2024) Der Wald in Deutschland. Ausgewählte Ergebnisse der vierten Bundeswaldinventur. Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft, Berlin
- Calvert J, Yatsko AR, Bresgi J, Cheesman AW, Cook K, Crowe J, Gambold I, Jones C, O'Connor L, Peter T, Russell-Smith P, Taylor E, Trigger B, Wijas B, Zanne AE (2024) Modelling internal stem damage in savanna trees: Error in aboveground biomass with terrestrial laser scanning and allometry. *Methods Ecol Evol* 15:1639-1652
- Cao M, Woodward FI (1998) Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change. *Glob Change Biol* 4:185-198
- Caspari S, Dürhammer O, Sauer M, Schmidt C (2018) Rote Liste und Gesamtartenliste der Moose (Anthocerotophyta, Marchantiophyta und Bryophyta) Deutschlands. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 70 (7):361-489
- Černý M (1990) Biomass of *Picea abies* (L.) Karst. in midwestern Bohemia. *Scand J For Res* 5:83-95
- Cienciala E, Černý M, Alptauer J, Exnerová Z (2005) Biomass functions applicable to European beech. *J For Sci* 51:147-154
- Cienciala E, Alptauer J, Exnerová Z, Tatarinov F (2008) Biomass functions applicable to oak trees grown in Central-European forestry. *J For Sci* 54:109-120
- Čihák T, Hlásny T, Stolariková R, Vejpusťková M, Marušák R (2014) Functions for the aboveground woody biomass in small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.). *Lesn Cas For J* 60:150-158
- Dittrich S, Hauck M, Jacob M, Rommerskirchen A, Leuschner C (2013) Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. *J Veg Sci* 24:675-687
- Dutká I, Zianis D, Petritan IC, Bragă CI, Stefan G, Yuste JC, Petritan AM (2020) Allometric biomass models for European beech and silver fir: testing approaches to minimize the demand for site-specific biomass observations. *Forests* 11:1136
- Emrich D, Gustafsson L, Kaufmann S, Hauck M (2025) Tree species identity modifies the efficiency of habitat tree retention for conserving epiphytes in temperate mountain forests. *For Ecol Manag* 585:122616
- Emrich D, Kaufmann S, Hauck M (2025) Selecting dominant or rare tree species as habitat trees: consequences for epiphyte diversity in temperate mountain forests. *Trees For People* 20:100807
- Flores-Moreno H, Yatsko AR, Cheesman AW, Allison SD, Cernusak LA, Cheney R, Clement RA, Cooper W, Eggleton P, Jensen R, Rosenfield M, Zanne AE (2024). Shifts in internal stem damage along a tropical precipitation gradient and implications for forest biomass estimation. *New Phytol.* 241:1047-1061
- Forrester DI, Tachauer IHH, Annighöfer P, Barbeito I, Pretzsch H, Ruiz-Peinado R, Stark H, Vacchiato G, Zlatanov T, Chakraborty T, Saha S, Sileshi GW (2017) Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *For Ecol Manag* 396:160-175

- Gutzat F, Dormann CF (2018) Decaying trees improve nesting opportunities for cavity-nesting birds in temperate and boreal forests: A meta-analysis and implications for retention forestry. *Int J Business Innov Res* 17:8616-8626
- Hauck M, Csapek G, Dulamsuren C (2023) The significance of large old trees and tree cavities for forest carbon estimates. *For Ecol Manag* 546:121319
- Hendel AL, Winiger N, Jonker M, Zielewska-Büttner K, Ganz S, Adler P, Braunisch V (2023) Bat habitat selection reveals positive effects of retention forestry. *For Ecol Manag* 531:120783
- Hilmers T, Friess N, Bässler C, Heurich M, Brandl R, Pretzsch H, Seidl R, Müller J (2018) Biodiversity along temperate forest succession. *J Appl Ecol* 55:2756-2766
- Holeksa J (2001) Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwiss. Centralbl.* 120:256-270
- IPCC (2013) *Climate change 2013: the physical science basis*. Cambridge University Press, Cambridge
- IPCC (2021) *Climate change 2021: the physical science basis*. Cambridge University Press, Cambridge
- Kaufmann S, Funck S-K, Paintner F, Asbeck T, Hauck M (2021) The efficiency of retention measures in continuous-cover forestry for conserving epiphytic cryptogams: a case study on *Abies alba*. *For Ecol Manag* 502:119698
- Jacob M, Bade C, Calvete H, Dittrich S, Leuschner C, Hauck M (2013) Significance of over-mature and decaying trees for carbon stocks in a Central European natural spruce forest. *Ecosystems* 16:336-346
- Jagodziński AM, Dydarski MK, Gęsikiewicz K, Horodecki P (2019) Tree- and stand-level estimations in a *Larix decidua* Mill. chronosequence. *Forests* 9:587
- Köster K, Metslaid M, Engelhart J, Köster E (2015) Dead wood basic density, and the concentration of carbon and nitrogen for main tree species in managed hemiboreal forests. *For Ecol Manag* 354:35-42
- Kraus D, Bütler R, Krumm F, Lachat T, Larrieu L, Mergner U, Paillet Y, Rydkvist T, Schuck A, Winter S (2016) *Catalogue of tree microhabitats – Reference field list*. European Forest Institute, Regional Office EFICENT, Freiburg, Germany
- Liepinš J, Jaunslaviete I, Liepinš K, Jansone L, Matisons R, Lazdinš A, Jansons Ā (2023) Effect of stem rot on wood basic density, carbon and nitrogen content of living deciduous trees in hemiboreal forests. *Silva Fennica* 57:23040
- Lindenmayer DB (2017) Conserving large old trees as small natural features. *Biol Conserv* 211:51-59
- Lindenmayer DB, Laurence WF (2017) The ecology, distribution, conserving and management of large old trees. *Biol Rev* 92:1434-1458
- Lutz JA, Larson AJ, Swanson ME, Freund JA (2012) Ecological importance of large-diameter trees in a temperate mixed-conifer forest. *PLOS One* 7:e36131
- Lutz JA, Furniss TJ, Johnson DJ et al. (2018) Global importance of large-diameter trees. *Glob Ecol Biogeogr* 27:849-864
- Luyssaert S, Schulze E-D, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law BE, Ciais P, Grace J (2009) Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455:213-215
- Muukkonen P (2007) Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe. *Eur J For Res* 126:157-166
- Muukkonen P, Mäkipää R (2006) Biomass equations for European trees: addendum. *Silva Fennica* 40: 763-773
- Pregitzer KS, Euskirchen ES (2004) Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Glob Change Biol* 10:2052-2077
- Rappa NJ, Staab M, Ruppert LS, Frey J, Bauhus J, Klein AM (2023) Structural elements enhanced by retention forestry promote forest and non-forest specialist bees and wasps. *For Ecol Manag* 529:120709
- Remm J, Löhmus A (2011) Tree cavities in forests – the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *For Ecol Manag* 262:579-585
- Stakėnas V, Varnagirytė-Kabašinskienė I, Sirgedaitė-Šėžienė V, Armolaitis K, Aramienė V, Muraškienė M, Žemaitis P (2020) Dead wood carbon density for the main tree species in the Lithuanian hemiboreal forest. *Eur J For Res* 139:1045-1055
- Storch I, Penner J, Asbeck T et al. (2020) Evaluating the effectiveness of retention forestry to enhance biodiversity in production forests of Central Europe using an interdisciplinary, multi-scale approach. *Ecol Evol* 10:1489-1509

- Suchomel C, Pyttel P, Becker G, Bauhus J (2012) Biomass equations for sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in aged coppiced forest in southwest Germany. *Biomass Bioenergy* 46:722-730
- Thomas SC, Martin AR (2012) Carbon content of tree tissues: a synthesis. *Forests* 3:332-352
- Turner M, Beer C, Santoro M, Carvalhais N, Wutzler T, Schepaschenko D, Shvidenko A, Kompter E, Ahrens B, Levick SR, Schmillius C (2014) Carbon stock and density of boreal and temperate forests. *Glob Ecol Biogeogr* 23:297-310
- Wirth V, Hauck M, Brackel W von, Cezanne R, de Bruyn U, Dürhammer O, Eichler M, Gnüchtel A, John V, Litterski B, Otte V, Schiefelbein U, Scholz P, Schultz M, Stordeur R, Feuerer T, Heinrich D (2011) Rote Liste und Artenverzeichnis der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 70 (6):7-122
- Wutzler T, Wirth C, Schumacher J (2008) Generic biomass functions for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Central Europe – predictions and components of uncertainty. *Can J For Res* 38:1661-1675
- Yatsko AR, Wijas B, Calvert J, Cheesman AW, Cook K, Eggleton P, Gambold I, Jones C, Russell-Smith P, Zanne AE (2025) Why are trees hollow? Termites, microbes and tree internal stem damage in a tropical savanna. *Funct Ecol* 39:770-782
- Zianis D, Muukkonen P, Mäkipää R, Mencuccini M (2005) Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. *Silva Fenn Monogr* 4:1-63

2. Verwertung

Die Ergebnisse unseres Projekts erlauben sehr klare Aussagen zu mehreren wissenschaftlichen und für die Anwendung in der forstlichen Praxis und im Klimaschutz relevanten Aspekten. Diese sollen sowohl der wissenschaftlichen Fachöffentlichkeit durch Publikation in englischer Sprache in begutachteten wissenschaftlichen Fachzeitschriften zugänglich gemacht werden als auch Anwendern im Forst- und Klimaschutzbereich in Form von deutschsprachigen Beiträgen.

Eine wesentliche Aussage aus dem Projekt ist, dass Biomasseinventuren auf der Grundlage von allometrischen Biomassefunktionen und ohne Berücksichtigung von Holzzersetzung im Stamminneren auch in Beständen mit überdurchschnittlich großen, alten Bäumen die Biomasse- und Kohlenstoffvorräte auf Bestandesebene in Wirtschaftswäldern in Deutschland nur geringfügig überschätzen.

Aus dem geringen Umfang der Holzzersetzung im Stamminneren resultiert, dass die Auswahl von besonders großen, alten Bäumen als Habitatbäume, die aus der Nutzung genommen werden, nicht nur dem Artenschutz, sondern auch dem Klimaschutz dient.

Wissenschaftlich ist die Erkenntnis bedeutsam, dass die Erkenntnis der viel beachteten Studie von Lutz et al. (2018), dass global die 1 % größten Bäume eines Waldbestandes 50 % der Bestandesbiomasse stellen, zum einen keine Gültigkeit für die Wirtschaftswälder in Deutschland besitzt und zum anderen aber auf einer angreifbaren Berechnungsmethodik beruht, da Lutz et al. (2018) in die Gesamtzahl der Bäume eines Bestandes auch sehr kleine Bäumchen aus dem Jungwuchs einberechnen, was den Prozentanteil der großen, alten Bäumen, die 50 % der Bestandesbiomasse bilden, an der Gesamtbaumzahl stark verringert.

Das Projekt liefert daher sehr grundlegende Ergebnisse, die sowohl wissenschaftlich als auch im angewandten Umfeld Beachtung finden werden.

An wissenschaftlichen Publikationen ist bereits eine Arbeit über die Untersuchungen zu den Kohlenstoffvorräten in der oberirdischen Biomasse von Eichenbeständen in *Forest Ecology and Management* erschienen (Hauck et al. 2023). Ein weiterer Artikel mit entsprechenden Ergebnissen zu Rotbuche, Fichte, Weißtanne und Waldkiefer wurde beim *Journal of Ecology* eingereicht und ist dort nach Revision in Begutachtung (Hauck et al., unpubl.). Zwei weitere Arbeiten sind geplant und sollen innerhalb eines Jahres zur Veröffentlichung eingereicht werden.

Im Anschluss an die Veröffentlichung in wissenschaftlichen Fachzeitschriften ist die deutschsprachige Publikation für Anwender geplant. Dabei soll eine synthetische Betrachtung des Wertes von Habitatbäumen für den Arten- und Klimaschutz erfolgen. Hierfür kann auch auf Ergebnisse aus dem DFG-Graduiertenkolleg (GRK 2123) ConFoBi (Conservation of Forest Biodiversity in Multiple-Use Landscapes of Central Europe) zurückgegriffen werden, an dem der Leiter dieses Projekts als Antragsteller beteiligt ist (Kaufmann et al. 2021; Emrich et al. 2025a, b).

3. Erkenntnisse von Dritten

Die für das Projekt gewählte Thematik ist ein aktuelles Forschungsthema. Dies zeigt sich darin, dass während des Vorhabens einige wissenschaftliche Arbeiten zum Themenbereich der Holzzersetzung im Stamminneren von Bäumen erschienen sind, die für das Vorhaben relevant sind. Allerdings waren darunter keine Arbeiten, die direkt die temperaten Wälder Mitteleuropas betreffen. Vielmehr wurden mit unserer Forschungsfrage verwandte Untersuchungen vor allem aus den Tropen und Subtropen publiziert. Flores-Moreno et al. (2024) untersuchten den Einfluss von Holzzersetzung im Innern von Stämmen lebender Bäume in Savannen und in tropischen Regenwäldern Nordost-Australiens. Während in den tropischen Regenwäldern die Bestandesbiomasse durch Holzzersetzung im Stamminneren um <3 % reduziert war, wurden in den Savannen Reduktionen um bis zu 30 % gegenüber der Biomasseschätzung nach der äußeren Form der Bäume gefunden. Ähnliche Werte fanden Calvert et al. (2024) ebenfalls in der Savanne Australiens. Der besonders starke Holzabbau im Innern von Savannenbäumen wurde vor allem auf Termitenfraß zurückgeführt (Yatsko et al. 2025). Aishan et al. (2024) fanden verbreitet Holzzersetzung im Stamminneren bei *Populus euphratica* in Auenwäldern in der Wüste des Tarim-Beckens in Xinjiang, Westchina, quantifizierten aber nicht die Bedeutung für die Biomasse.

4. Veröffentlichungen

Wissenschaftliche Veröffentlichungen (in Englisch):

Hauck M, Csapek G, Dulamsuren C (2023) The significance of large old trees and tree cavities for forest carbon estimates. *Forest Ecology and Management* 546:121319

Hauck M, Csapek G, Dulamsuren C (2025): Internal stem decay is not a major source of error for carbon stock estimates in managed temperate forests of Central Europe. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70116>

Wissenschaftliche Veröffentlichungen in Arbeit (auf Englisch):

1. Veröffentlichung der Ergebnisse zum Einfluss der Totholzzersetzung auf Kohlenstoffgehalt, Holzdichte und weitere Holzeigenschaften.
2. Veröffentlichung der Ergebnisse zur Epiphytendiversität auf Stiel- und Roteiche und Beziehungen zu Tree-Related Microhabitats (TreM)

Wissenschaftliche Veröffentlichungen in Arbeit (auf Deutsch):

3. Synergistischer Nutzen von Habitatbäumen für den Schutz von Biodiversität und Klima
4. Empfehlungen für die Auswahl von Habitatbäumen unter Berücksichtigung von Biodiversitäts- und Klimaschutz

Konferenzen:

Vortrag „The significance of large old trees and tree cavities for forest carbon estimates“

Gesellschaft für Ökologie (GfÖ), 52. Jahrestagung, Leipzig, 12.–16.09.2023

Session: Plant Carbon Allocation in a Changing Climate