

ZÜRCHER HOCHSCHULE FÜR ANGEWANDTE WISSENSCHAFTEN
DEPARTEMENT LIFE SCIENCES UND FACILITY MANAGEMENT
INSTITUT FÜR UMWELT UND NATÜRLICHE RESSOURCEN

**VERJÜNGUNGSPOTENZIAL IN KLEINFLÄCHIGEN ÖFFNUNGEN
MESOPHILER BUCHENWALD-GESELLSCHAFTEN**

Master Thesis

**von
Fabien Hildebrand**

MSc in Environment and Natural Resources
Vegetationsökologie
20.02.2020

Fachkorrektoren

Prof. Dr. habil. Dengler, Jürgen

Institut für Umwelt und Natürliche Ressourcen ZHAW, Schloss, 8820 Wädenswil

Dr. Billeter, Regula

Institut für Umwelt und Natürliche Ressourcen ZHAW, Schloss, 8820 Wädenswil

Dr. Scherrer, Daniel

Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf

Impressum

Schlagworte (keywords)

Landesforstinventar, Lücken, Lückendynamik, Naturverjüngung, Verjüngungsmuster, Verjüngungspotenzial, Störungen, Störungsregime

Zitiervorschlag

Hiltebrand Fabien, 2020. Verjüngungspotenzial in kleinflächigen Öffnungen mesophiler Buchenwaldgesellschaften. Master Thesis. Zürcher Hochschule für Angewandte Wissenschaften ZHAW, Wädenswil, 50 S.

Institutionen

ZHAW Zürcher Hochschule für Angewandte Wissenschaften
LSFM Departement Life Sciences und Facility Management
IUNR Institut für Umwelt und natürliche Ressourcen Grüental
Postfach, CH-8820 Wädenswil

und

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL)
Birmensdorferstrasse 111, 8903 Birmensdorf

Zusammenfassung

Kleinflächige Waldöffnungen (0.05 ha) sind ein integraler Bestandteil von Störungsregimes in temperaten Wäldern Europas, doch ihre Rolle bei der Zusammensetzung der Naturverjüngung ist neben anderen Faktoren wie dem Mutterbestand nicht klar. Die vorliegende Studie untersuchte, 1) inwiefern das Landesforstinventar der Schweiz (LFI) in der Lage war, deren Verjüngung abzubilden und 2) inwiefern die strukturellen Eigenschaften der Öffnung und des Mutterbestandes zum Verjüngungspotenzial beitragen.

In mittleren Buchenwäldern entlang der Schweizer Jurakette wurde mit einem Inventuransatz die Zusammensetzung und Ausdehnung der mit der Öffnung korrespondierenden Naturverjüngung (Verjüngungskegel) erfasst. Diese wurden mit den Verjüngungsdaten des (LFI) verglichen und für die Modellierung mit Daten zum Mutterbestand verknüpft. Schliesslich wurden in einem Multimodel-Inferenz-Ansatz die Effekte der strukturellen Eigenschaften der Öffnung und des Mutterbestands auf die Artgemeinschaft im Verjüngungskegel quantifiziert.

Es konnte gezeigt werden, dass die Abundanz und Artenvielfalt der Verjüngung in Öffnungen durch das LFI systematisch unterschätzt wurden. Ein überwiegender Teil der Verjüngung war direkter Einwuchs, während der Mutterbestand keinen Einfluss auf die Vielfalt im Verjüngungskegel hatte. Hingegen hatte die Öffnung einen eingeschränkten, aber positiven Effekt auf die Artenvielfalt und förderte zugleich die asymmetrische Konkurrenz. Artspezifische Modelle deuteten trotz niedrigem Erklärungsvermögen auf die überwiegende Bindung an Temperaturregime und Präsenz im Mutterbestand hin.

Es ist zu erwarten, dass die Grundrichtung der Waldentwicklung durch den direkten Einwuchs vorgegeben wird. Die grosse Zufälligkeit der Verjüngungsmuster bietet dennoch unerwartetes Potenzial an Entwicklungsmöglichkeiten und betont die Bedeutung eines aussagekräftigen Monitorings für ein besseres Verständnis der Walddynamik.

Schlagworte Landesforstinventar, Lücken, Lückendynamik, Naturverjüngung, Verjüngungsmuster, Verjüngungspotenzial, Störungen, Störungsregime

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Material und Methoden.....	5
2.1	Studiengebiet	5
2.2	Sampling-Design	7
2.3	LFI- und Feld-Daten	10
2.4	Statistische Analyse	12
3	Resultate.....	16
3.1	Kegel- vs. LFI-Aufnahmen.....	16
3.2	Kegelspezifische Modelle («Kegel-Modelle»)	20
3.3	Artspezifische-Modelle («Arten-Modelle»)	21
3.3.1	Absolute Abundanz («Abundanz-Modelle»).....	21
3.3.2	Relative Abundanz («Dominanz-Modelle»).....	22
3.3.3	Präsenz («Präsenz-Modelle»).....	23
4	Diskussion.....	27
4.1	Methodenvergleich	27
4.2	«Kegel-Modelle»	29
4.3	«Arten-Modelle»	30
4.4	Einflussfaktoren.....	32
4.5	Schlussfolgerungen und Ausblick	34
	Literaturverzeichnis.....	36
	Anhang.....	46

1 Einleitung

Gemeinhin wird davon ausgegangen, dass sich die klimatischen Umweltbedingungen in den temperaten Waldökosystemen Europas im Laufe einer Baumgeneration drastisch verändern werden (IPCC 2013). Verschiedentlich wurde auf den potenziellen Einfluss auf deren Vulnerabilität hingewiesen (Lindner et al. 2010; Bircher et al. 2015; Spathelf et al. 2015). Mangelnde Resilienz und Resistenz und die damit verbundenen Auswirkungen auf die Waldökosystemleistungen werden indes als Risiko betrachtet (Hanewinkel et al. 2013). Als Nutzniesser von Waldökosystemleistungen steht der Mensch vor neuen Herausforderungen (Hanewinkel et al. 2013). Die Unsicherheiten sind aber noch gross: Lindner et al. (2014) belegen eine klare Diskrepanz zwischen gegenwärtigen Beobachtungen und dem projizierten Einfluss des Klimawandels auf Waldökosysteme. Unter anderem wird dies auf die unzureichende Simulierbarkeit von klimatischen Extremereignissen als Störungsinitiator zurückgeführt, oder etwa von Störungen als solchen (Seidl et al. 2011; Lindner et al. 2014; Schmid et al. 2015). Neue Anhaltspunkte aus der empirischen Forschung sind deshalb weiterhin gefragt.

Im ökologischen Sinn gelten Störungen als räumlich und zeitlich diskrete Ereignisse, welche die Ressourcenverfügbarkeit und/oder die physikalische Umwelt von Artgemeinschaften disruptiv verändern (White und Pickett 1985). Ihre raumzeitliche Dynamik und die damit verbundenen Interaktionen sind für die Waldentwicklung bestimmend. Dieses sogenannte Störungsregime (vgl. Turner 2010) ist klimasensitiv und wird massgeblich von den erwarteten Veränderungen bei Extremwerten und der klimatischen Variabilität beeinflusst sein (Seidl et al. 2017). Störungen bieten jedoch unabhängig von ihrer Ursache auch neue Anpassungs-Chancen (Adaptions-Chancen) und können dahingehend als Katalysator wirken (Thom et al. 2017). Inwiefern dies der Fall ist, hängt von der Frequenz, Ausdehnung und Intensität ab (Thom et al. 2017). In Waldökosystemen sind Störungen oft mit einer Öffnung der Kronenschicht verknüpft. Nagel et al. (2014) zu Folge äussert sich eine mittelstarke Störung in Zentraleuropa durch eine Öffnung von 0.4 ha. Ein typisches Verteilungsmuster in weitgehend unberührten Buchenwäldern Zentraleuropas ist jedoch eine grosse Anzahl sehr kleiner Öffnungen mit einer exponentiellen Abnahme zu Öffnungen mittlerer Grösse (Schütz et al. 2016). Dabei bemisst sich die grosse Mehrheit der Öffnungen auf eine Fläche, die kleiner ist als 0.01 ha, während Öffnungen zwischen 0.02 und 0.05 ha insgesamt die grösste Fläche ausmachen (Kenderes et al. 2009). Entsprechend können Europas feucht-temperate Wälder als relativ störungsarm bezeichnet werden (Schütz et al. 2016). In der intensiv geführten Diskussion über das im Wandel begriffenen Störungsregime (vgl. Seidl et al. 2011; Lindner et al. 2014; Schmid et al. 2015; Seidl et al. 2017; Thom et al. 2017) fehlten bislang empirische Studien zur Rolle von kleinflächigen Störungen bei der Adaptionsfähigkeit von Wäldern. Dies obwohl gerade wegen den grossen Unsicherheiten eine Auseinandersetzung mit dem «störungsökologischen Normalfall» in temperaten Wäldern angezeigt wäre.

Dass Öffnungen einen ökologischen Schlüsselprozess für die Entwicklung einer neuen Baumgeneration (Naturverjüngung) einleiten, ist seit langem anerkannt (Grubb 1977; Denslow 1987). Die damit einhergehende erhöhte Ressourcenverfügbarkeit kann gegenüber überschirmter Jungbäumen wesentliche kleinstandörtliche Wachstumsvorteile mit sich bringen und für die Etablierung von Naturverjüngung entscheidend sein (ebd.). Das konzeptuelle Modell der so genannten Lücken-Dynamik («gap dynamics») ist demnach nicht neu (vgl. Watt 1947; Grubb 1977; Yamamoto 1992) und wurde im Waldkontext schon breit diskutiert (Yamamoto 2000; Muscolo et al. 2014). Unterdessen hat sich eine Vielzahl neuerer Studien mit den Beziehungen zwischen Waldöffnungen, Lichtverfügbarkeit und Verjüngungserfolg auseinandergesetzt (Muscolo et al. 2014; Zhu et al. 2014). Für die Dichte und das Artspektrum der aufkommenden Verjüngung in Öffnungen nahmen strukturelle Eigenschaften wie 1) Ausmasse, 2) topographischen Lage, 3) Lage innerhalb der Öffnung, aber auch 4) die Höhe des umgebenden Mutterbestandes eine tragende Rolle ein. Im Allgemeinen gestaltet sich Verjüngung in den Öffnungen gegenüber überschirmter Verjüngung als dichter und artenreicher (Zhu et al. 2014). Es wird davon ausgegangen, dass der erhöhte inter- und intraspezifische Konkurrenzdruck grundsätzlich bessere Adaptionsmöglichkeiten für das Waldökosystem als solches bietet (Schwinning und Kelly 2013). Während lichtbedürftige Arten bei einer Öffnung über 0.3 ha nicht mehr profitieren, gedeihen schattentolerante Arten auch unterhalb von 0.05 ha noch problemlos (Malcolm et al. 2001; Webster und Lorimer 2005). Dies führte denn auch oft zum Schluss, dass von derart kleinen Öffnungen mit eingeschränktem Artspektrum kaum Veränderungen zu erwarten seien (Klopčič et al. 2015). Welche Rolle die Artenzusammensetzung im umgebenden Mutterbestand für die realisierte Verjüngung in den Öffnungen spielt (direkter Einwuchs), wurde bislang kaum untersucht. Dies liegt unter anderem daran, dass die Öffnungen zumeist mit Transekt-Studien innerhalb und am Rande der Öffnungen selbst untersucht wurden (Schliemann und Bockheim 2011). Allerdings dürfte der Mutterbestand als Samenlieferant neben den strukturellen Eigenschaften von Öffnungen mitentscheidend sein.

Schliesslich sind Öffnungen auch integraler Bestandteil naturnahen Waldbaus. Diese Waldnutzungsform konnte sich in Zentraleuropa während den letzten Jahrzehnten im Kontext des nachhaltigen Waldmanagements verbreitet als Leitparadigma durchsetzen (Brang et al. 2014). Unter naturnahem Waldbau wird eine ganze Palette waldbaulicher Methoden verstanden, welche natürliche Störungsprozesse imitieren sollen und sich in entsprechenden Öffnungen äussern (ebd.). Mit Verweis auf Webster und Lorimer (2005) und Malcolm et al. (2001) empfehlen Brang et al. (2014) naturnahe Waldbausysteme, welche mit Öffnungen von 0.05 bis 0.5 ha arbeiten. Einen ähnlichen Weg einschlagend empfiehlt Schütz (1998) Öffnungen im Bereich von 0.1-0.2 ha zu etablieren, was in etwa einem Radius einer ein bis zweifachen Baumlänge entspricht. Im Hinblick auf die erwarteten klimatischen Veränderungen wurde verschiedentlich versucht zu erörtern, inwieweit es mit diesen Methoden möglich ist, Adaptionsstrategien zu verfolgen (Schütz 1999; Brang et al. 2014; Kern et al. 2017). Vorherrschend ist die Leitidee, das Mortalitätsrisiko ganzer Bestände zu minimieren, indem vorzugsweise über die Naturverjüngung und Jungwaldpflege möglichst arten- und strukturreiche Bestände etabliert werden (Allgaier Leuch et al. 2017). Ob dies einzig mit naturnahen Methoden zu bewerkstelligen sei,

ist nicht unumstritten, zumal Beobachtungen in der Praxis oft nicht mit den Erwartungen übereinstimmen (O'Hara 2015; Kern et al. 2017). Trotzdem gilt es, die Nutzung von Waldressourcen als Teil des Störungsregimes zu begreifen (Szabò und Hédi 2011; Bürgi et al. 2013). Verschieden Studien legen beispielhaft nahe, dass sich die Managementpraxis stärker auf die Artenzusammensetzung und Produktivität auswirken kann als Klimateffekte (Köhl et al. 2010; Kuchler et al. 2015). Dies dürfte insbesondere auch dann gelten, wenn klimatische Trends durch Adaptionsstrategien in der Managementpraxis vorweggenommen werden. Die genannten Aspekte unterstreichen letztlich den Forschungsbedarf zu Steuerungsmöglichkeiten auf Managementseite.

Zusammenfassend kann die Waldentwicklung in den temperaten Wäldern Europas nicht getrennt von der Verjüngungsdynamik in kleinflächigen Öffnungen ($A = 0.3$ ha) betrachtet werden. Der Einfluss ihrer strukturellen Eigenschaften auf die realisierte Naturverjüngung wurde in verschiedenen Kontexten erforscht. Dagegen fehlen weitgehend Kenntnisse darüber, inwieweit die Artgemeinschaft und Vorkommen vom Mutterbestand geprägt sind. Eine solche Beziehung würde einerseits eine neue Perspektive auf die Trägheit dieser Wälder bei ihrer Anpassung geben. Andererseits gäbe sie neue Anhaltspunkte für die Möglichkeiten, im Rahmen eines naturnahen Waldbaus Anpassungsstrategien zu verfolgen. Ist die Verjüngung beispielsweise überwiegend Resultat des umliegenden Bestandes (direkter Einwuchs), wären über lange Zeiträume kaum Veränderungen in der Artzusammensetzung des Folgebestandes zu erwarten. Die Diskrepanz zwischen Umweltbedingungen Standortangepasstheit würde damit wahrscheinlich wachsen. Wenn dagegen Klimafaktoren als Haupttreiber der Verjüngungsmuster in der Öffnung auftreten würden, wäre die Verjüngung weniger auf die lokalen Voraussetzungen und grossflächige Störungen angewiesen. Solche Überlegungen veranschaulichen, dass der Verjüngung je nach Rolle dieser Faktoren ganz ein ganz unterschiedliches Potenzial innewohnt, angepasste Waldstrukturen hervorzubringen. Mit diesem Ausblick ging die vorliegende Studie der Frage nach, inwieweit die genannten strukturellen Faktoren das Verjüngungspotenzial in den häufigsten Buchenwäldern der Schweiz beeinflussen.

Für vergleichbare Fragestellungen zur Naturverjüngung stützten sich einige Studien auf die Verjüngungsdaten von Landesforstinventaren. Zumeist dienen die Daten darin als Grundlage für die Projektion von Waldentwicklungs-Szenarien (Wohlgemuth et al. 2016), oder für die Abschätzung für Vorkommen und Menge von Naturverjüngung (Fortin und DeBlois 2007; Kolo et al. 2017; Poschenrieder et al. 2018). Grundsätzlich erlaubt das Landesforstinventar der Schweiz (LFI), die Beziehung zwischen Mutterbestand und Verjüngung herzustellen (Brassel und Lischke 2001, S. 79). Während der Mutterbestand in sogenannten Interpretationsflächen erfasst wird (IPF; = zu den LFI-Aufnahme-Plots konzentrische quadratische Flächen mit 50 m Kantenlänge), geschieht dies mit der Verjüngung in räumlich versetzten «Satelliten»-Aufnahmen. Jedoch erfassen sie Design-bedingt nicht zwangsläufig jene Verjüngungsgruppen, welche mit Waldöffnungen korrespondieren (sog. Verjüngungskegel) und daher verjüngungsökologisch relevant wären. Vereinzelt gibt es Hinweise auf solche Einschränkungen, welche sich in den Verjüngungsdaten durch die häufige Absenz vieler bestandesbildenden Arten äussern (Fortin und DeBlois 2007; Wohlgemuth et al. 2016; Poschenrieder et al. 2018) Vor diesem

Hintergrund war fraglich, ob das LFI die Naturverjüngung in Öffnungen adäquat abbilden konnte. Eine systematische Unterschätzung oder Überschätzung der Verjüngung durch Landesforstinventare hätte demnach auch Implikationen für die Befunde von jenen Studien, welche auf diesen Daten aufgebaut wurden. Aus diesem Grund wurde in dieser Studie ein neuer Ansatz zur Erfassung der Naturverjüngung in Öffnungen entworfen, der dann als weitere Fragestellung mit den Verjüngungsaufnahmen des LFI gegenübergestellt werden sollte. In Anlehnung an die einleitenden Ausführungen ging der Ansatz davon aus, dass die Eigenschaften der Verjüngungskegel mit den Eigenschaften der entsprechenden Öffnung verknüpft sind. Konsequenterweise bedeutete dies, dass in den Verjüngungskegeln sowohl Informationen zur Öffnung als auch zur «ökologischen Antwort» (der Verjüngung) enthalten sein mussten. Dementsprechend wurden die strukturellen Eigenschaften des Verjüngungskegels stellvertretend zu jenen der eigentlichen Öffnung verwendet, welche ausserdem relativ aufwändig zu erheben gewesen wären (Schliemann und Bockheim 2011).

Diese konzeptionellen Überlegungen veranlassten schlussendlich dazu, die Studie auf die Beobachtungen in den Verjüngungskegeln aufzubauen. Um ein vollständigeres ökologisches Bild zu erhalten, wurden die beiden Fragestellungen zum einen auf Ebene der Einzelart und zum anderen auf Ebene der Artgemeinschaft beleuchtet. Durch die enge Anlehnung an die Methoden des LFI fokussierte die Studie ökologisch auf die An- und Aufwuchsphase der Verjüngung (Düggelin und Keller 2017).

Die Studie verfolgte folglich zwei konkrete Ziele:

- 1) Erfassung der Verjüngung in den Verjüngungskegeln und deren statistische Gegenüberstellung zu den herkömmlichen Verjüngungs-Aufnahmen des LFI.
- 2) Quantitative Beschreibung von der Beziehung des Verjüngungskegels zur Artenzusammensetzung im Mutterbestand mit Hilfe von statistischen Modellen und «unter Konkurrenz» weiterer Faktoren.
 - a. Auf Ebene der Artengemeinschaft (Verjüngungskegel) als solchen, ausgedrückt durch seine Ähnlichkeit zum Mutterbestand, Artenvielfalt, Diversität und dem Ausmass des direkten Einwuchses
 - b. Auf Ebene der Einzelart ausgedrückt durch ihre Präsenz und Abundanz.

2 Material und Methoden

2.1 Studiengebiet

Die Studie wurde in den Wäldern des Schweizer Jura durchgeführt und erstreckte sich über die gesamte Gebirgskette von Nyon (VD; N 46.42, E 6.07) bis Aarau (AG; N 47.43, E 8.05) in Höhenlagen zwischen 450 und 1440 m ü.M. (Abb. 1). Bei der Jurakette handelt es sich prinzipiell um Aufschiebungen und -faltungen mesozoischer Sedimentdecken (Swisstopo 2019). Sie bilden ein Muttergestein, das hauptsächlich aus Kalken, Mergeln und Anhydriten besteht (Swisstopo 2019). Die Böden der untersuchten Standorte bestanden überwiegend aus basen- und skelettreichen Rendzinen von mittlerer Gründigkeit (< 70 cm) und wiesen eine hohe Durchlässigkeit auf (> 41 cm / Tag; Frehner et al. 2009; Leitgeb et al. 2013, S. 84). In niederen Lagen herrschen ozeanisch geprägte warmgemäßigte Klimate vor (Cfb nach Köppen-Geiger), welche in den höheren Lagen von feucht-kontinentalen Klimaten abgelöst werden (Dfb/Dfc nach Köppen-Geiger; Beck et al. 2018). In einem entsprechend typischen Bereich bewegen sich die mittleren Temperaturen (Abb. 2). Der mittlere Jahresniederschlag beläuft sich auf rund 1500 mm (1981-2010) und weist insbesondere im westlichen Teil des Juras kaum einen Jahrgang auf (MeteoSchweiz 2014).

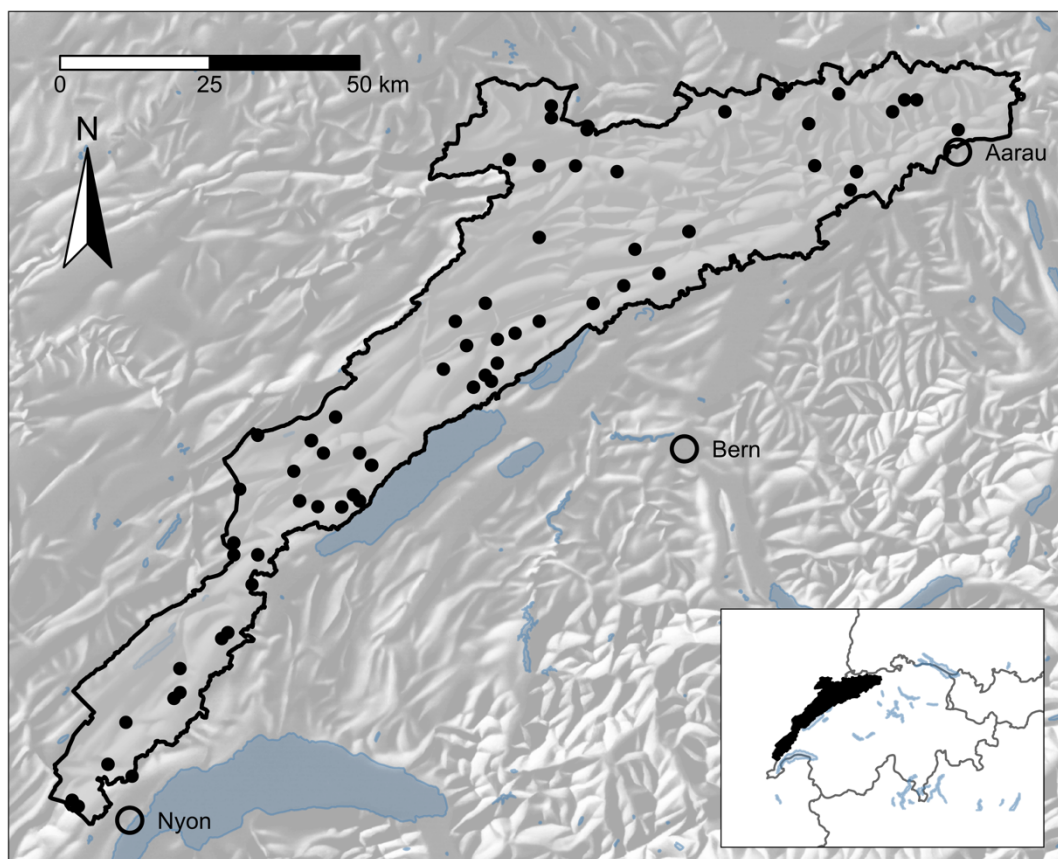


Abb. 1: Situationsplan des Untersuchungsgebietes mit der Abgrenzung der biogeografischen Region Schweizer Jura (Gonseth et al. 2001). Schwarze Punkte markieren die 63 Aufnahmestandorte (Karte adaptiert aus SwissTopo 2019).

Dem Klimagradienten folgend werden die tiefergelegenen sommergrünen Buchenmischwälder (*Fagetum*) des Juras allmählich von den Tannen-Buchen-Wäldern (*Abieti-Fagetum*) abgelöst (Frehner et al. 2009). Die ebenfalls vorkommenden Gebirgsnadelwälder in den höchsten Lagen des Juras waren nicht Teil der Studie. Von der gesamten Waldfläche werden ungefähr 90 % bewirtschaftet, 20 % davon selten (Abegg et al. 2014b). Die Bewirtschaftung erfolgt verbreitet und traditionell durch Waldbausysteme mit kleinflächigen Eingriffen und/oder langen Eingriffsturnusse.

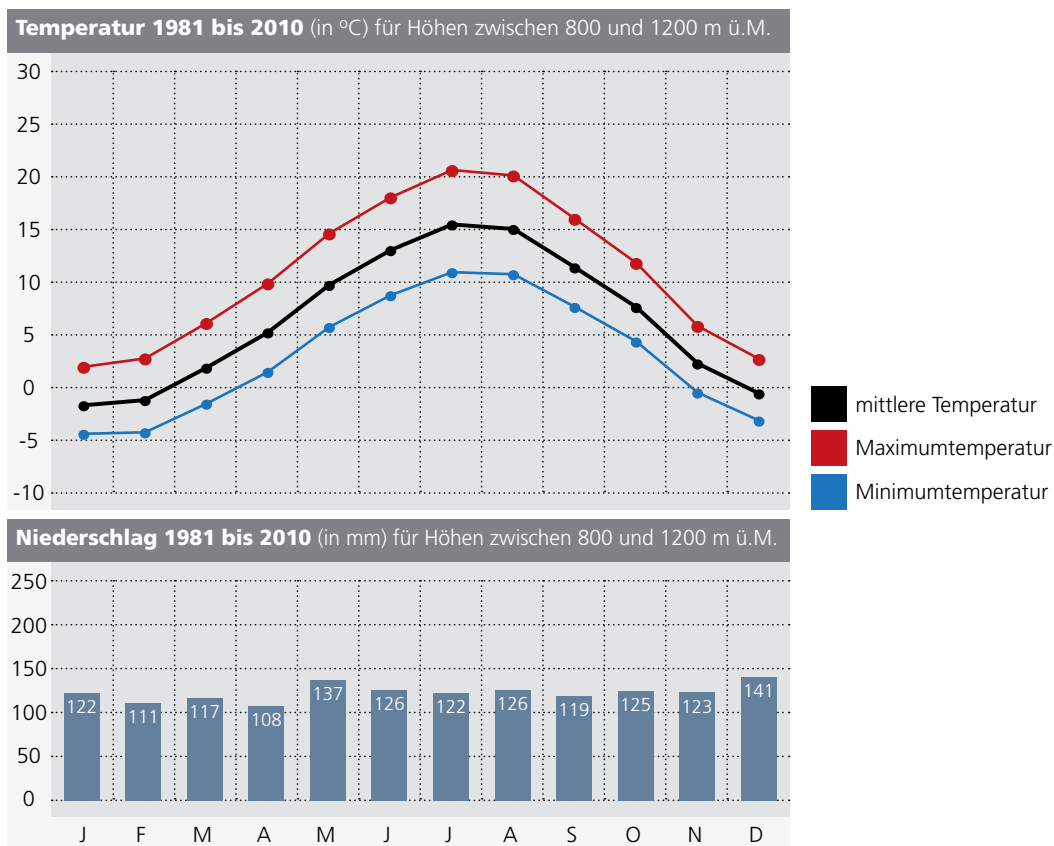


Abb. 2: Jahresgang der mittleren Monats-Temperaturen und -Niederschläge (1981-2010) für die biogeografische Region Schweizer Jura (übernommen aus MeteoSchweiz 2014). Bei den Minima und Maxima handelt es sich ebenfalls um langjährige Mittel. Die Werte wurden über das gesamte Gebiet für Höhen zwischen 800 und 1200 m ü.M. gemittelt.

2.2 Sampling-Design

Um standörtliche Faktoren weitestgehend zu kontrollieren, baute das Sampling-Design zunächst auf die Konzepte der biogeografischen Region (vgl. Gonseth et al. 2001) und der Pflanzensoziologie. Ihr Zweck bestand zum einen darin, an den Aufnahmestandorten möglichst vergleichbare Umweltbedingungen hinsichtlich Bodenbeschaffenheit und Wasserverfügbarkeit zu gewährleisten. Zum anderen sollten die häufigsten in der Schweiz vorkommenden Waldgesellschaften nach Ellenberg und Klötzli (1972; hier auch abgekürzt mit "EK") abgedeckt werden. Es handelte sich dabei um mesophile Gesellschaften, welche unterschiedlichen Höhenstufen zugeordnet werden und damit zugleich einen Höhengradienten abdecken (Tab. 1; Frehner 2019). Einteilung und Kartierung der Waldgesellschaften in den Untersuchungsflächen (LFI-Interpretationsflächen) basierten auf dem Schlüssel von Frehner et al. (2009). Eine detaillierte ökologische und floristische Beschreibung dieser Standorte finden sich in Keller et al. (1998) und Frehner et al. (2009).

Tab. 1: Die flächenmässig häufigsten Waldgesellschaften in der Schweiz und im Jura, welche für die vorliegende Studie gewählt wurden (aus Frehner 2019). Die Höhenstufen entsprechen den Vegetationsstufen von Frehner et al. (2009). Die Höhenangaben beziehen sich auf ihre mittlere Stufengrenzen in Metern über dem Meeresspiegel. Die EK-Nr. entsprechen den Nummern der Waldgesellschaften (Syntaxa) aus Ellenberg und Klötzli (1972).

Höhenstufe	EK-Nr	Syntaxon-Bezeichnung	Schweiz	Jura
Submontan 300-650 m ü.M.	7a	<i>Galio odorati-Fagetum typicum</i>	17.9 %	6.6 %
	9a	<i>Pulmonario-Fagetum typicum</i>	9.4 %	10.9 %
Untermontan 650-900 m ü.M.	12a	<i>Cardamino-Fagetum typicum</i>	15.5 %	31.6 %
Obermontan 900-1350 m ü.M.	18a/M	<i>Abieti-Fagetum typicum</i>	22 %	33.7 %

Schliesslich stützte sich die vorliegende Studie auf ein geschachteltes Sampling-Design (Abb. 3): Aus dem landweiten LFI-Inventurnetz wurden in der biogeografischen Region Jura für jede Höhenstufe (gem. Frehner et al. 2009, vgl. Tab. 1) 21 LFI-Interpretationsflächen ausgewählt, welche von einer der entsprechenden Waldgesellschaften besiedelt war. Innerhalb der Interpretationsfläche wurden je nach Verfügbarkeit maximal drei Verjüngungskegel angegangen und in deren Zentrum jeweils ein Probekreis angelegt. Zur Erhöhung der Erfolgsquote mussten die Interpretationsflächen nebenher Minimal Kriterien erfüllen (Tab. 2).

Die starke konkurrenzbedingte Ausdifferenzierung im Jugendalter geht mit Entmischungstendenzen in der Artzusammensetzung einher (vgl. Schütz 2002, S. 81). Deshalb musste die Wahl der Verjüngungskegel auf ein Maximalalter bzw. auf eine maximale Oberhöhe beschränkt werden. Daneben sollte damit die Wahrscheinlichkeit menschlicher Regulierung durch pflegerische Massnahmen zu minimiert werden (Tab. 2).

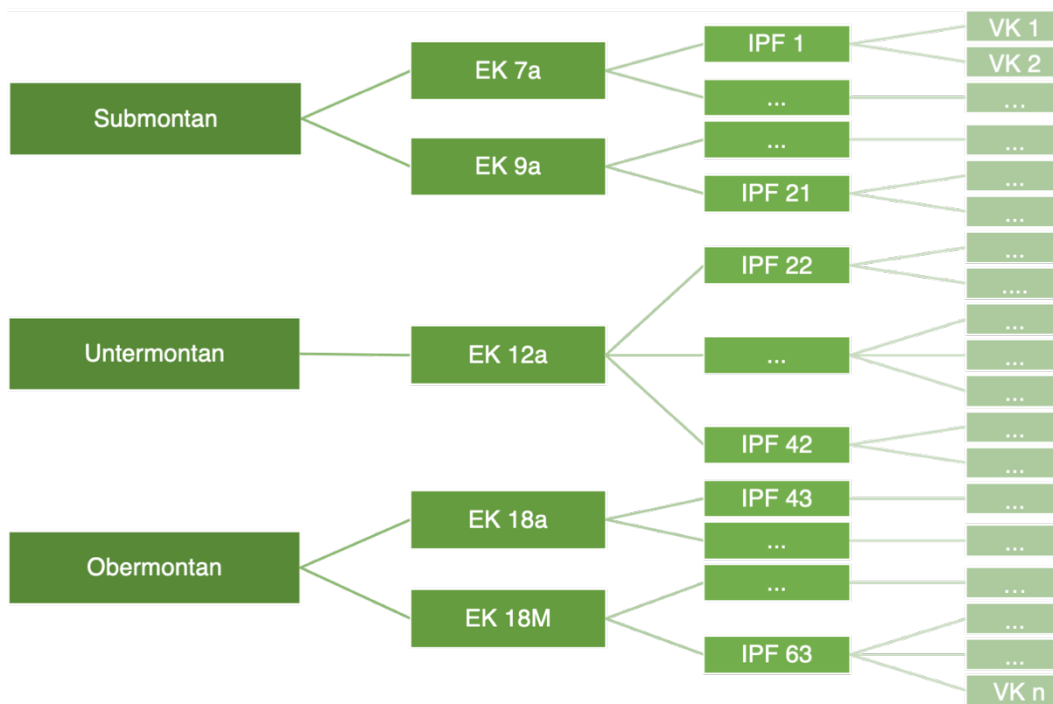


Abb. 3: Skizze des geschachtelten Sampling-Designs mit der Hierarchie (Farbtönung) der Faktoren Höhenstufe, Waldgesellschaft (Ellenberg und Klötzli 1972, EK mit Nummer), Interpretationsflächen (IPF) und Verjüngungskegel (VK).

Eingerichtet wurden die Probekreise nicht in den geometrischen, sondern «ökologischen» Zentren der Verjüngungskegel, die meist zum Zentrum der Öffnung versetzt sind (Stiers et al. 2019). Sie wurden als Schwerpunkt der drei grössten Individuen ungefähr gleichen Alters definiert. Dies basiert auf der Annahme, dass diese Individuen den meisten Lichtgenuss hatten und verjüngungsökologisch entsprechend zu den bedeutendsten gehörten.

Tab. 2: Kriterienkatalog zur Auswahl geeigneter Verjüngungskegel für die Einrichtung von Probekreisen. EK = Waldgesellschaft nach Ellenberg und Klötzli (1972); d_{dom} = Durchmesser der 100 höchsten Bäume in der Interpretationsfläche; h_{dom} = Oberhöhe = Höhe der 100 höchsten Bäume.

Hierarchische Ebene	Auswahl-Kriterien
Höhenstufe	<ul style="list-style-type: none"> • Submontan (EK 7a, 9a), Untermontan (EK 12a), Obermontan (EK 18a, 18M).
Interpretationsfläche	<ul style="list-style-type: none"> • Vollständige Bedeckung durch eine Waldgesellschaft • Keine Strassen und Waldränder (Randeffekte) • Mindestalter Mutterbestand ($d_{dom} > 30$ cm $h_{dom} > 20$ m)
Verjüngungskegel	<ul style="list-style-type: none"> • Keine Eingriffe durch die Waldbewirtschaftung • Oberhöhe Verjüngung < 5 m Alter von ca. 7-10 Jahren gem. Wohlgemuth und Kramer (2015) • Verjüngungskegel-Fläche $>$ Probekreisfläche

Abhängig von der vorgefundenen Verjüngungsstruktur (Abgrenzbarkeit und Verfügbarkeit) musste die Anlage der Probekreis-Zentren jedoch angepasst werden (Tab. 3). Die Probekreisfläche richtete sich nach den Verjüngungsdichten, welche in der Studie von Wohlgemuth und Kramer (2015) für 10-jährige, geräumte Sturmflächen im Mittelland eruiert wurden. Ihr gemäss wurde für den ungünstigsten Fall von einer Hektardichte von 6600 Individuen ausgegangen (Mittelwert - $1.96 \cdot \text{Standardfehler}$), wodurch für eine Mindestanzahl von 30 Individuen pro Aufnahme ungefähr 50 m² Fläche notwendig waren.

Tab. 3: Situationsspezifische Einrichtung der Probekreise in Abhängigkeit von der Verfügbarkeit und Abgrenzbarkeit von Verjüngungskegeln.

Fall	Anlage der Probekreisfläche
Verjüngungskegel vorhanden (Regelfall)	Probekreiszentrum = Verjüngungskegel-Zentrum
<i>Keine Verjüngungskegel vorhanden</i>	Probekreis im LFI Plot-Zentrum (= Interpretationsflächen-Zentrum) und Probekreis im Zentrum des nächstgelegenen Verjüngungskegels: Back-up-Lösung für allfälligen Vergleich von Verjüngung unter Schirm vs. Verjüngung unter Öffnung (kam nicht zum Tragen).
<i>Offener Bestand</i> mit flächiger Verjüngung	Zwei Probekreise, jeweils 12.5 m nördlich und südlich des LFI-Probekreis zentrums

Dies entsprach einem Probekreisradius von 4 m und wich vom Aufnahmestandard des vierten Erhebungsturnus des LFI (LFI 4) ab, bei dem je nach Entwicklungsstufe 2.5 m (für Baumhöhen bis 130 cm) beziehungsweise 5 m Radien (für Baumhöhen ≥ 130 cm) angewendet wurden (Düggelin und Keller 2017).

2.3 LFI- und Feld-Daten

Daten zur Artzusammensetzung in der Kronenschicht des Mutterbestandes und zur Verjüngung in den «Satelliten»-Plots waren bereits im Rahmen des vierten Erhebungsturnus des Landesforstinventars erhoben worden (LFI 4; Abegg et al. 2014c, Tab. 4). Entsprechend reduzierten sich die Feldaufnahmen in erster Linie auf die Artzusammensetzung in den Probekreisen und die Ausdehnung des Verjüngungskegels. Die Aufnahmeperiode erstreckte sich vom 24.06. bis 31.07.2019. Insgesamt wurden 124 Verjüngungskegel aufgenommen.

Tab. 4: Verwendete Geodaten und Bestandesdaten aus dem LFI 4. «Bezug» meint jeweils die Bezugsgrösse, auf welche sich die Daten beziehen (IPF = Interpretationsfläche; Satellit = Satelliten-Flächen für die Verjüngungsaufnahmen). MID-Nummern = Merkmals-Nummern gemäss Feldaufnahme-Anleitung des LFI 4 (Düggelin und Keller 2017). DHM 25 = digitales Höhenmodell mit einer Auflösung von 25 m.

Domäne	Inventurcode / Beschreibung	Bezug	Quelle
Terrain	Hangneigung auf Basis DHM 25	Kegel	(Swisstopo 2007)
	Exposition auf Basis DHM 25	Kegel	.
	Meereshöhe auf Basis DHM 25	Kegel	.
Bestand	MID 857 Bestandesoberhöhe	IPF	(Düggelin und Keller 2017)
	MID 243 Artmächtigkeiten in Hauptschicht	IPF	.
	MID 270 Artmächtigkeiten in Verjüngung	Satellit	.
	MID 118 Klasse in Satelliten-Verjüngung	Satellit	.
	MID 507 Baumart in Satelliten-Verjüngung	Satellit	.
Standort	Standortstypen gemäss Frehner et al. (2009)	IPF	(Frehner 2019)

Die Verjüngungsaufnahmen bestanden in der Aufnahme der «Rooted presence» durch Auszählung der Individuen nach Baumart und Entwicklungsstufe (siehe Abb. 4) gemäss Methode des LFI 4 (Düggelin und Keller 2017). Umfasste die Auszählung eines Quadranten mehr als 30 Zählungen pro Art, Entwicklungsstufe und Verbissintensität, beschränkte sich die Auszählung auf den Quadranten. Jedoch nur sofern in den restlichen Quadranten vergleichbare Dichten vorherrschend waren. Die Aufnahme der Verbissintensität am letztjährigen Leit-Trieb nach Kupferschmid et al. (2019) wurde methodisch nicht weiter verfolgt. Der Probeflächenradius wurde mit Hilfe eines Ultraschall-Distometers (Haglöff Vertex IV) eingehalten.

Als Annäherung zur Dimension der Öffnung wurde die Verjüngungskegel-Fläche geschätzt. Sie wurde mit einer Ellipse angenähert, wofür die Abmessungen der Halbachsen (Distanz Kegelrand zum Kegelmittelpunkt) mit einem Ultraschall-Distometer (Haglöff Vertex IV) aufgenommen wurden. Die Abgrenzung erfolgte visuell und am Übergang zur abrupten Abnahme an Vegetationsdichte, spätestens aber wenn keine Wirkung von der korrespondierenden Öffnung zu erwarten war. Als Annäherung zum Alter der Verjüngung diente die maximale Höhe des Verjüngungskegels. Ausreisser, welche sich in ihrer Dimension deutlich vom Gros der Verjüngung abhoben, wurden ignoriert (z.B. grosser Baum am Probekreis-Rand).

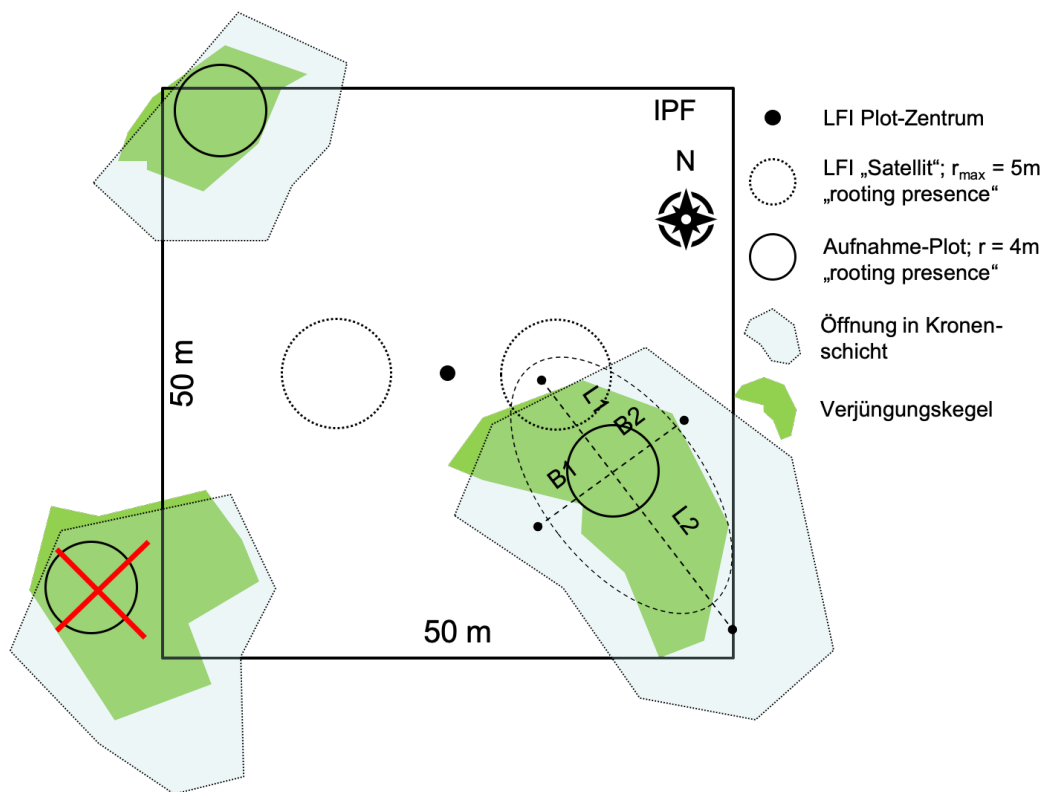


Abb. 4: Situationskizze der Feldaufnahmen in der Interpretationsfläche (IPF) des LFI: Schematisch dargestellt die Schätzung der Verjüngungskegelfläche mit den Halbachsen L1, L2 für die Längenausdehnung und B1, B2 für die Ausdehnung in der Breite, welche als solche im Feld aufgenommen wurden. Wenn das Zentrum des Verjüngungskegels sich ausserhalb der Interpretationsfläche befunden hat, wurde der Verjüngungskegel nicht aufgenommen.

Weitere, dokumentarische Daten wie beispielsweise Position der Verjüngungskegelzentren (Differenzial-GPS), Güte der Abgrenzbarkeit der Verjüngungskegel, Jahre seit dem letzten Eingriff im Mutterbestand (zum Abgleich mit LFI-Erhebungen) sowie standörtliche Besonderheiten wurden als Kopfdaten erfasst (vgl. Anhang; Tab. 17).

2.4 Statistische Analyse

Die statistischen Analysen für den Methodenvergleich und die Modellierung bauten auf denselben Zielvariablen auf (Tab. 5). Auf der Skala des Verjüngungskegels wurde die Artenvielfalt als Mass an ökologischen Auswahl- und «Handlungsmöglichkeiten» (Opportunitäten) aufgefasst. Mit dem Diversitäts-Index nach Simpson (1949) wurde die Dominanz der Arten mitberücksichtigt. Die Unähnlichkeit wurde als Indikator dafür verwendet, wie direkt die Zusammensetzung des Mutterbestandes im Verjüngungskegel umgesetzt werden konnte. Als ähnliches, aber weniger strukturspezifisches Mass wurde der direkte Einwuchsgrad eingeführt. Dieser diente implizit dazu, den Anteil «fremder» Arten, d.h. von Arten ausserhalb des hier definierten Bestandes (= Interpretationsfläche) zu erfassen. Auf Skala der Einzelart wurden die Buche (*Fagus sylvatica*), Fichte (*Picea abies*), der Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), die Tanne (*Abies alba*), Esche (*Fraxinus excelsior*) und die Eichenarten (*Quercus* spp.) betrachtet.

Tab. 5: Verwendete Zielvariablen für den Methodenvergleich und für die Modelle. Das Kürzel BA (= Baumart) wurde in den Resultaten mit einem entsprechenden Kürzel für die jeweilige Baumart ersetzt (siehe Tabellen Kap. 3). K = Verjüngungs-Kegel, [n] = Zählungen, [tsd ha⁻¹] = tausend Individuen pro Hektare.

Skala	Zielvariable	Beschreibung	Einheit
Kegel	Sp_K	Artenvielfalt	[n]
...	$H_{simp,K}$	Diversitätsindiz nach Simpson (1949)	[-]
...	D_{bc}	Dissimilarität nach Bray und Curtis (1957).	[-]
...	deg_{TR}	Direkter Einwuchsgrad als Anteil der Arten im Verjüngungskegel, die auch im Mutterbestand vorkommen.	[-]
Art	$BA_{Abs,K}$	Absolute Abundanz einer Baumart im Verjüngungskegel. Musste zur Vergleichbarkeit auf Hektardichte hochgerechnet werden.	[tsd ha ⁻¹]
...	$BA_{Dom,K}$	Relative Abundanz einer Baumart im Verjüngungskegel als Anteil der Abundanz der Art an der gesamten Abundanz	[%]
...	$BA_{Pre,K}$	Präsenz einer Baumart im Verjüngungskegel	[0,1]

Für den Methodenvergleich zwischen der LFI- und der hier vorgestellten Aufnahmemethode (Fragestellung 1) wurden die Zielvariablen, welche aus den Aufnahme-Methoden resultierten, für jede Höhenstufe separat verglichen (Ausnahme: Präsenz-Daten). Wegen der fehlenden Varianzhomogenität über alle Höhenstufen hinweg wurden die Unterschiede mit einem paarweisen Wilcoxon-Test getestet (mit Bonferroni-Korrektur; Signifikanzniveau $\alpha = 0.05$).

Für die Modellierung (Fragestellung 2) wurden die Zielvariablen einem Prädiktoren-Set an Parametern zu Klima, Artstruktur im Mutterbestand und Struktur im Verjüngungskegel in Beziehung gesetzt (Tab. 6). Wegen den unterschiedlichen Entwicklungsstadien der untersuchten

Verjüngungskegel konnten keine adäquaten Klimavariablen zu Temperatur und Niederschlag verwendet werden (Wilcox et al. 2016; Suggitt et al. 2017). Stattdessen wurde das Temperaturregime mit dem Höhengradienten mit einem delta von 1000 m angenähert (De Frenne et al. 2013). Daneben diente ein Heat Load Index (HLI; vgl. Tab. 6) dazu, um mit der potenziellen Strahlungsintensität zusätzlich die kleinstandörtlichen Gegebenheiten abzubilden, welche mit der Topographie verbunden sind (vgl. He et al. 2017). Die Niederschlagsempfindlichkeit der Verjüngung in temperaten Wäldern ist noch immer eine offene Frage (Zeppel et al. 2014). Die Verjüngungskegel repräsentierten eine kurze Zeitperiode, weshalb nicht von niederschlagsbedingten Unterschieden in der Zusammensetzung ausgegangen wurde (Wilcox et al. 2016). Die Studie beschränkte sich auf mesische Standorte mit vergleichbarer Wasserverfügbarkeit. Aufgrund der relativ geringen regionalen Niederschlagsunterschieden ging man in Anlehnung an Rodgers et al. (2018) davon aus, dass die Sensitivität zu gering war um neben den anderen Faktoren ein entsprechendes Signal festzustellen zu können.

Tab. 6: Verwendetes Prädiktorenset für die verwendeten Modelle. «K» und Kegel = Verjüngungskegel; [m.ü.M.] = Meter über dem Meeresspiegel; [n] = Zählungen. B steht für Mutterbestand.

Gruppe	Prädiktor	Beschreibung	Einheit
Klima	<i>Elev</i>	Meereshöhe (Proxy für Temperaturregime)	[m ü.M]
Klima	<i>HLI</i>	Heat Load Index nach McCune und Keon (2002; Proxy für Strahlungsintensität).	[-]
Kegel	A_K	Verjüngungs-Kegelfläche	[m ²]
Kegel	$r_{h/b}$	Verhältnis Minimaldurchmesser des Kegels zur Oberhöhe des Mutterbestandes (Malcolm et al. 2001)	[-]
Kegel	$h_{K,max}$	Kegelhöhe (Proxy für Alter der Verjüngung)	[m]
Bestand	Sp_B	Artenvielfalt im Mutterbestand	[n]
Bestand	H_B / Dom_B	Je nach Modell Diversitäts-Index oder Deckungsgrad der entsprechend Baumart im Mutterbestand	[...]

Die Effektgrößen wurden in einem Multi-Model-Inferenz Ansatz errechnet, wobei die Waldgesellschaften und Interpretationsflächen als *random intercept* miteinbezogen wurden, um das Sampling-Design statistisch abzubilden (vgl. Abb. 3; jeweils einzeln und beide zusammen)(Schielzeth und Nakagawa 2013). Sofern die *random intercepts* nicht zur Performanz eines minimal adäquaten Modells beitrugen, wurde darauf verzichtet. Abgesehen von den Präsenzen, welche mit logistischen Modellen modelliert wurden, kamen ausschliesslich (gemischte) lineare Modelle zur Anwendung (Tab. 7). Im Fall von Zähldaten wurde mit Hektardichten gearbeitet, wodurch Modelle aus der Poisson und negativ-binomialen Verteilungsfamilie nicht mehr notwendig waren (Warton et al. 2016). Abgesehen davon liessen sich durch die starke Streuung der Daten keine komplexere Modellannahmen rechtfertigen bzw. musste

nicht zwingend von einer groben Verletzung der Voraussetzungen parametrischer Tests ausgegangen werden. Demnach wurden lineare Modelle (L[M]M) wie auch logistische Modelle (GL[M]M) mit und ohne gemischte Effekte gerechnet. Eine detaillierte tabellarische Beschreibung der Variablen findet sich aufgrund der Grösse in der Tab. 18 im Anhang.

Tab. 7: Regressionsgleichungen der vollständigen Modelle vor Durchführung der Multimodel-Inferenz. ε ist der zu minimierende Fehler-Term. Nicht aufgeführt sind die ebenfalls berücksichtigten *random intercepts*. In den aufgeführten Verteilungsfamilien wurden die Link-Funktionen identity (Gauss) logit (binomial) verwendet. Für die Erklärung der Abkürzungen wird auf die Tab. 5 und Tab. 6 verwiesen.

Zielvariable	Prädiktoren	Verteilungsfamilie
$H_K \sim$	$Elev + HLI + A_K + r_{h/b} + h_{K,max} + Sp_B + \varepsilon$	Gauss
$H_K \sim$...	Gauss
$D_{bc.} \sim$...	Gauss
$deg_{TR.} \sim$...	Gauss
$BA_{Abs,K} \sim$	$Elev + HLI + A_K + r_{h/b} + h_{K,max} + Dom_B + \varepsilon$	Gauss
$BA_{Dom,K} \sim$...	Gauss
$BA_{Pre,K} \sim$...	Binomial

Durchgeführt wurde Multimodel-Inferenz-Ansatz mit der «*MuMIn*»-Library (Bartoń 2019) in der Statistik-Software R (RCoreTeam 2019). Zur Vermeidung von Multikollinearitätsproblemen wurden jene Prädiktoren mit einem Paersons-Korrelationskoeffizienten (Pearson 1895) von $|r| > 0.6$ ausgeschlossen. Damit die Effektgrössen später verglichen werden konnten, wurden diese vorgängig zentriert und auf eine Standardabweichung skaliert (Schielzeth 2010).

Bewertet wurde die Performanz der Kandidaten-Modelle mit dem Akaike Informations Kriterium mit Korrektur für kleine Stichproben ($AICc$). Aus den besten Kandidaten-Modellen mit $\Delta AICc \leq 2$ wurden die Effektgrössen jeweils entsprechend ihrer Gewichtung zum finalen Modell gemittelt. Die Modelle wurden jeweils auf *overdispersion* und *zero inflation* getestet (Hartig 2019). Zusätzlich zu den Effektgrössen wurde für den jeweiligen Prädiktor die *relative variable importance* (RVI) dokumentiert. Obwohl nicht ganz unumstritten, erfasst sie die Bedeutung eines Prädiktors entsprechend seiner Häufigkeit und seines Erklärungsvermögens in den Kandidatenmodellen von null bis eins (Galipaud et al. 2017).

Abhängig von der zugrundeliegenden Verteilungsfamilie wurden für die Modellgüte des finalen Modells verschiedene Metriken verwendet: Für Modelle basierend auf der Binomialverteilung wurde die Modellqualität mit dem AUC -Wert (= «Area Under the Curve») bewertet (Fawcett 2006; implementiert in der Erweiterung $pROC$ von Robin et al. 2011). Für die übrigen Modelle wurde das Mass der erklärten Varianz mit Hilfe von Pseudo- R^2 quantifiziert. Generalisierte gemischte lineare Modelle (GLMM) wurden dabei nach dem Pseudo- R^2 (pR_c^2 für *fixed effects*; pR_M^2 für das gesamte Modell) nach Nakagawa et al. (2017) bewertet (implementiert in der Erweiterung *MuMIn*; Bartoń 2019), während die Güte der generalisierten linearen Modelle (GLM) mit dem Pseudo- R^2 (pR_Z^2) nach Zhang (2016) bemessen wurde (implementiert in der

Erweiterung *rsq*; Zhang 2018). Darüber hinaus erfolgte bei den vielversprechendsten Modellsätzen eine 5-fache Kreuzvalidierung, die 200 mal wiederholt wurde (implementiert in der Erweiterung *caret*; Kuhn et al. 2019).

3 Resultate

3.1 Kegel- vs. LFI-Aufnahmen

Im Allgemeinen war die Streuung in den Verjüngungskegeln (G-Plots) wesentlich grösser als in den LFI-Satelliten-Plots (S-Plots; Abb. 5). Sowohl die Abundanz als auch die Artenvielfalt war in den G-Plots signifikant höher. Gegenüber den S-Plots zeigten die G-Plots entlang der Höhenstufen ein signifikant höheres Verjüngungsaufkommen in der obermontanen Stufe auf. Weder bei der Diversität nach Simpson noch beim direkten Einwuchsgrad konnten zwischen den Aufnahmemethoden statistisch bedeutsame Unterschiede festgestellt werden (vgl. Anhang; Abb. 12). Auch in ihrer Ähnlichkeit zum Mutterbestand unterschieden sich die G-Plots und S-Plots kaum (Abb. 6).

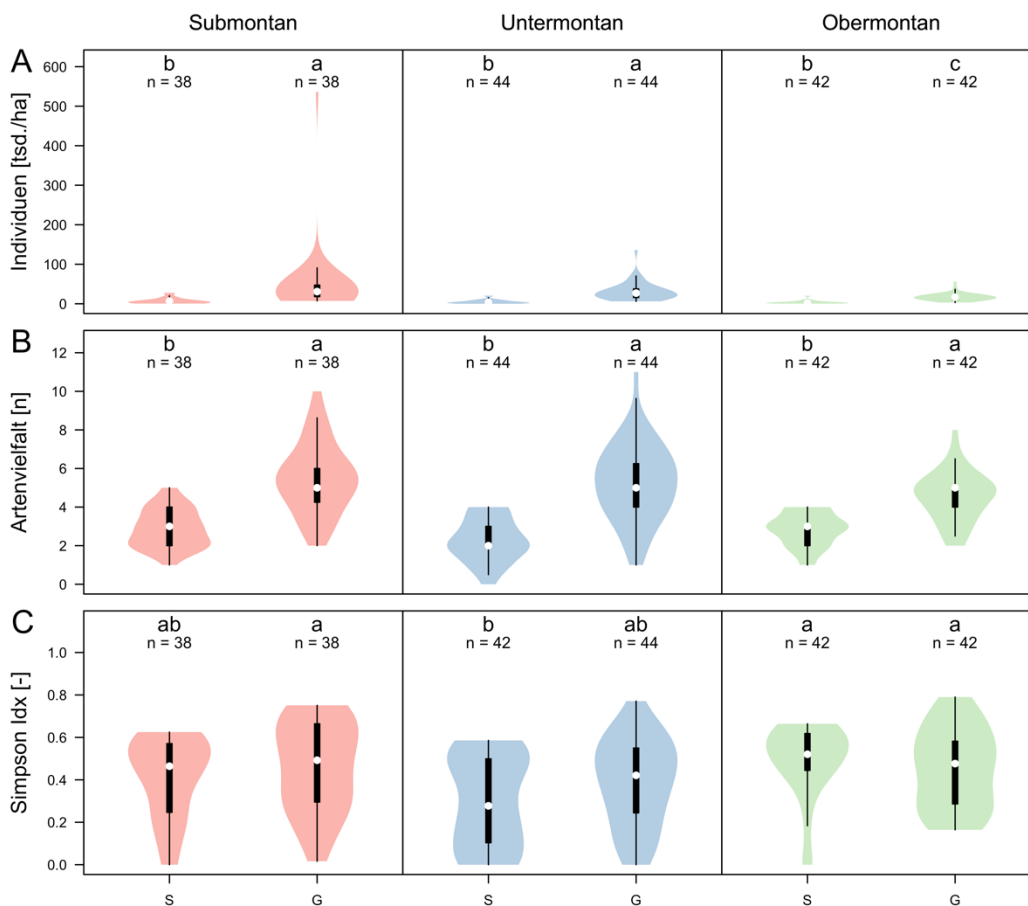


Abb. 5: Violin-Plots für A) Totale Anzahl Individuen pro Hektare, B) Artenvielfalt und C) Diversitäts-Index nach Simpson (1949) nach Höhenstufe. Je grösser der Simpson-Index, desto diverser die Gemeinschaft. Die Kürzel in der y-Achse stehen für S = LFI-Satelliten-Plot, G = Verjüngungskegel. Die Buchstabenkombinationen stehen für statistisch homogene Gruppen, wobei Kombinationen mit komplett unterschiedlichen Buchstaben einen signifikanten Unterschied darstellen (paarweiser Wilcoxon-Test mit Bonferroni-Korrektur; $\alpha = 0.05$). Weisse Punkte stellen den Median dar, die dicken Balken repräsentieren 50 % der Daten und die Linien die Spannweite zwischen Maxima und Minima.

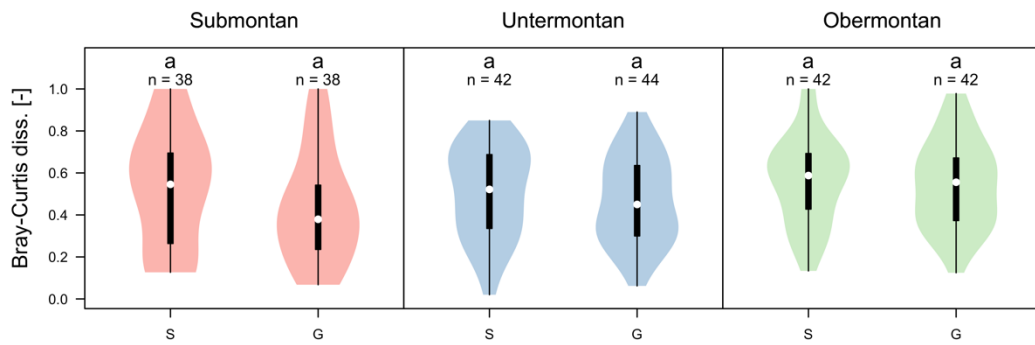


Abb. 6: Violin-Plots zur Unähnlichkeit nach Bray und Curtis (1957) zum Mutterbestand nach Höhenstufe. Je kleiner der Wert, desto ähnlicher sind sich die Gemeinschaften. Die Kürzel in der y-Achse S = LFI-Satelliten-Plot, G = Verjüngungskegel. Die Buchstabenkombinationen stehen für statistisch homogene Gruppen, wobei Kombinationen mit komplett unterschiedlichen Buchstaben einen signifikanten Unterschied darstellen (paarweiser Wilcoxon-Test mit Bonferroni-Korrektur; $\alpha = 0.05$). Weisse Punkte stellen den Median dar, die dicken Balken repräsentieren 50 % der Daten und die Linien die Spannweite zwischen Maxima und Minima.

In der submontanen und obermontanen Höhenstufe konnten in den G-Plots für alle typischen Arten signifikant höhere Abundanzen festgestellt werden (Abb. 7). Besonders markant waren die Unterschiede bei der Tanne im Allgemeinen und bei den Eichen in der submontanen Höhenstufe. In den G-Plots der untermontanen Stufe konnten gegenüber den S-Plots vor allem für die Fichte und der Bergahorn massiv höhere Abundanzen beobachtet werden. Bei der relativen Abundanz (Dominanz) der Baumarten zeigten sich weniger Unterschiede: Eiche, Bergahorn und Fichte zeigten in den Verjüngungskegeln der untermontanen Stufe eine deutlich höhere Dominanz in den Verjüngungskegeln (Abb. 8).

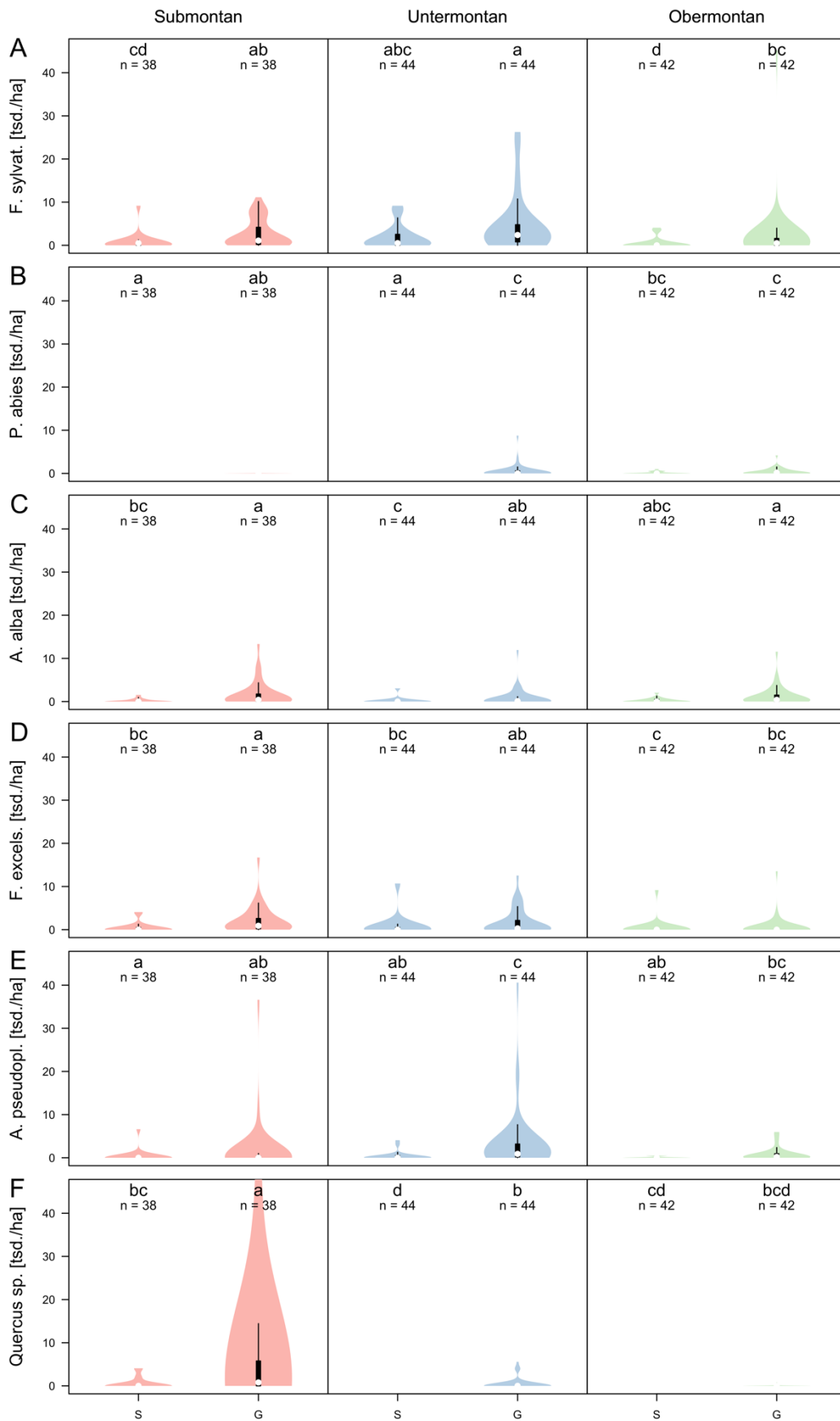


Abb. 7: Violin-Plots zur absoluten Abundanz der Baumarten in den LFI-Satelliten-Plots (S) und in den Verjüngungskegeln (G). A) Buche, B) Fichte C) Tanne, D) Esche, E) Bergahorn und F) Eichenarten. Erklärungen zu den Violins und Kleinbuchstaben siehe Abb. 6

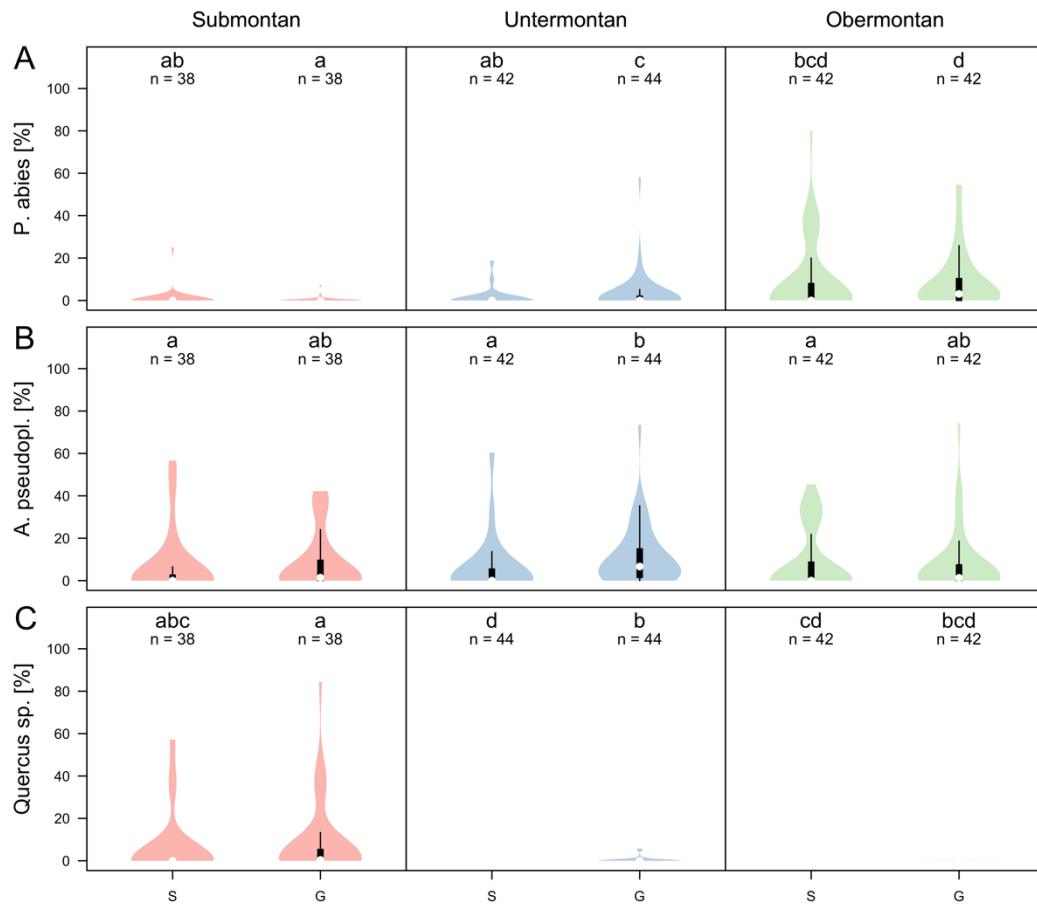


Abb. 8: Violin-Plots zur relativen Abundanz (Dominanz) der Baumarten in den LFI-Satelliten-Plots (S) und in den Verjüngungskegeln (G). A) Fichte (*Picea abies*), B) Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und C) Eichenarten (*Quercus* spp.). Die Buchstabenkombinationen stehen für statistisch homogene Gruppen, wobei Kombinationen mit komplett unterschiedlichen Buchstaben einen signifikanten Unterschied darstellen (paarweiser Wilcoxon-Test mit Bonferroni-Korrektur; $\alpha = 0.05$).

3.2 Kegelspezifische Modelle («Kegel-Modelle»)

In den Modellen zur Unähnlichkeit und Diversität vermochten die Prädiktoren nur einen kleinen Teil der Varianz in den abhängigen Variablen erklären (vgl. pR_Z^2 ; Tab. 8). Wesentlich besser war dies beim direkten Einwuchsgrad und der Artenvielfalt Fall. Beim direkten Einwuchsgrad konnte die Interpretationsfläche als *random intrcept* zur Performanz des Modells beitragen.

Mit zunehmender Meereshöhe unterschieden sich die Zusammensetzungen des Mutterbestandes und des Verjüngungskegels deutlicher (Tab. 9). Die Diversität und Artenvielfalt wurde am deutlichsten durch die Offenheit des Verjüngungskegels bestimmt. Beim direkten Einwuchs spielte die einzig die Artenvielfalt eine Rolle, wobei der Intercept auf einen allgemein hohen direkten Einwuchs hindeutet.

Tab. 8: Modellgüte der (gemittelten) finalen «Kegel»-Modelle als korrigiertes *Akaike-Information-Criterion* AICc und pseudo-R² (fett hervorgehoben) sowie die *variable importances* der Prädiktoren. Der Wert 1 wird angenommen, wenn sich der Prädiktor in jedem der Kandidatenmodelle befunden hat. Die Kürzel bei den R²-Werten stehen für die Methode: Z = nach Zhang (2016; mit Korrektur für mehrere Prädiktoren); M/C = nach Nakagawa et al. (2017) für *fixed effects* (M) bzw. für das gesamte Modell, wenn *random effects* eingeführt wurden (C). Für die Erklärung der Variablen siehe Tab. 5 und Tab. 6.

Zielvar.	AICc	pR_Z^2	pR_M^2	pR_C^2	A_K	$r_{h/b}$	HLI	$h_{K,max}$	Elev	Sp_B
D_{bc}	- 25.8	0.09	-	-	0.146	0.131	0.145	0.864	1	0.131
$H_{K,simp}$	- 54.1	0.09	-	-	0.548	1	-	0.216	-	0.467
Sp_K	449	0.24			-	1	1	1	1	0.459
deg_{TR}	- 28.6	-	0.22	0.71	-	-	-	-	-	1

Tab. 9: Standardisierte (d.h. dimensionslose) Effektgrößen der Prädiktoren in den (gemittelten) finalen «Kegel»-Modellen. In Klammern ist jeweils der Standardfehler angegeben. Hervorgehoben (fett) sind jeweils jene Effekte, deren Betrag mehr als doppelt so gross ist als ihr Standardfehler. Für die Erklärung der Variablen siehe Tab. 5 und Tab. 6.

Zielvar.	Intercept	A_K	$r_{h/b}$	HLI	$h_{K,max}$	Elev	Sp_B
D_{bc}	0.484 (±0.020)	-0.016 (±0.020)	0.011 (±0.020)	0.015 (±0.020)	-0.038 (±0.020)	0.046 (±0.020)	-0.013 (±0.020)
$H_{K,simp}$	0.431 (±0.018)	-0.028 (±0.018)	0.046 (±0.018)	-	-0.015 (±0.018)	-	-0.025 (±0.018)
Sp_K	5.080 (±0.141)	-	0.486 (±0.145)	-0.352 (±0.145)	-0.482 (±0.144)	-0.454 (±0.143)	-0.191 (±0.142)
deg_{TR}	0.771 (±0.026)	-	-	-	-	-	0.121 (±0.026)

3.3 Artspezifische-Modelle («Arten-Modelle»)

3.3.1 Absolute Abundanz («Abundanz-Modelle»)

Je nach Art spielte für die Abundanz im Verjüngungskegel entweder die Meereshöhe oder ihre Dominanz im Mutterbestand die wichtigste Rolle (Tab. 10; *random intercepts* = Interpretationsflächen). In vielen Fällen war nicht eindeutig, welcher Parameter am bedeutsamsten war.

Tab. 10: Modellgüte der (gemittelten) finalen Modelle für die Absolute Abundanz (Hektardichte in Tausend) der Baumarten im Verjüngungskegel als korrigiertes *Akaike-Information-Criterion* und pseudo-R² (fett hervorgehoben) sowie die *variable importances* der Prädiktoren. Der Wert 1 wird angenommen, wenn sich der Prädiktor in jedem der Kandidatenmodelle befunden hat. Die Kürzel bei den R²-Werten stehen für die Methode: Z = nach Zhang (2016; mit Korrektur für mehrere Prädiktoren); M/C = nach Nakagawa et al. (2017) für *fixed effects* (M) bzw. für das gesamte Modell, wenn *random effects* eingeführt wurden (C). Für die Erklärung der Variablen siehe Tab. 5 und Tab. 6.

Zielvar.	<i>AICc</i>	<i>pR_Z²</i>	<i>pR_M²</i>	<i>pR_C²</i>	<i>A_K</i>	<i>r_{h/b}</i>	<i>HLL</i>	<i>h_{K,max}</i>	<i>Elev</i>	<i>Dom_B</i>
<i>Bu_{Abs,K}</i>	758		0.01	0.76		0.398	0.508	0.488	0.415	0.434
<i>Fi_{Abs,K}</i>	341	0.08				0.418	0.133	0.531	0.872	0.372
<i>Ta_{Abs,K}</i>	546		0.01	0.47		0.343				0.532
<i>BAh_{Abs,K}</i>	764		0.02	0.09	0.179	1	0.176	0.155	0.154	1
<i>Es_{Abs,K}</i>	592		0.01	0.44			0.285		1	
<i>Ei_{Abs,K}</i>	1011	0.07			0.544	0.544	0.63	0.653	0.693	1

Tab. 11: Standardisierte (d.h. dimensionslose) Effektgrößen der Prädiktoren in den (gemittelten) finalen «Abundanz-Modellen» für die jeweiligen Baumarten im Verjüngungskegel. Bu = Buche (*Fagus sylvatica*); Fi = Fichte (*Picea abies*); Ta = Weisstanne (*Abies alba*); BAh = Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*); Es = Esche (*Fraxinus excelsior*); Ei = Eichenarten (*Quercus* spp.). In Klammern ist jeweils der Standardfehler angegeben. Hervorgehoben (fett) sind jeweils jene Effekte, deren Betrag mehr als doppelt so gross ist als ihr Standardfehler. Für die Erklärung der Variablen siehe Tab. 5 und Tab. 6.

Zielvar.	<i>Intercept</i>	<i>A_K</i>	<i>r_{h/b}</i>	<i>HLL</i>	<i>h_{K,max}</i>	<i>Elev</i>	<i>Dom_B</i>
<i>Bu_{Abs,K}</i>	3.204 (±0.806)		-0.188 (±0.820)	-0.724 (±0.707)	-0.659 (±0.460)	-0.345 (±0.823)	-0.471 (±0.830)
<i>Fi_{Abs,K}</i>	0.340 (±0.088)		0.123 (±0.089)	-0.077 (±0.089)	-0.123 (±0.089)	0.185 (±0.090)	0.114 (±0.105)
<i>Ta_{Abs,K}</i>	1.198 (±0.262)		0.337 (±0.257)				0.455 (±0.249)
<i>BAh_{Abs,K}</i>	1.907 (±0.516)	-0.368 (±0.477)	1.108 (±0.541)	-0.325 (±0.520)	0.243 (±0.496)	-0.193 (±0.518)	1.161 (±0.543)
<i>Es_{Abs,K}</i>	1.461 (±0.308)			-0.286 (±0.294)		-0.832 (±0.305)	
<i>Ei_{Abs,K}</i>	4.768 (±1.302)	-0.213 (±1.342)	-0.250 (±1.334)	-0.961 (±1.360)	-1.096 (±1.402)	-1.201 (±1.377)	13.541 (±1.427)

Bei den meisten Effekten in den Abundanz-Modellen war der Standardfehler nahezu gleich gross oder grösser als die Effektgrösse (Tab. 11), wodurch diese mit grossen Unsicherheiten behaftet waren. Die Abundanz der Buche nahm primär durch die (Höhen-) Entwicklung des Kegels ab. Am stärksten schienen die Eiche und der Bergahorn von ihrer Dominanz im Mutterbestand zu profitieren. Im Gegensatz zur Eiche war eine offene Lücke bei ihm aber ebenso wichtig. Gar keine Rolle spielte der Mutterbestand für die Abundanz der Buche. Während die Meereshöhe für die Esche der stärkste limitierende Faktor war, reagierte die Fichte mit höheren Abundanzen bei zunehmender Meereshöhe. Die Dominanz der Zielbaumart in der Kronenschicht des Mutterbestandes spielte neben der Esche nur noch bei der Eiche eine Rolle, die jedoch in beiden Fällen mit grossen Unsicherheiten behaftet war. Am ehesten war dieser Effekt bei der Tanne nachweisbar.

3.3.2 Relative Abundanz («Dominanz-Modelle»)

Der Bergahorn ist die einzige Art, für deren Dominanz im Verjüngungskegel kein adäquates Modell gefunden werden konnte (Tab. 12; *random intercepts* = Interpretationsflächen). Die Dominanz in der Kronenschicht des Mutterbestandes spielte bei den übrigen Arten mit Ausnahme der Esche die bedeutendste Rolle (Tab. 13). Einzig die Fichte reagierte bei offener Öffnung mit ihrer Dominanz und bei der Esche war sie abhängig von der Meereshöhe.

Tab. 12: Modellgüte der (gemittelten) finalen Modelle für die Relative Abundanz (Dominanz) der Baumarten im Verjüngungskegel als korrigiertes *Akaike-Information-Criterion* und pseudo-R² (fett hervorgehoben) sowie die *variable importances* der Prädiktoren. Der Wert 1 wird angenommen, wenn sich der Prädiktor in jedem der Kandidatenmodelle befunden hat. Die Kürzel bei den R²-Werten stehen für die Methode: Z = nach Zhang (2016; mit Korrektur für mehrere Prädiktoren); M/C = nach Nakagawa et al. (2017) für *fixed effects* (M) bzw. für das gesamte Modell, wenn *random effects* eingeführt wurden (C).

Zielvar.	<i>AICc</i>	<i>pR_Z²</i>	<i>pR_M²</i>	<i>pR_C²</i>	<i>A_K</i>	<i>r_{h/b}</i>	<i>HLI</i>	<i>h_{K,max}</i>	<i>Elev</i>	<i>Dom_B</i>
<i>Bu_{Dom,K}</i>	10		0.19	0.76						1
<i>Fi_{Dom,K}</i>	-242	0.24			0.177	1			0.391	1
<i>Ta_{Dom,K}</i>	-67	0.09			0.542	0.281		1	0.17	0.628
<i>BAh_{Dom,K}</i>	-156		0	0.70			0.349			
<i>Es_{Dom,K}</i>	-224	0.08			0.122	0.369	0.255		1	0.211
<i>Ei_{Dom,K}</i>	-281	0.48			0.152	0.118	0.118	0.179	0.123	1

Tab. 13: Standardisierte (d.h. dimensionslose) Effektgrößen der Prädiktoren in den (gemittelten) finalen «Dominanz-Modellen» für die jeweiligen Baumarten im Verjüngungskegel. Bu = Buche (*Fagus sylvatica*); Fi = Fichte (*Picea abies*); Ta = Weisstanne (*Abies alba*); BAh = Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*); Es = Esche (*Fraxinus excelsior*); Ei = Eichenarten. (*Quercus* spp.). In Klammern ist jeweils der Standardfehler angegeben. Hervorgehoben (fett) sind jeweils jene Effekte, deren Betrag mehr als doppelt so gross ist als ihr Standardfehler.

Zielvar.	<i>Intercept</i>	A_K	$r_{h/b}$	<i>HLL</i>	$h_{K,max}$	<i>Elev</i>	Dom_B
$Bu_{Dom,K}$	0.554 (±0.034)						0.136 (±0.033)
$Fi_{Dom,K}$	0.043 (±0.008)	-0.005 (±0.008)	0.020 (±0.008)			0.013 (±0.010)	0.042 (±0.009)
$Ta_{Dom,K}$	0.105 (±0.017)	-0.027 (±0.017)	0.015 (±0.017)		0.043 (±0.018)	-0.018 (±0.018)	0.029 (±0.018)
$BAh_{Dom,K}$	0.102 (±0.018)			-0.043 (±0.016)			
$Es_{Dom,K}$	0.063 (±0.009)	-0.007 (±0.009)	-0.011 (±0.010)	-0.010 (±0.009)		-0.022 (±0.009)	0.009 (±0.010)
$Ei_{Dom,K}$	0.027 (±0.007)	-0.006 (±0.007)	0.003 (±0.007)	-0.003 (±0.007)	-0.007 (±0.007)	-0.004 (±0.007)	0.072 (±0.007)

3.3.3 Präsenz («Präsenz-Modelle»)

Die Modellgüten fielen für die Präsenz der Baumarten sehr unterschiedlich aus und wurden mit Ausnahme der Buche von der Meereshöhe und/oder Kronenschicht dominiert (Tab. 14). Im Allgemeinen war ein überwiegender Teil der Effekte abgesehen von der Fichte mit grossen Unsicherheiten behaftet (Tab. 15).

Die Präsenz der Buche nahm in erster Linie mit dem zunehmendem Entwicklungsalter (Kegelhöhe ab) ab. Bei der Esche und Eiche schien der positive Einfluss der Kronenschicht jeweils deutlich vom negativen Effekt des Höhengradienten überprägt (Abb. 9). Die Fichte wurde vor allem durch ihre Dominanz in der Kronenschicht und der Höhenlage begünstigt, wobei letzteres aber kaum stärker ins Gewicht fiel als eine relativ offen ausgestaltete Lücke (Tab. 15).

Durch die Aggregation der *variable importances* in strukturelle Eigenschaften des Verjüngungskegels, der Artenzusammensetzung im Bestand und klimatische Parameter (Gruppen gemäss Tab. 6), zeigte sich mit Ausnahme der Tanne und Buche, dass der Mutterbestand zusammen mit den klimatischen Bedingungen ausschlaggebender für die Präsenzen war (Abb. 10 B).

Eine Kreuzvalidierung ergab für die Eiche, Esche und Fichte ähnlich hohe AUC-Werte und bestätigte die Zuverlässigkeit der jeweiligen Modelle, welche auf den gesamten Datensatz basierten (Abb. 10 A). Dabei neigten diese drei Modelle dazu, die Präsenz der jeweiligen Baumarten zu prognostizieren (vgl. Sensitivität vs. Spezifität; Tab. 16).

Tab. 14: Modellgüte der (gemittelten) finalen Modelle für die Präsenz der Baumarten im Verjüngungskegel als korrigiertes *Akaike-Information-Criterion* (AICc) und «area under the curve» (AUC; fett hervorgehoben) sowie die *variable importances* der Prädiktoren. Ein AICc-Wert 1 wird angenommen, wenn sich der Prädiktor in jedem der Kandidatenmodelle befunden hat. Ein AUC = 0.5 entspricht einer zufälligen Klassifikation, AUC = 1 einer perfekten.

Zielvar.	<i>AICc</i>	<i>AUC</i>	A_K	$r_{h/b}$	<i>HLI</i>	$h_{K,max}$	<i>Elev</i>	Dom_B
<i>Bu_{Pre,K}</i>	125	0.75	0.647	0.290	-	1	0.348	0.089
<i>Fi_{Pre,K}</i>	98	0.89	1	1	0.306	1	1	1
<i>Ta_{Pre,K}</i>	165	0.43	0.236	0.322	0.071	0.063	0.315	0.073
<i>BAh_{Pre,K}</i>	161	0.68	0.295	0.087	0.224	-	0.567	1
<i>Es_{Pre,K}</i>	133	0.82	-	0.643	0.151	0.138	1	0.783
<i>Ei_{Pre,K}</i>	88	0.87	0.577	-	0.140	0.375	1	1

Tab. 15: Effektgrößen der Prädiktoren der (gemittelten) finalen «Präsenz-Modelle» für die jeweiligen Baumarten im Verjüngungskegel. Bu = Buche (*Fagus sylvatica*); Fi = Fichte (*Picea abies*); Ta = Weisstanne (*Abies alba*); BAh = Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*); Es = Esche (*Fraxinus excelsior*); Ei = Eichenarten. (*Quercus* spp.). In Klammern ist jeweils der Standardfehler angegeben. Hervorgehoben (fett) sind jeweils jene Effekte, deren Betrag mehr als doppelt so gross ist als ihr Standardfehler.

Zielvar.	<i>Intercept</i>	A_K	$r_{h/b}$	<i>HLI</i>	$h_{K,max}$	<i>Elev</i>	Dom_B
<i>Bu_{Pre,K}</i>	1.262 (±0.239)	0.399 (±0.267)	0.225 (±0.240)	-	-0.861 (±0.243)	-0.280 (±0.232)	0.154 (±0.230)
<i>Fi_{Pre,K}</i>	-0.938 (±0.270)	0.611 (±0.247)	0.637 (±0.248)	-0.224 (±0.295)	-0.618 (±0.304)	0.682 (±0.306)	1.577 (±0.397)
<i>Ta_{Pre,K}</i>	0.397 (±0.186)	0.130 (±0.194)	0.275 (±0.240)	-0.100 (±0.185)	0.048 (±0.186)	0.234 (±0.190)	0.109 (±0.190)
<i>BAh_{Pre,K}</i>	0.256 (±0.190)	-0.244 (±0.192)	-0.130 (±0.212)	-0.182 (±0.191)	-0.080 (±0.193)	0.286 (±0.192)	0.489 (±0.227)
<i>Es_{Pre,K}</i>	0.109 (±0.219)	-	-0.740 (±0.442)	-0.150 (±0.224)	-0.139 (±0.224)	-1.147 (±0.257)	0.792 (±0.583)
<i>Ei_{Pre,K}</i>	-1.426 (±0.475)	-0.518 (±0.347)	-	0.224 (±0.279)	-0.354 (±0.308)	-1.299 (±0.361)	1.801 (±1.279)

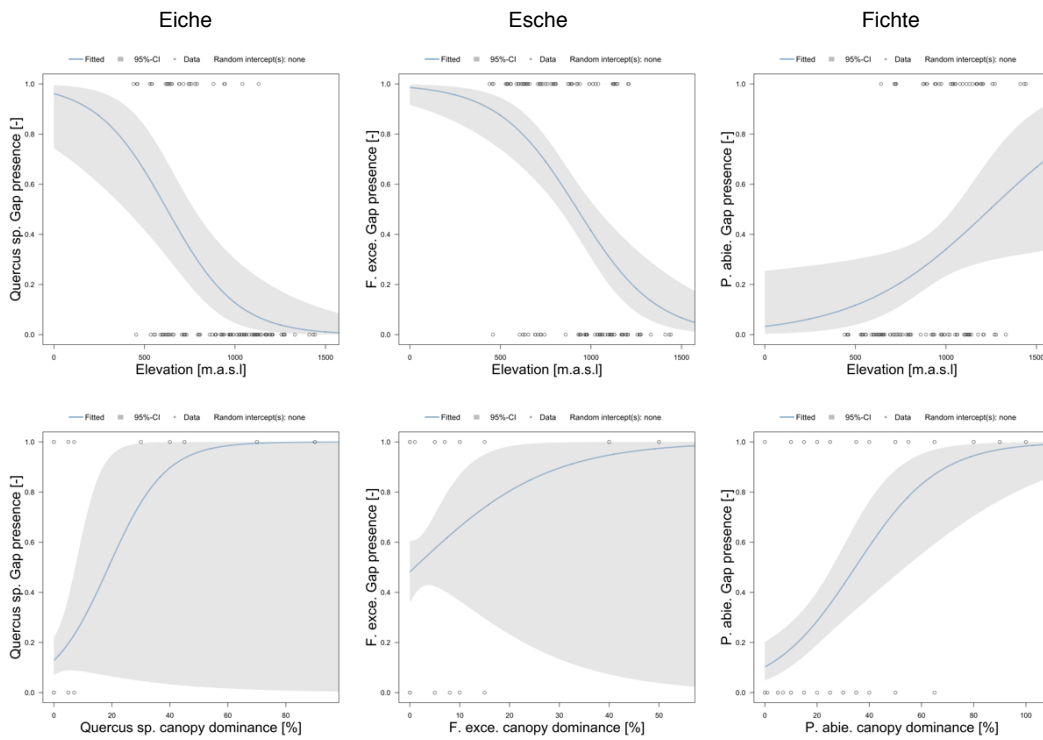


Abb. 9 Effekt Plots der markantesten Effekte Meereshöhe (erste Reihe) und Dominanz in der Kronenschicht (zweite Reihe) von den aussagekräftigsten Präsenz-Modellen (AUC > 0.8); Eiche (*Quercus* spp.), Esche (*Fraxinus excelsior*) und Fichte (*Picea abies*). Der graue Bereich markiert das 95%-Konfidenzintervall.

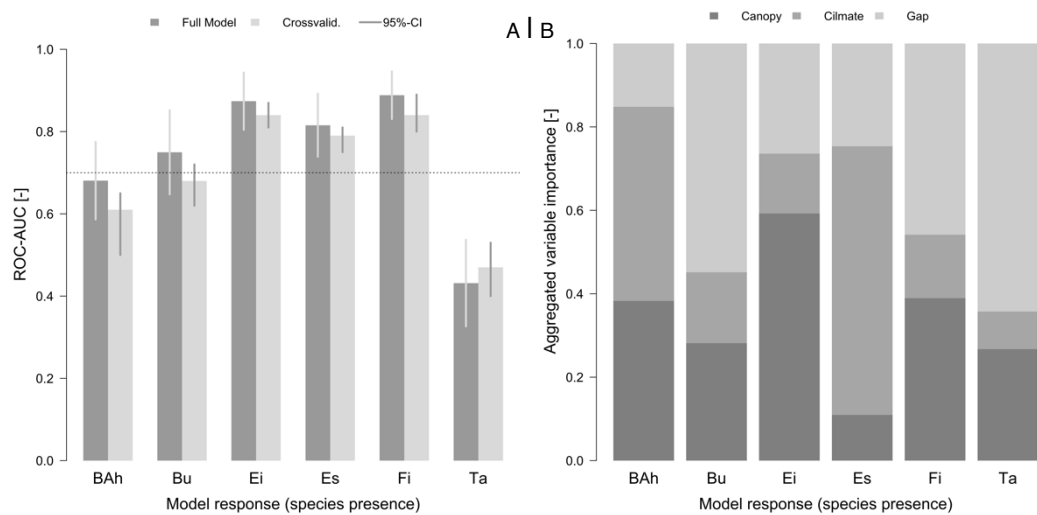


Abb. 10: A) Vergleich der erreichten Modellgüten AUC für die Präsenz-Modelle. Der Standardfehler für das Modell mit allen Daten (dunkelgrau) basiert auf DeLong et al. (1988), derjenige aus der Kreuzvalidierung (hellgrau) ergab sich aus der Kreuzvalidierung selbst. B) Aggregierte *variable importances* der Prädiktoren aggregiert nach den Gruppen in Tab. 6 und ohne Berücksichtigung der Richtung der Effekte: «Canopy» für die Dominanz der Baumart im Mutterbestand, «Climate» für klimabezogene Prädiktoren und «Gap» für strukturelle Lückeneigenschaften. Es handelt sich um den Anteil der Summe der *variable importances* von der jeweiligen Gruppe an der Gesamtsumme der *variable importances*. Die *variable importances* geben kein Aufschluss über die Richtung des Einflusses der

Tab. 16: Sensitivität und Spezifität der kreuzvalidierten Präsenzmodelle als Mittelwert und der unteren (2.5 %) und oberen (97.5 %) Grenze des 95%-Konfidenzintervalls. Sensitivität meint den Anteil jener Präsenzen, welche korrekt als präsent identifiziert wurden. Spezifität meint den Anteil korrekt identifizierter Absenzen. Bu = Buche (*Fagus sylvatica*); Fi = Fichte (*Picea abies*); Ta = Weisstanne (*Abies alba*); BAh = Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*); Es = Esche (*Fraxinus excelsior*); Ei = Eichenarten. (*Quercus* spp.).

Zielvariable	Sensitivität			Spezifität		
	∅	2.5 %	97.5 %	∅	2.5 %	97.5 %
<i>Bu_{Pre,K}</i>	0.20	0.12	0.29	0.93	0.89	0.96
<i>Fi_{Pre,K}</i>	0.90	0.87	0.93	0.60	0.51	0.68
<i>Ta_{Pre,K}</i>	0.15	0.08	0.20	0.79	0.69	0.89
<i>BAh_{Pre,K}</i>	0.46	0.38	0.55	0.66	0.58	0.75
<i>Es_{Pre,K}</i>	0.78	0.72	0.83	0.73	0.69	0.78
<i>Ei_{Pre,K}</i>	0.94	0.91	0.96	0.44	0.37	0.50

4 Diskussion

4.1 Methodenvergleich

Im Folgenden sollen die Resultate des Methodenvergleichs eingeordnet und das Potenzial des verfolgten Aufnahme-Ansatzes erörtert werden. Von Interesse war zunächst, ob und worin sich die Verjüngungsaufnahmen in den Verjüngungskegeln (G-Plots) von denjenigen der Satelliten-Plots des LFI (S-Plots) unterscheiden. Soweit fehlt es in der Literatur an Vergleichsmöglichkeiten. Die Häufigkeitsverteilung der Verjüngungs-Kegelflächen entsprach interessanterweise derjenigen von Öffnungen in naturnahen Buchenwäldern Osteuropas (Hobi et al. 2015, ; vgl. Anhang Abb. 11), was insofern für die Repräsentativität der Aufnahmen spricht. Erwartungsgemäss konnte gegenüber den S-Plots gezeigt werden, dass das Baumartenspektrum und der Verjüngungserfolg (absolute Abundanz) der Baumarten erheblich höher ausfielen, aber auch ein stärkeres Streuungsbild abgibt. Durch ihre enge Bindung an das Inventurnetz erfassen die S-Plots mitunter verjüngungsungünstige Orte mit kaum oder keiner Verjüngung. Im Gegensatz dazu wurden im hier verfolgten Ansatz gezielt verjüngungsgünstige Lagen mit Verjüngung aufgesucht. Davon zeugte auch die erhöhte Durchsetzungskraft (Dominanz) der schattenempfindlicheren Bergahorne und Fichten und sogar der lichtbedürftigen Eichen auf der untermontanen Stufe, wo die Buche ihr ökologisches Optimum hat (Frehner et al. 2009). Im Fall der Eichen konnten ausserdem Präsenzen auf 1131 m ü.M. festgestellt werden, welche mit S-Plots nicht feststellbar waren (791 m ü.M.).

Trotz der höheren Artenvielfalt unterschied sich die Diversität der beiden Ansätze jedoch nicht wesentlich, streute aber in den G-Plots stärker. Die Streuung in den G-Plots konnte sich zum einen aus den unterschiedlichen Entwicklungsstufen der Verjüngungskegel und zum anderen aus der Fläche der Öffnung ergeben haben. Entsprechend ihrer Häufigkeitsverteilung (vgl. Hobi et al. 2015, ; vgl. Anhang Abb. 11) waren sehr wahrscheinlich viele Öffnungen zu klein, damit auch lichtbedürftigere Arten an Dominanz hätten gewinnen können (vgl. Malcolm et al. 2001; Webster und Lorimer 2005) und sich dies schliesslich in der Diversität niedergeschlagen hätte.

In beiden Ansätzen fehlen Informationen zur sozialen Stellung der Entwicklungsstufen. Die Zusammensetzung verändert sich während der Entwicklung wegen der konkurrenzbedingten Mortalität stark. Und da die soziale Stellung im Konkurrenzkampf eine wesentliche Rolle spielt, ist ein Vergleich der Zusammensetzungen derselben Entwicklungsstufe nicht zielführend, wenn sie nicht auch der gleichen sozialen Stellung angehören (z.B. unterdrückt vs. vorherrschend). Zumindest wären sie verjüngungsökologisch nicht von gleicher Relevanz, und die zusätzliche Information der sozialen Stellung würde ein klareres Bild von der Situation und Entwicklung geben.

Zusammenfassend führte die LFI-Methode (S-Plots) auf den untersuchten Standorten zu einer systematischen Unterschätzung der realisierten Abundanz und Artenvielfalt. Gemessen daran zeigten die kleinflächigen Öffnungen in mittleren Buchenwäldern ein grösseres Spektrum an Entwicklungsmöglichkeiten auf. Auf Ebene der Artgemeinschaft führen die beiden Ansätze dagegen zu den gleichen Aussagen, weil sich aufgrund der Kleinflächigkeit der Öffnungen wohlmöglich häufig dieselben Arten durchsetzten.

Dieses Resultat wirft ein neues Licht auf die Verjüngungssituation und unter Umständen auch auf Studien, welche ihre Befunde auf Verjüngungsdaten von Forstinventaren gründeten. Ein Blick in die Literatur verriet aber auch, dass mit den Verjüngungsdaten insofern zurückhaltend umgegangen wurde, als dass überwiegend mit Präsenzdaten gearbeitet wurde (Wohlgemuth et al. 2016; Kolo et al. 2017). Die angewandte Aufnahmemethode hat das Potenzial, neue Präsenzen festzustellen. Ob sie damit die Robustheit von Präsenzdaten des LFI in Frage gestellt ist, müsste anhand von konkreten ökologischen Fragestellungen geprüft werden und dürfte auch vom räumlichen Bezugsrahmen abhängig sein. Verjüngungskegel können Eintritt-Tore für Areal-Erweiterungen sein oder zumindest die räumliche Auftretenswahrscheinlichkeit vor allem von lichtbedürftigeren Arten erhöhen. Die Zunahme an Information kann vor allem für die Verjüngungsökologie von der Esche oder Eiche aufschlussreich sein, oder von weniger häufigen und lichtbedürftigen Arten im Allgemeinen.

Zum Design von Waldinventuren liessen sich in der Literatur zum Zeitpunkt der Studie keine aktiven Diskussionen finden. Insbesondere gilt dies für die Diskussion um ihre Kapazität, die Verjüngung adäquat zu erfassen. Der Zweck von Waldinventuren besteht in der Beobachtung der Waldentwicklung (Brändli 2010, S. 5). Ihre Verjüngungsschätzungen sind bei den meisten Arten mit grossen Unsicherheiten behaftet (Abegg et al. 2014a). Das dürfte auch der Grund dafür sein, weshalb auf regionaler Ebene bislang kaum vertieft auf die Verjüngungssituation eingegangen wurde (Rigling und Schaffner 2015). Allerdings gäbe die Verjüngung am unmittelbarsten zu erkennen, wie sich Arten oder Waldökosysteme als Gesamtes auf veränderte Umweltbedingungen einstellen (Körner et al. 2016). Hierfür ist es aus Sicht eines Langzeit-Monitorings überaus sinnvoll, die Verjüngung vor allem dort zu erfassen, wo die Entwicklung zu einem ausgewachsenen Baum am wahrscheinlichsten ist.

4.2 «Kegel-Modelle»

In den nachfolgenden Kapiteln sollen die Muster, die sich in den Modellen zur Verjüngung ergeben haben, eingeordnet und ihre Bedeutung für das Verständnis von der Verjüngungsdynamik in kleinflächigen Öffnungen erörtert werden. Mit den «Kegel»-Modellen sollten die Muster auf Ebene der Artengemeinschaft beleuchtet werden.

Eine Zunahme der Artenvielfalt mit wachsender Öffnung wurde schon in vielen Studien beobachtet (Muscolo et al. 2014; Zhu et al. 2014), doch genau diese Variable spielte in den beobachteten Öffnungen keine Rolle. Es muss an dieser Stelle betont werden, dass hier im Vergleich zu den meisten Studien nicht die gesamte Öffnung betrachtet wurde, sondern die Artendichte in ihrem ökologischen Zentrum. Dadurch kam die Inseltheorie (MacArthur und Wilson 1967), wonach die Artenvielfalt mit zunehmender Fläche steigt, nicht zwangsläufig zum Tragen. Darin sind der Vergleichbarkeit schliesslich Grenzen gesetzt. In diesem Sinn nahm die Kronenhöhe des Angrenzenden Mutterbestandes stärker auf die Lichtverhältnisse und folglich auf die Arten-Dichte Einfluss, als die Fläche. Eine Abnahme der Artenvielfalt in Folge der Verjüngungsentwicklung scheint vor allem durch die konkurrenzbedingte Ausdifferenzierung plausibel und entspricht den Beobachtungen welche in Buchenwäldern Osteuropas gemacht wurden (Klopčič et al. 2015). Vor dem Hintergrund des Konkurrenzdrucks ist auch der negative Effekt der Einstrahlung zu verstehen. Ein solcher wurde in Naturverjüngung von anderen Waldökosystemen ebenfalls beobachtet (Potvin und Dutilleul 2009; He et al. 2017). Es ist bekannt, dass durch die unterschiedlichen Entwicklungsstadien benachbarter Individuen eine asymmetrische Konkurrenzsituation um Licht entsteht (Weiner 1990). Grössere Individuen mit mehr Blattfläche beschatten schattenintolerantere Individuen und können zugleich mehr Sonnenenergie photosynthetisch umsetzen was zum Verschwinden von Arten führen kann (Weiner 1990). Die zusätzliche Abhängigkeit von der Meereshöhe deckt sich mit anderen Studien zur Verjüngung in der Schweiz (Wohlgemuth et al. 2008; Bachofen 2009; Wohlgemuth und Kramer 2015). Im beobachteten Transekt kann dies daran gelegen haben, dass Arten wie die Eiche, Esche und die Lindenarten sich in den obersten Lagen am Rande ihrer fundamentalen Nische befunden haben und dadurch seltener auftraten (Wohlgemuth et al. 2016).

Gegenüber der Artenvielfalt widerspiegelt der Diversitäts-Index nach Simpson (1949) implizit auch die allgemeinen Konkurrenzverhältnisse, indem er die Abundanz mitberücksichtigt. So gesehen ist die interspezifische Konkurrenz mit zunehmender Diversität nach Simpson als höher einzuschätzen. Insofern trug nicht die Artenvielfalt im Mutterbestand entscheidend zur Verschärfung der interspezifischen Konkurrenz bei, sondern wie bei der Artenvielfalt die Öffnung.

In den höher gelegenen Buchenwäldern konnte der Mutterbestand seine Zusammensetzung weniger direkt in die Verjüngung umsetzen. Hierfür dürfen weder der Verjüngungskegel noch die Kronenschicht für sich allein betrachtet werden. Auf der einen Seite gilt zu berücksichtigen, dass in der Kronenschicht mit zunehmender Höhe der Nadelholzteile stieg und die Frequenz potenziell bestandesbildender Laubbaumarten sank. Auf der anderen Seite stellen Öffnungen mit ihrer erhöhten Standortgunst potenzielle grundsätzliche Trittsteine für jene Arten dar, welche in den höheren Lagen der Buchenwälder noch nicht oder kaum vertreten sind. Ein Beispiel dafür lieferte die Eichenverjüngung, welche mit 1130 m.ü.M. weit über der schweizweit

üblichen Höhenverbreitung von Eichen lagen (Wohlgemuth et al. 2016). Daneben gab es auch Arten, welche in den niederen Lagen Konkurrenzbedingt kaum, aber in den höheren Lagen vermehrt auftraten wie die Vogel- und Mehlbeere (*Sorbus aucuparia* bzw. *Sorbus aria*).

Der direkte Einwuchs war mit einem Mittelwert von rund 80 % gross und stieg mit der zunehmenden Artenvielfalt in der Kronenschicht. Wie reich diese an Arten ist, ist vor allem eine Frage der räumlichen Referenz, welche hier auf die Interpretationsfläche limitiert war. Für das Verjüngungsaufkommen spielte der Samendruck aus dem lokalen Artenspektrum demnach eine Rolle und erhöhte die Wahrscheinlichkeit, dass eine Art im Verjüngungskegel vertreten war. Gleichzeitig zeugte dieser Effekt auch davon, dass Verjüngungsaufkommen in artenärmeren Beständen von weiter ausserhalb beeinflusst und damit nicht allein vom lokalen Mutterbestand bestimmt wurde. Mitunter erklärt dies die oben aufgeführten Beobachtungen, bei denen weder die Artenvielfalt noch die Diversität des Verjüngungskegels von der Artenvielfalt im Mutterbestand beeinflusst wurde. Gemäss Kramer et al. (2014) spielt der direkte Einwuchs Windwurf-Flächen ebenfalls eine zentrale Rolle.

Zusammenfassend konnte auf Ebene der Artgemeinschaft in kleinflächigen Öffnungen gezeigt werden, dass der Mutterbestand zum überwiegenden Teil für das Verjüngungsaufkommen verantwortlich war. Allerdings war der Einfluss der Bestände ausserhalb des berücksichtigten räumlichen Bezugsrahmens so gross, dass die Artenvielfalt in der Öffnung nicht durch die Vielfalt in der lokalen Kronenschicht bedingt war. Hierfür waren letztlich offene Öffnungen entscheidender. Gleichzeitig verschärften sie aber insbesondere an sonnenexponierten Lagen die Konkurrenzsituation dahingehend, dass lichtbedürftige Arten im Laufe der Entwicklung eingingen und sich die Zusammensetzung derjenigen des Ausgangsbestandes anglich. Es war damit nicht ganz eindeutig ob die Öffnung oder Klimaparameter mehr zur Artenvielfalt beitragen. Die Tatsache, dass sowohl die Höhe als auch der Heat Load Index eine wichtige Rolle spielten, würde dem kleinstandörtlichen Temperaturregime als gesamtes mehr Gewicht geben, das jedoch mit der Öffnung in beschränktem Masse reguliert werden kann (Abd Latif und Blackburn 2010).

4.3 «Arten-Modelle»

Nachfolgend sollen die Resultate der Art-Modelle eingeordnet werden. Da die Studie in buchendominierten Waldgesellschaften durchgeführt wurde, fungierte die Dominanz der Buche im Mutterbestand zwangsläufig als schlechter Prädiktor für ihre Präsenz und Abundanz im Verjüngungskegel. Dass ihre Präsenz im Laufe der Verjüngungsentwicklung im Kegel abnahm, darf aufgrund der tiefen Robustheit des Präsenz-Modells nicht überinterpretiert werden. Gemäss der Kreuzvalidierung neigt das Modell zu Absenzen. In der Literatur konnten bislang keine solche Beobachtungen festgestellt werden. Zumindest würde sie darauf hindeuten, dass sich die Buche im frühen Entwicklungsstadium selbst als Klimaxbaumart nicht zwangsläufig durchsetzen muss. Hingegen wurde der positive Effekt der Dominanz im Mutterbestand auf die Dominanz im Verjüngungskegel in anderen Studien ebenfalls beobachtet (Žemaitis et al.

2019). Im Wesentlichen kann dies mit der schweren Saat der Buche erklärt werden (Frank et al. 2019).

Ob die Fichte präsent war, hing in erster Linie von ihrer Dominanz im Mutterbestand ab. Demnach schien ihre Präsenz eine Frage des Samendrucks zu sein. Andere Studien legen nahe, dass es der Fichte bei geringen Anteilen in gemischten Beständen mit Buche nicht gelingt, dauerhafte Samenbanken aufzubauen (Berger und Walther 2006), was letztlich die Bedeutung ihrer Präsenz und Dominanz im Mutterbestand unterstreicht. Das Temperaturregime war nur zweitrangig, was auf die allgemein grosse ökologische Amplitude der Fichte zurückgeführt werden kann (Caudullo et al. 2016). Dennoch hing ihr Verjüngungserfolg, gemessen an ihrer Abundanz, vor allem von der Meereshöhe ab und bestätigte damit ihre Präferenz für kühlere Lagen (ebd.). Offene Öffnungen hatten darauf keinen Einfluss, förderten tendenziell aber ihre Präsenz und Dominanz.

Für die Präsenz des Bergahorns dürfte der Höhengradient insofern keine Rolle gespielt haben, als dass die untersuchten Standorte seine ökologische Amplitude nicht abdeckten (Vitasse et al. 2012). Im Vergleich zur Buche streut der Bergahorn seine geflügelten Samen breiter (Hein et al. 2008), wodurch seine Präsenz weniger stark von der lokalen Kronenschicht ausgehen musste. Wegen der kurzlebigen Samenbank, ist der Bergahorn für seine Verjüngung auf einen permanenten Anflug von Samen angewiesen, die dann mit ihrer hohen Fruktifikationsrate seine Präsenz gewährleisten (Deiller et al. 2003). Zusammen mit seiner Schattentoleranz und Wuchsleistung in der Jugend kann er relativ effizient auf Öffnungen reagieren (Hein et al. 2008). Für den negativen Effekt der Potenziellen Sonneneinstrahlung konnte keine Erklärung gefunden werden.

Die Esche zeigte sowohl bei ihrer Präsenz als auch Abundanz eine ausschliessliche Abhängigkeit vom Höhengradienten. Das passt grundsätzlich zu ihrer ausgeprägten Spätfrostempfindlichkeit (Dobrowolska et al. 2011). Ihre Fortpflanzungsstrategie kann als Grund aufgeführt werden, weshalb andere Faktoren kaum eine Rolle spielten: Mit der noch grösseren Streubreite als diejenige des Bergahorns (Mittelwert = 43 m; 95 %-Perzentil = 113 m; Wagner 1997; zitiert in Dobrowolska et al. 2011) ist ihre Samenausbreitung und Verjüngung räumlich unabhängiger von den Mutterbäumen und entsprechend auch vom untersuchten Stratum «Interpretationsfläche». Zudem baut sie mit Hilfe der Dormanz auf geeigneten Substraten wie Kalkstein oft Samenbanken auf, dank derer sie in den Öffnungen häufig permanent präsent sein kann (Jaworski 1995; zitiert in Dobrowolska et al. 2011). Schliesslich trägt auch die komplexe Geschlechtlichkeit der Esche zur Zufälligkeit bei, indem beispielsweise zwittrige Individuen weniger stark fruktifizieren als weibliche (Dobrowolska et al. 2011). Als ausgesprochene Lichtbaumart (Dobrowolska et al. 2011) war nicht zu erwarten, dass offenere Öffnungen keinen Einfluss hatten. Wahrscheinlich war das Spektrum der Öffnungen, in denen Eschen vorkamen, zu klein, dass sie sich vermehrt durchsetzen konnte. Ausserdem waren in den höheren Entwicklungsstufen kaum Eschen vertreten.

Bei der Eiche zeigten sich vor allem zwei Muster: Während ihre Präsenz vom Höhengradienten abhing, war der Mutterbestand für ihre Abundanz und Dominanz entscheidend. Diese Muster stimmen grundsätzlich mit anderen Studien zur Ausbreitung und Verjüngung von der Stiel- und Traubeneiche überein (Annighöfer et al. 2015; Diaz-Maroto et al. 2015). Wie bei der Esche ist

davon auszugehen, dass das enge Spektrum an Öffnungen einerseits und die Schattentoleranz in der Jugend andererseits zu keinem deutlichen Signal von der Öffnung geführt haben könnten.

Für die Präsenz und Abundanz der Tanne konnte kein aussagekräftiges Modell gefunden werden. Im allgemeinen kann sie sich aber sehr effizient vermehren (Dobrowolska et al. 2017) und dies auch mit einer Samenausbreitung, welche grösser ist als jene der Esche (Mittelwert = 59; Maximum = 189 m; Cremer et al. 2012). Dies ginge mit entsprechend ähnlichen Konsequenzen für die Detektion von Vermehrungsmustern einher. Rozenberger et al. (2007) kommen bei ihren Beobachtungen in Sloweniens Tannen-Buchenwäldern zum Schluss, dass die Tanne diffuse Lichtverhältnisse bevorzugt und direktes Licht meidet. Dies würde auch erklären weshalb im Laufe der Vermehrungsentwicklung vermehrt Tannen zu finden sind. In Feldbeobachtungen wuchs sie häufig unter dem Schirm der vorherrschenden Vermehrung auf.

Zusammengefasst unterschieden sich die Muster in den Vermehrungsmodellen entsprechend der standörtlichen Situation, der individuellen ökologischen Amplitude und der Vermehrungsstrategie der einzelnen Arten. Das lokale Vorkommen in der Kronenschicht war zum einen für die Abundanz von Arten mit schwereren und weniger mobilen Früchten wichtig (Eiche, Bergahorn). Zum anderen aber auch für die Präsenz jener Arten, welche auf den untersuchten Standorten auf eine permanente Ansammlung angewiesen waren (Bergahorn, Fichte). Für die Präsenz von ausgeprägt spätfrostempfindlichen Arten war jedoch das an die Meereshöhe gebundene Temperaturregime (Eiche, Esche) bestimmend. Die Öffnungen nahmen in keinem Modell eine tragende Rolle ein und wirkten vor allem für die Abundanz des Bergahorns und das Durchsetzungsvermögen der Fichte förderlich. Überall wo die Öffnung und der Mutterbestand auf die Vermehrung Einfluss nahmen, waren die Effekte des Mutterbestands stärker. Trotz den Unsicherheiten unterstreicht dies wichtige Rolle des direkten Einwuchses, sie bereits auf Ebene der Artgemeinschaft festgestellt wurde. Aus den artspezifischen Eigenheiten der Vermehrung lassen sich gerade auch wegen den Unsicherheiten nur schwer Schlussfolgerungen für die Walddynamik ableiten.

4.4 Einflussfaktoren

Obschon die Vermehrungsmodelle mit der Vermehrungsökologie der Arten plausibilisiert werden konnten, waren die meisten Effekte schwach und/oder mit grossen Unsicherheiten behaftet. Sie bestätigen insgesamt die grosse Zufälligkeit und die schwierige Voraussagefähigkeit der Vermehrung, wie es in früheren Studien zur Naturvermehrung bereits festgestellt wurde (Madsen und Hahn 2008; Jaloviar et al. 2020). Einflussfaktoren, welche die Aussagekraft der Modelle einschränken, konnten sowohl von ökologischer als auch methodischer Natur sein.

Buchenwald-Arten zeigen bei der Samenproduktion eine unterschiedliche jährliche Variabilität (Wesołowski et al. 2015). In höheren Lagen kann die Samenproduktion innerhalb einer Art zugleich grösser sein (Kelly et al. 2001). Zwar hängt die Variabilität allgemein mit der Kombination von Temperatur- und Niederschlagsvariablen zusammen, ist aber nur eingeschränkt

mit diesen erklärbar (Allen et al. 2014; Allen et al. 2018). Ein wichtiges Phänomen für das Verjüngungsaufkommen ist die unregelmässige, aber synchronisiert massenhafte Samenproduktion, wie sie bei einigen Arten in mittleren Buchwäldern vorkommt (Nussbaumer et al. 2018). Über die Mechanismen zur Entstehung und zu Auswirkungen sogenannter Mastjahre wird aktiv geforscht (Pearse et al. 2016; Allen et al. 2018; Nussbaumer et al. 2018). Die verschiedenen «Mast-Strategien» (vgl. Nussbaumer et al. 2018) dürften durch ihr zeitlich variierendes Auftreten als wichtigen Grund aufgeführt werden, weshalb die Verjüngungskegel so stark von der Zufälligkeit geprägt sind: Vor dem Hintergrund dieser Puls-Dynamik müssen die Reproduktions-Chancen einer Art zum Entstehungszeitpunkt einer Öffnung nicht zwingend von ihrer Dominanz in der Kronenschicht abhängig sein. Soweit fehlen aber Studien, welche die Rolle des Mastverhaltens bei der Verjüngungsdynamik in Waldöffnungen explizit untersucht haben.

Der Verbiss am Leittrieb durch wildlebende Säugetiere konnte sowohl Höhenzuwachs als auch die Mortalität beeinflusst haben (Gill 1992). Die Reaktionsfähigkeit auf den Verlust des Endtriebes ist aber zwischen den Arten variabel (Kupferschmid und Heiri 2019). Abhängig von den Populationsgrössen in den Wildlebensräumen kann der Verbiss zudem räumlich und zeitlich stark variieren (Kupferschmid et al. 2015). Im Allgemeinen konnte in der Schweiz vor allem bei der Tanne und Eiche eine Zunahme des Verbisses festgestellt werden (Kupferschmid et al. 2015). Für die Verjüngung der Buche stellt der Verbiss hingegen kein Risiko dar (Frank et al. 2019). Das Risiko scheint überdies ohnehin auch eine Frage der Saisonalität und Schneebedeckung zu sein (Odermatt 2014). Auf der einen Seite wird davon ausgegangen, dass der Verbiss in Öffnungen zu erheblichen Veränderungen in der Artenzusammensetzung führen können (Holm et al. 2013). Auf der anderen Seite konnten Studien auch zeigen, dass eine erhöhte Pflanzendichte das Risiko des Verbisses senkt und sein Einfluss auf die Zusammensetzung relativiert (Kupferschmid 2018). Alle diese Faktoren legen ein komplexes Wirkungsgefüge offen, dem mit den verwendeten Parametern nur sehr schwer beizukommen ist.

Es ist davon auszugehen, die Reproduktion der Esche durch das europaweite Phänomen des Eschentriebsterbens durch den Schlauchpilz *Hymenoscyphus fraxineus* betroffen ist (Enderle et al. 2019). Marcais et al. (2017) dokumentierten in Belgien und Frankreich bei 35 % der Jungbäume mit einem Durchmesser von unter 5 cm einen Befall von *Hymenoscyphus fraxineus*. In den meisten Fällen führten diese zum Absterben (Marcais et al. 2017), was entsprechende Konsequenzen auf ihre Abundanz hat. Resistenzen gibt es und es scheint, dass diese mit Provenienzen zusammenhängen (Stocks et al. 2017). Inwieweit sich dieser Schlauchpilz auf die Verjüngungsfähigkeit der Esche auswirkt, ist aber noch eine offene Frage (Enderle et al. 2019).

Neben ökologischen Faktoren konnten auch methodische Annahmen und Rahmenbedingungen zu einem undeutlicheren Bild von Verjüngungsmustern beigetragen haben. Zum Beispiel waren die vorgefundenen Verjüngungskegel unterschiedlich weit entwickelt und die Möglichkeiten eingeschränkt, das Stichprobe-Design für die Entwicklungsstufen auszubalancieren. Es ist denkbar, dass damit Keimungs- und Entwicklungserfolg besser verfolgbar gewesen wären. Ferner hätte dies verdeutlicht, inwieweit die Öffnungen in den Entwicklungsphasen eine Rolle

spielten. Weiter ging die Studie implizit davon aus, dass allein Arten in der Kronenschicht zu fruktifizieren vermochten und für die Verjüngung in den Öffnungen verantwortlich waren. Jedoch ist davon auszugehen, dass Individuen mit einer tieferen sozialen Stellung ebenfalls reproduktionsfähig sind und Einfluss auf die Verjüngung im Verjüngungskegel gehabt haben konnten. Schliesslich standen Verjüngungskegel nahe am Rand der Interpretationsfläche potenziell im Einflussbereich von nicht erfassten Arten, was zu Verzerrungen beim direkten Einwuchs geführt haben kann.

In Feld waren nicht alle Verjüngungskegel eindeutig abgrenzbar. Das hing in der Regel damit zusammen, dass auch die Öffnungen räumlich nicht immer explizit abgrenzbar waren. Solche Begegnungen führten vor Augen, dass der verfolgte Ansatz auf dem Denk-Modell der Lückendynamik (vgl. Watt 1947; Grubb 1977; Yamamoto 1992) aufbaute. Implizit geht es von einer überwiegend geschlossenen Kronenschicht aus. Mit zunehmender Auflösung der Kronenschicht lösen sich die Öffnungen aber auf und damit was unter dem Begriff Lückendynamik zu verstehen ist. Gerade in bewirtschaftungsbedingt stark ungleichförmigen Buchenwäldern (Dauerwälder, Plenterwälder) war fraglich, ob von einer die Lückendynamik die Rede sein konnte. Hytteborn und Verwijst (2014) legten in borealen Wäldern dar, dass es durch diesen Effekt nicht mehr möglich ist, Entwicklungen in den «Öffnungen» selbst zu illustrieren. Da Öffnungen unter solchen Umständen interagierten, propagierten sie deshalb das Modell der «offenen Matrix». Ein solcher Komplex an zusammenhängenden Öffnungen wäre dann als gesamtes mit einer eigenen Dynamik zu beschreiben (Blackburn et al. 2014; Hytteborn und Verwijst 2014).

4.5 Schlussfolgerungen und Ausblick

Ein Ziel der Studie war es, herauszufinden, ob und inwiefern sich das Verjüngungspotential in den Öffnungen mit dem Schweizerische Landesforstinventar (LFI) abbilden lässt. Mit einem neuen Inventuransatz konnte auf mittleren Buchenwaldstandorten aufgezeigt werden, dass die Artenvielfalt und -häufigkeit systematisch unterschätzt wurden. Unter bestimmten Voraussetzungen galt dies auch für die Dominanz der Fichte und des Bergahorns. Gemessen daran können die Entwicklungsmöglichkeiten solcher Waldstandorte grösser sein, als Landesforstinventare es vermuten lassen. Diese Befunde können entsprechende Implikationen für bisherige Studien haben, welche mit Inventurdaten arbeiteten und das Monitoring an sich. Zugleich offenbaren sie aber auch neue Potenziale Verjüngungs- und Walddynamik. Aufgrund der Kleinflächigkeit der Öffnungen führten die beiden Inventur-Ansätze bei der Diversität und der Ähnlichkeit zum Mutterbestand jedoch zu keinen unterschiedlichen Ergebnissen.

Ein weiteres Ziel war es zu erörtern, ob und inwieweit sich die Verjüngungsmuster in kleinflächigen Öffnungen (< 0.05 ha) mit den strukturellen Eigenschaften der Öffnung und des Mutterbestands erklären lassen. Empirische Modelle zur Artengemeinschaft legten nahe, dass die Gemeinschaft im Verjüngungskegel zum überwiegenden Teil aus direktem Einwuchs hervorgeht. Die Vielfalt im Verjüngungskegel war jedoch nicht an derjenigen in der lokalen Kronenschicht gekoppelt. Hingegen förderten offenere Öffnungen tendenziell die Artenvielfalt und

zugleich den asymmetrischen Wettbewerb zu Gunsten schattentoleranterer Arten. Obwohl die artspezifischen Verjüngungsmodelle mit den Standortansprüchen und Verjüngungsstrategien weitgehend übereinstimmen, war das Erklärungsvermögen der verwendeten strukturellen Parameter meist gering. Ausser für die Esche und die Tanne spielte der Mutterbestand aber für jede untersuchte Art eine tragende Rolle. Es wird vermutet, dass neben den artspezifischen Verjüngungsstrategien das Zusammenspiel zwischen Mastverhalten und Entstehungszeitpunkt von Öffnungen erheblich zur Zufälligkeit im Verjüngungsmuster beiträgt.

Von der Verjüngung bis zur Etablierung in die Kronenschicht sind viele Faktoren verantwortlich, welche je nach Lebensphase unterschiedlich zum Tragen kommen (Niinemets 2010). Die vorliegende Studie konzentrierte sich auf eine sehr kurze und frühe Lebensphase. Dass sich die Naturverjüngung in kleinflächigen Öffnungen hin zu einer Gemeinschaft von schattentoleranteren Arten entwickelt ist nicht neu. Doch zeigt Studie auf, dass kleinflächige Öffnungen in mesophilen Buchenwaldgesellschaften nicht bloss als Hort schattentoleranter Arten betrachtet werden dürfen. Der alleinige Blick auf die mittelfristigen Entwicklungstendenzen blendet das Potenzial an Entwicklungsmöglichkeiten aus, welche sich im frühen Entwicklungsstadium der Verjüngung anbieten können. Mit dem sehr eingeschränkten Einfluss von Öffnungen ist zwar davon auszugehen, dass der direkte Einwuchs langfristig die Grundrichtung der Waldentwicklung vorgibt. Doch rückt die Zufälligkeit der Verjüngungsmuster das aufmerksame Beobachten ins Zentrum, wie etwa durch ein aussagekräftiges Monitoring. Kleinflächige Öffnungen können sich als räumlich und zeitlich begrenzte Opportunitätsfenster erweisen. Die Trägheit der untersuchten Buchenstandorte ergäbe sich demnach in erster Linie durch das Verstreichen-Lassen dieser Opportunitäten und nicht ihrem prinzipiellen Unvermögen, Struktur-Reichtum her vorzubringen.

Literaturverzeichnis

- Abd Latif Z, Blackburn GA, 2010. The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, 54 (2), 119-129.
- Abegg M, Brändli U-B, Cioldi F, Fischer C, Herold-Bonardi A, M. H, Keller M, Meile R, Rösler E, Speich S, Traub B, Vidondo B, 2014a. Schweizerisches Landesforstinventar - Ergebnistabelle Nr. 133594: Stammzahl
. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), 18.02.2020, <https://doi.org/10.21258/1021203>
- Abegg M, Brändli U-B, Cioldi F, Fischer C, Herold-Bonardi A, M. H, Keller M, Meile R, Rösler E, Speich S, Traub B, Vidondo B, 2014b. Schweizerisches Landesforstinventar - Ergebnistabelle Nr. 198560: Waldfläche. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), abgerufen am 29.01.2020, <https://doi.org/10.21258/1047049>
- Abegg M, Brändli U-B, Cioldi F, Fischer C, Herold-Bonardi A, M. H, Keller M, Meile R, Rösler E, Speich S, Traub B, Vidondo B, 2014c. Viertes Schweizerisches Landesforstinventar - Ergebnistabellen und Karten im Internet zum LFI 2009-2013 (LFI4b). Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), 06.11.2014, <<http://www.lfi.ch/resultate/>>
- Allen RB, Hurst JM, Portier J, Richardson SJ, 2014. Elevation-dependent responses of tree mast seeding to climate change over 45 years. *Ecology and evolution*, 4 (18), 3525-3537.
- Allen RB, Millard P, Richardson SJ, 2018. A Resource Centric View of Climate and Mast Seeding in Trees. In: Cánovas FM, Lüttge U, Matyssek R (Hrsg.). *Progress in Botany* Vol. 79. Springer International Publishing, Cham, S. 233-268.
- Allgaier Leuch B, Streit K, Brang P, 2017. Naturnaher Waldbau im Klimawandel. Merkblatt für die Praxis 59.1. Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf, 8 S.
- Annighöfer P, Beckschäfer P, Vor T, Ammer C, 2015. Regeneration Patterns of European Oak Species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in Dependence of Environment and Neighborhood. *Plos One*, 10 (8), e0134935.
- Bachofen H, 2009. Nachhaltige Verjüngung in ungleichförmigen Beständen | Sustainable recruitment in uneven aged stands. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 160 (1), 2-10.
- Bartoñ K, 2019. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.6., <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Beck HE, Zimmermann NE, McVicar TR, Vergopolan N, Berg A, Wood EF, 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific data*, 5, 180214-180214.
- Berger S, Walther G-R, 2006. Distribution of evergreen broad-leaved woody species in Insubria in relation to bedrock and precipitation. *Botanica Helvetica*, 116, 65-77.

- Bircher N, Cailleret M, Huber M, Bugmann H, 2015. Empfindlichkeit typischer Schweizer Waldbestände auf den Klimawandel. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 166 (6), 408-419.
- Blackburn GA, Abd Latif Z, Boyd DS, 2014. Forest disturbance and regeneration: a mosaic of discrete gap dynamics and open matrix regimes? *Journal of Vegetation Science*, 25 (6), 1341-1354.
- Brändli U-B, 2010. Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der dritten Erhebung 2004–2006. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Bundesamt für Umwelt, (BAFU.) Birmensdorf, Bern (CH), 312 S.
- Brang P, Spathelf P, Larsen JB, Bauhus J, Boncčina A, Chauvin C, Drössler L, García-Güemes C, Heiri C, Kerr G, Lexer MJ, Mason B, Mohren F, Mühlethaler U, Nocentini S, Svoboda M, 2014. Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 87 (4), 492-503.
- Brassel P, Lischke H, 2001. Swiss National Forest Inventory: Methods and Models of the Second Assessment. Swiss Federal Research Institute (WSL), Birmensdorf, 336 S.
- Bray JR, Curtis JT, 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27 (4), 325-349.
- Bürgi M, Gimmi U, Stuber M, 2013. Assessing traditional knowledge on forest uses to understand forest ecosystem dynamics. *Forest Ecology and Management*, 289, 115-122.
- Caudullo G, Tinner W, de Rigo D, 2016. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz J, de Rigo D, Caudullo G, T. HD, Mauri A (Hrsg.). *European Atlas of Tree Species*. Publication Office of the European Union, Luxembourg (BE), S. 144-116.
- Cremer E, Ziegenhagen B, Schulerowitz K, Mengel C, Donges K, Bialozyt R, Hussendörfer E, Liepelt S, 2012. Local seed dispersal in European silver fir (*Abies alba* Mill.): Lessons learned from a seed trap experiment. *Trees*.
- De Frenne P, Graae BJ, Rodríguez-Sánchez F, Kolb A, Chabrierie O, Decocq G, De Kort H, De Schrijver A, Diekmann M, Eriksson O, Gruwez R, Hermy M, Lenoir J, Plue J, Coomes DA, Verheyen K, 2013. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, 101 (3), 784-795.
- Deiller A-F, Walter J-MN, Trémolières M, 2003. Regeneration strategies in a temperate hardwood floodplain forest of the Upper Rhine: sexual versus vegetative reproduction of woody species. *Forest Ecology and Management*, 180 (1), 215-225.
- DeLong ER, DeLong DM, Clarke-Pearson DL, 1988. Comparing the areas under two or more correlated receiver operating characteristic curves: a nonparametric approach. *Biometrics*, 44,, 837-845.
- Denslow JS, 1987. TROPICAL RAINFOREST GAPS AND TREE SPECIES DIVERSITY. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18 (1), 431-451.
- Diaz-Maroto IJ, Vila-Lameiro P, Ramón-Pumar M, Alañón E, Diaz-Maroto MC, 2015. The different occurrence conditions of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka)

- Liebl. on current habitat in Galicia, NW Iberian Peninsula. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30 (2), 122-134.
- Dobrowolska D, Bončina A, Klumpp R, 2017. Ecology and silviculture of silver fir (*Abies alba* Mill.): a review. *Journal of Forest Research*, 22 (6), 326-335.
- Dobrowolska D, Hein S, Oosterbaan A, Wagner S, Clark J, Skovsgaard JP, 2011. A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 84 (2), 133-148.
- Düggelin C, Keller M, 2017. Schweizerisches Landesforstinventar. Feldaufnahme-Anleitung 2017. Schweizerische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf, 192 S.
- Ellenberg H, Klötzli F, 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitteilungen der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL* 48 (4), 587–930.
- Enderle R, Stenlid J, Vasaitis R, 2019. An overview of ash (*Fraxinus* spp.) and the ash dieback disease in Europe. *CAB Reviews Perspectives in Agriculture Veterinary Science Nutrition and Natural Resources*, 14.
- Fawcett T, 2006. An introduction to ROC analysis. *Pattern Recognition Letters*, 27 (8), 861-874.
- Fortin M, DeBlois J, 2007. Modeling Tree Recruitment with Zero-Inflated Models: The Example of Hardwood Stands in Southern Québec, Canada. *Forest Science*, 53 (4), 529-539.
- Frank A, Heiri C, Kupferschmid AD, 2019. Growth and quality of *Fagus sylvatica* saplings depend on seed source, site, and browsing intensity. *Ecosphere*, 10 (1), e02580.
- Frehner M, 2019. Projekt Nais-LFI: Zuordnung der LFI-Stichprobenpunkte zu Waldgesellschaften. Datenbeschreibung zu den Standortdaten der LFI-Interpretationsfläche 50x50m. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf, 5 S.
- Frehner M, Burnand J, Carraro G, Frey H-U, Lüscher P, 2009. Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald. Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion. Anhang 2A. Bundesamt für Wald und Landschaft (BUWAL), Bern, 180 S.
- Galipaud M, Gillingham MAF, Dechaume-Moncharmont F-X, 2017. A farewell to the sum of Akaike weights: The benefits of alternative metrics for variable importance estimations in model selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 8 (12), 1668-1678.
- Gill RMA, 1992. A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 3. Impact on Trees and Forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 65 (4), 363-388.
- Gonseth Y, Wohlgemuth T, Sansonnens B, Buttler A, 2001. Die biogeographischen Regionen der Schweiz. Erläuterungen und Einteilungsstandard. Umwelt Materialien Nr. 137. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), Bern, 48 S.
- Grubb PJ, 1977. The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: The Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, 52, 107-114.

- Hanewinkel M, Cullmann DA, Schelhaas M-J, Nabuurs G-J, Zimmermann NE, 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3 (3), 203-207.
- Hartig F, 2019. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.2.6., <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- He S, Zhong Y, Sun Y, Su Z, Jia X, Hu Y, Zhou Q, 2017. Topography-associated thermal gradient predicts warming effects on woody plant structural diversity in a subtropical forest. *Scientific Reports*, 7 (1), 40387.
- Hein S, Collet C, Ammer C, Goff NL, Skovsgaard JP, Savill P, 2008. A review of growth and stand dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for silviculture. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 82 (4), 361-385.
- Hobi ML, Ginzler C, Commarmot B, Bugmann H, 2015. Gap pattern of the largest primeval beech forest of Europe revealed by remote sensing. *Ecosphere*, 6 (5), art76.
- Holm JA, Thompson JR, McShea WJ, Bourg NA, 2013. Interactive effects of chronic deer browsing and canopy gap disturbance on forest successional dynamics. *Ecosphere*, 4 (11), art144.
- Hytteborn H, Verwijst T, 2014. Small-scale disturbance and stand structure dynamics in an old-growth *Picea abies* forest over 54 yr in central Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 25 (1), 100-112.
- IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA., 1535 S.
- Jaloviari P, Sedmáková D, Pittner J, Jarčušková Danková L, Kucbel S, Sedmák R, Saniga M, 2020. Gap Structure and Regeneration in the Mixed Old-Growth Forests of National Nature Reserve Sitno, Slovakia *Forests*, 11, 81.
- Jaworski A, 1995. *Silvicultural Characteristic of Forest Trees*. Gutenberg, Kraków (PO), 237 S.
- Keller W, Wohlgemuth T, Kuhn N, Schütz M, Wildi O, 1998. *Waldgesellschaften der Schweiz auf floristischer Grundlage. Statistisch überarbeitete Fassung der «Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz» von Heinz Ellenberg und Frank Klötzli (1972)*. . Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf, 265 S.
- Kelly D, Hart DE, Allen RB, 2001. Evaluating the Wind Pollination Benefits of Mast Seeding. *Ecology*, 82 (1), 117-126.
- Kenderes K, Král K, Vrška T, Standovár T, 2009. Natural gap dynamics in a Central European mixed beech—spruce—fir old-growth forest. *Ecoscience*, 16 (1), 39-47.
- Kern CC, Burton JI, Raymond P, D'Amato AW, Keeton WS, Royo AA, Walters MB, Webster CR, Willis JL, 2017. Challenges facing gap-based silviculture and possible solutions for mesic northern forests in North America. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 90 (1), 4-17.

- Klopčič M, Simončič T, Bončina A, 2015. Comparison of regeneration and recruitment of shade-tolerant and light-demanding tree species in mixed uneven-aged forests: experiences from the Dinaric region. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 88 (5), 552-563.
- Köhl M, Hildebrandt R, Olschofsky K, Köhler R, Rötzer T, Mette T, Pretzsch H, Köthke M, Dieter M, Abiy M, Makeschin F, Kenter B, 2010. Combating the effects of climatic change on forests by mitigation strategies. *Carbon Balance and Management*, 5 (1), 8.
- Kolo H, Ankerst D, Knoke T, 2017. Predicting natural forest regeneration: a statistical model based on inventory data. *European Journal of Forest Research*, 136 (5), 923-938.
- Körner C, Basler D, Hoch G, Kollas C, Lenz A, Randin CF, Vitasse Y, Zimmermann NE, 2016. Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 104 (4), 1076-1088.
- Kramer K, Brang P, Bachofen H, Bugmann H, Wohlgemuth T, 2014. Site factors are more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, 331, 116-128.
- Küchler M, Küchler H, Bedolla A, Wohlgemuth T, 2015. Response of Swiss forests to management and climate change in the last 60 years. *Annals of Forest Science*, 72 (3), 311-320.
- Kuhn M, Wing J, Weston S, Williams A, Keefer C, Engelhardt A, Cooper T, Mayer Z, Kenkel B, Benesty M, Lescarbeau R, Ziem A, Scrucca L, Can Y, Candan T, Hunt T, 2019. caret: Classification and Regression Training. R package version 6.0-84. . <https://CRAN.R-project.org/package=caret>
- Kupferschmid AD, 2018. Selective browsing behaviour of ungulates influences the growth of *Abies alba* differently depending on forest type. *Forest Ecology and Management*, 429, 317-326.
- Kupferschmid AD, Brang P, Bugmann H, 2019. Abschätzung des Einflusses von Verbiss durch wildlebende Huftiere auf die Baumverjüngung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 170 (3), 125-134.
- Kupferschmid AD, Heiri C, 2019. Recovery of *Abies alba* and *Picea abies* saplings to browsing and frost damage depends on seed source. *Ecology and evolution*, 9 (6), 3335-3354.
- Kupferschmid AD, Heiri C, Huber M, Fehr M, Frei M, Gmür P, Imesch N, Zinggeler J, Brang P, Clivaz J-C, Odermatt O, 2015. Einfluss wildlebender Huftiere auf die Waldverjüngung: ein Überblick für die Schweiz. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 166 (6), 420-431.
- Leitgeb E, Reiter R, Englisch M, Lüscher P, Schad P, Feger K-H, 2013. Waldböden - Ein Bildatlas der wichtigsten Bodentypen aus Österreich, Deutschland und der Schweiz. Wiley-VCH, Weinheim (D), 387 S.
- Lindner M, Fitzgerald JB, Zimmermann NE, Reyher C, Delzon S, van der Maaten E, Schelhaas M-J, Lasch P, Eggers J, van der Maaten-Theunissen M, Suckow F, Psomas A, Poulter B, Hanewinkel M, 2014. Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, 146, 69-83.

- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer M, Marchetti M, 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259, 698-709.
- MacArthur RH, Wilson EO, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J, 232 S.
- Madsen P, Hahn K, 2008. Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles — a gap cutting based experiment. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 (7), 1716-1729.
- Malcolm DC, Mason WL, Clarke GC, 2001. The transformation of conifer forests in Britain — regeneration, gap size and silvicultural systems. *Forest Ecology and Management*, 151 (1), 7-23.
- Marcais B, Husson C, Cael O, Dowkiw A, Saintonge F-X, Delahaye L, Collet C, Chandelier A, 2017. Estimation of Ash Mortality Induced by *Hymenoscyphus fraxineus* in France and Belgium. *Baltic forestry*, 23 (1), 159-167.
- McCune B, Keon D, 2002. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science*, 13 (4), 603-606.
- MeteoSchweiz, 2014. *Klimaszenarien Schweiz – eine regionale Übersicht*. Fachbericht MeteoSchweiz 243. Meteo Schweiz, Bern, 36 S.
- Muscolo A, Bagnato S, Sidari M, Mercurio R, 2014. A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, 25 (4), 725-736.
- Nagel TA, Svoboda M, Kobal M, 2014. Disturbance, life history traits, and dynamics in an old-growth forest landscape of southeastern Europe. *Ecological Applications*, 24 (4), 663-679.
- Nakagawa S, Johnson PCD, Schielzeth H, 2017. The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of The Royal Society Interface*, 14 (134), 20170213.
- Niinemets Ü, 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260 (10), 1623-1639.
- Nussbaumer A, Waldner P, Apuhtin V, Aytar F, Benham S, Bussotti F, Eichhorn J, Eickenscheidt N, Fabianek P, Falkenried L, Leca S, Lindgren M, Manzano Serrano MJ, Neagu S, Nevalainen S, Pajtik J, Potočić N, Rautio P, Sioen G, Stakėnas V, Tasdemir C, Thomsen IM, Timmermann V, Ukonmaanaho L, Verstraeten A, Wulff S, Gessler A, 2018. Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe. *Forest Ecology and Management*, 429, 336-350.
- O'Hara KL, 2015. What is close-to-nature silviculture in a changing world? *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 89 (1), 1-6.
- Odermatt O, 2014. Wildverbiss. Wann sind die kritischen Phasen? *Wald Holz* 95 (2), 23-26.
- Pearse IS, Koenig WD, Kelly D, 2016. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist*, 212 (3), 546-562.

- Pearson K, 1895. Notes on regression and inheritance in the case of two parents. *Proceedings of the Royal Society of London*, 58, 240–242.
- Poschenrieder W, Biber P, Pretzsch H, 2018. An Inventory-Based Regeneration Biomass Model to Initialize Landscape Scale Simulation Scenarios. *Forests*, 9 (4).
- Potvin C, Dutilleul P, 2009. Neighborhood effects and size-asymmetric competition in a tree plantation varying in diversity. *Ecology*, 90 (2), 321-327.
- RCoreTeam, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Rigling A, Schaffner H-P (Bundesamt für Umwelt (BAFU), Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL)), 2015. Waldbericht 2015 - Zustand und Nutzung des Schweizer Waldes. Bundesamt für Umwelt (BAFU), Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Bern, Birmensdorf, 144 S.
- Robin X, Turck N, Hainard A, Tiberti N, Lisacek F, Sanchez J-C, Müller M, 2011. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves *BMC Bioinformatics*, 12, 77.
- Rodgers VL, Smith NG, Hoepfner SS, Dukes JS, 2018. Warming increases the sensitivity of seedling growth capacity to rainfall in six temperate deciduous tree species. *AoB PLANTS*, 10 (1).
- Rozenberger D, Mikac S, Anić I, Diaci J, 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech–fir forest reserves in South East Europe. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 80 (4), 431-443.
- Schielzeth H, 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1 (2), 103-113.
- Schielzeth H, Nakagawa S, 2013. Nested by design: model fitting and interpretation in a mixed model era. *Methods in Ecology and Evolution*, 4 (1), 14-24.
- Schliemann SA, Bockheim JG, 2011. Methods for studying treefall gaps: A review. *Forest Ecology and Management*, 261 (7), 1143-1151.
- Schmid U, Bircher N, Bugmann H, 2015. Naturnaher und multifunktionaler Waldbau in Zeiten des Klimawandels – eine Fallstudie. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 166 (5), 314-324.
- Schütz J-P, 1998. Licht bis auf den Waldboden: Waldbauliche Möglichkeiten zur Optimierung des Lichteinfalls im Walde. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 149, 843–864.
- Schütz J-P, Saniga M, Diaci J, Vrška T, 2016. Comparing close-to-naturesilviculture with processes in pristine forests: lessons from Central Europe. *Annals of Forest Science*, 73 (4), 911-921.
- Schütz JP, 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 72 (4), 359-366.
- Schütz JP, 2002. Die Technik der Waldverjüngung von Wäldern mit Ablösung der Generationen. Skript zur Vorlesung Waldbau II. Eidgenössische Technische Hochschule ETH, Zürich, 140 S.

- Schwinning S, Kelly CK, 2013. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. *Functional Ecology*, 27 (4), 886-897.
- Seidl R, Fernandes P, Fonseca T, Gillet F, Jonsson A, Merganicova K, Netherer S, Arpacı A, Bontemps J-D, Burgmann H, Olabarria J, Lasch P, Meredieu C, Moreira F, Schellaas M, Mohren GMJ, 2011. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling*, 222, 903-924.
- Seidl R, Thom D, Kautz M, Martin-Benito D, Peltoniemi M, Vacchiano G, Wild J, Ascoli D, Petr M, Honkaniemi J, Lexer MJ, Trotsiuk V, Mairota P, Svoboda M, Fabrika M, Nagel TA, Reyer CPO, 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7, 395.
- Simpson EH, 1949. Measurement of Diversity. *Nature*, 163 (4148), 688-688.
- Spathelf P, Bolte A, van der Maaten E, 2015. Is Close-to-Nature Silviculture (CNS) an adequate concept to adapt forests to climate change? *Landbauforschung Volkenrode*, 65, 161-170.
- Stiers M, Willim K, Seidel D, Ammer C, Kabal M, Stillhard J, Annighöfer P, 2019. Analyzing Spatial Distribution Patterns of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Regeneration in Dependence of Canopy Openings. *Forests*, 10, 637.
- Stocks JJ, Buggs RJA, Lee SJ, 2017. A first assessment of *Fraxinus excelsior* (common ash) susceptibility to *Hymenoscyphus fraxineus* (ash dieback) throughout the British Isles. *Scientific Reports*, 7 (1), 16546.
- Suggitt AJ, Platts PJ, Barata IM, Bennie JJ, Burgess MD, Bystriakova N, Duffield S, Ewing SR, Gillingham PK, Harper AB, Hartley AJ, Hemming DL, Maclean IMD, Maltby K, Marshall HH, Morecroft MD, Pearce-Higgins JW, Pearce-Kelly P, Phillimore AB, Price JT, Pyke A, Stewart JE, Warren R, Hill JK, 2017. Conducting robust ecological analyses with climate data. *Oikos*, 126 (11), 1533-1541.
- Swisstopo (Federal Office of Topography (Swisstopo)), 2007. DHM25. The digital height model of Switzerland. Federal Office of Topography, Bern, 15 S.
- Swisstopo, 2019. Geologischer Atlas der Schweiz 1:25'000. Bundesamt für Landestopographie (swisstopo), Schweizer Akademie der Wissenschaften (SciNat), 29.01.2020, abgerufen am 29.01.2020, https://www.geocat.ch/geonetwork/srv/ger/md.viewer#/full_view/258814a5-8fcf-47df-b0c6-160602b0078c/tab/complete
- Szabò P, Hédi R, 2011. Advancing the Integration of History and Ecology for Conservation. *Conservation Biology*, 25 (4), 680-687.
- Thom D, Rammer W, Seidl R, 2017. Disturbances catalyze the adaptation of forest ecosystems to changing climate conditions. *Global Change Biology*, 23 (1), 269-282.
- Turner MG, 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91 (10), 2833-2849.
- Vitasse Y, Hoch G, Randin CF, Lenz A, Kollas C, Körner C, 2012. Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. *Journal of Biogeography*, 39 (8), 1439-1449.

- Wagner S, 1997. Ein Modell zur Fruchtausbreitung der Esche (*Fraxinus excelsior* L.) unter Berücksichtigung von Richtungs- seffekten. . *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 168, 149-155.
- Warton DI, Lyons M, Stoklosa J, Ives AR, 2016. Three points to consider when choosing a LM or GLM test for count data. *Methods in Ecology and Evolution*, 7 (8), 882-890.
- Watt AS, 1947. Pattern and Process in the Plant Community. *Journal of Ecology*, 35 (1/2), 1-22.
- Webster CR, Lorimer CG, 2005. MINIMUM OPENING SIZES FOR CANOPY RECRUITMENT OF MIDTOLERANT TREE SPECIES: A RETROSPECTIVE APPROACH. *Ecological Applications*, 15 (4), 1245-1262.
- Weiner J, 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 5 (11), 360-364.
- Wesołowski T, Rowiński P, Maziarz M, 2015. Interannual variation in tree seed production in a primeval temperate forest: does masting prevail? *European Journal of Forest Research*, 134 (1), 99-112.
- White PS, Pickett STA, 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: Pickett STA, White PS (Hrsg.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, S. 3-13.
- Wilcox KR, Blair JM, Smith MD, Knapp AK, 2016. Does ecosystem sensitivity to precipitation at the site-level conform to regional-scale predictions? *Ecology*, 97 (3), 561-568.
- Wohlgemuth T, Conedera M, Albisetti AK, Moser B, Usbeck T, Brang P, Dobbertin M, 2008. Effekte des Klimawandels auf Windwurf, Waldbrand und Walddynamik im Schweizer Wald I Effects of climate change on windthrow, forest fire and forest dynamics in Swiss forests. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 159 (10), 336-343.
- Wohlgemuth T, Gallien L, Zimmermann NE, 2016. Verjüngung von Buche und Fichte im Klimawandel In: Pluess AR, Augustin S, Brang P (Hrsg.). *Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien*. Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern; Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Haupt, Bern, Stuttgart, Wien, S. 115–135.
- Wohlgemuth T, Kramer K, 2015. Waldverjüngung und Totholz in Sturmflächen 10 Jahre nach Lothar und 20 Jahre nach Vivian. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 166 (3), 135-146.
- Yamamoto S-I, 1992. The gap theory in forest dynamics. *The botanical magazine = Shokubutsu-gaku-zasshi*, 105 (2), 375-383.
- Yamamoto S-I, 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5 (4), 223-229.
- Žemaitis P, Gil W, Borowski Z, 2019. Importance of stand structure and neighborhood in European beech regeneration. *Forest Ecology and Management*, 448, 57-66.
- Zeppel MJB, Wilks JV, Lewis JD, 2014. Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. *Biogeosciences*, 11 (11), 3083-3093.
- Zhang D, 2016. A coefficient of determination for generalized linear models. *The American Statistician*.

- Zhang D, 2018. rsq: R-Squared and Related Measures. R package version 1.1., <https://CRAN.R-project.org/package=rsq>
- Zhu J, Lu D, Zhang W, 2014. Effects of gaps on regeneration of woody plants: a meta-analysis. *Journal of Forestry Research*, 25 (3), 501-510.

Anhang

Tab. 17 Auszug aus einem Feldprotokoll. Es wurde so formatiert, dass es nach der digitalen Erfassung automatisch eingelesen werden konnte.

CLNR		AUFN_ID		DATUM	
------	--	---------	--	-------	--

AUFN_EIGENSCH	Zentrum_od_Kegel	Randeffekte_j_n	Randeff_Ursache	Verj_flaechig_j_n	Letzter_Eingriff_J

AUFN_POSITION	In_Plot_j_n	E	N	var	

AUFN_METRIK	Abgrenzbarkeit	Laenge	Breite1	Breite2	Kegelhoehe_max

OBS	BA	Q	h_klasse_cm	Stf	Verbiss_0	Verbiss_1	Verbiss_2	Verbiss_3
			10-39	1				
			40-129	2				
			h>130 & DBH<4	3				
			8> DBH >=4	4				
			10-39	1				
			40-129	2				
			h>130 & DBH<4	3				
			8> DBH >=4	4				
			10-39	1				
			40-129	2				
			h>130 & DBH<4	3				
			8> DBH >=4	4				

Bem_Aufnahme

Bem_Standort

Tab. 18 Beschreibung der verwendeten Daten für die Modellierung. Die Abkürzungen beziehen sich auf die Angaben im Text beziehungsweise in den Tabellen.

Typ	Gruppe	Variable	Einheit	Minimum	Mittelwert	Maximum	Standardabweichung
Prädiktor	Kegel	$h_{K,max}$	[m]	31	136.101	554	102.095
...	...	$h_{K,max}$	[m]	0.4	3.949	8.5	1.852
...	...	$r_{h/b}$	[-]	0.117	0.193	0.817	0.111
...	Klima	HLI	[-]	-0.146	0.271	0.8	0.215
...	...	$Elev$	[m .ü.M]	440	901	1442	250.748
...	Bestand	Sp_B	[n]	1	3.323	7	1.101
...	...	Dom_B Buche	[%]	0	44.169	100	29.631
...	...	Dom_B Fichte	[%]	0	19.782	100	24.127
...	...	Dom_B Tanne	[%]	0	19.645	84	19.514
...	...	Dom_B Bergahor	[%]	0	4.008	30	5.972
...	...	Dom_B Esche	[%]	0	2.444	50	8.348
...	...	Dom_B Eiche	[%]	0	4.911	90	17.549
Zielvariable	Kegel	$H_{simp,K}$	[-]	0	0.432	0.79	0.201
...	...	Sp_K	[-]	1	5.081	11	1.747
...	...	deg_{TR}	[-]	0	0.777	1	0.257
...	...	D_{bc}	[-]	0.062	0.484	1	0.226
...	...	Abs Buche	[n]	0	3.140	45.16	5.996
...	...	Abs Fichte	[n]	0	0.340	8.754	0.985
...	...	Abs Tanne	[n]	0	1.194	13.329	2.34
...	...	Abs Bergahorn	[n]	0	1.893	40.585	5.538
...	...	Abs Esche	[n]	0	1.462	16.711	2.814
...	...	Abs Eiche	[n]	0	4.768	142.444	19.809
...	...	Dom Buche	[-]	0	0.568	1	0.309
...	...	Dom Fichte	[-]	0	0.043	0.581	0.104
...	...	Dom Tanne	[-]	0	0.105	0.952	0.191
...	...	Dom Bergahorn	[-]	0	0.092	0.743	0.144
...	...	Dom Esche	[-]	0	0.063	0.603	0.101
...	...	Dom Eiche	[-]	0	0.027	0.844	0.106

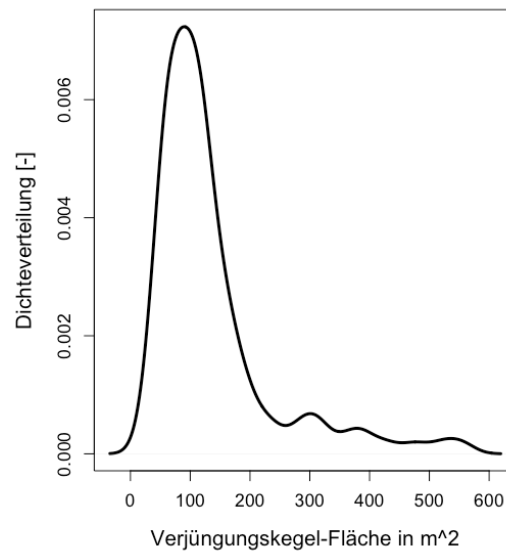


Abb. 11: Dichteverteilung von den Flächen der aufgefundenen Verjüngungskegel. Sie entspricht in ihrer Form der Häufigkeitsverteilung von Waldöffnungen in naturnahen Buchenwäldern Osteuropas (Hobi et al. 2015).

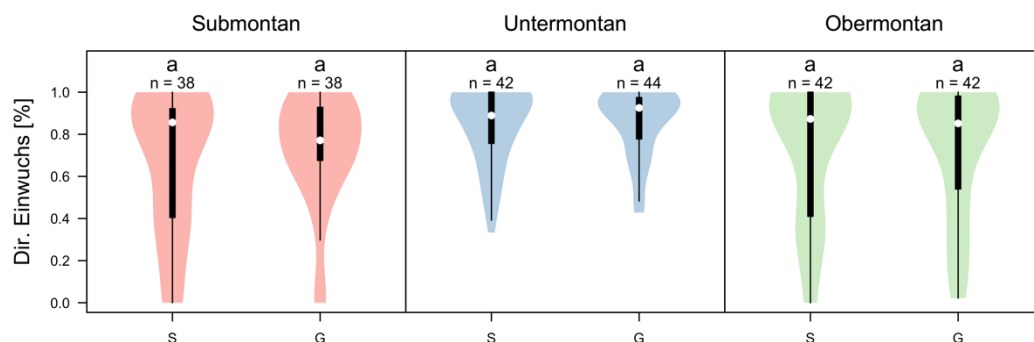


Abb. 12: Violin-Plots zum direkten Einwuchsgrad gemessen als die relative Abundanz sämtlicher Arten, welche auch im Mutterbestand vertreten sind. Die Kürzel in der y-Achse S = LFI-Satelliten-Plot, G = Verjüngungskegel. Die Buchstabenkombinationen stehen für statistisch homogene Gruppen, wobei Kombinationen mit komplett unterschiedlichen Buchstaben einen signifikanten Unterschied darstellen (paarweiser Wilcoxon-Test mit Bonferroni-Korrektur; $\alpha = 0.05$). Weisse Punkte stellen den Median dar, die dicken Balken repräsentieren 50 % der Daten und die Linien die Spannweite zwischen Maxima und Minima.

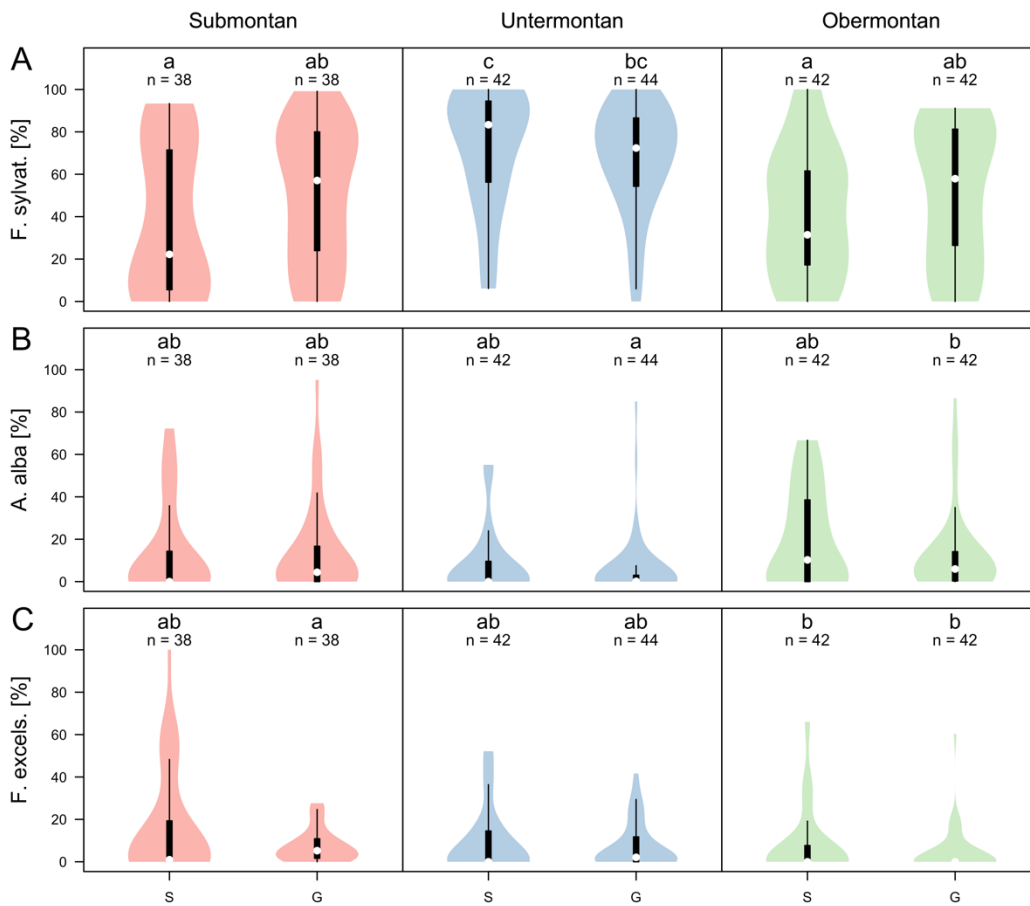


Abb. 13: Restliche Violin-Plots zur relativen Abundanz (Dominanz) der Baumarten in den LFI-Satelliten-Plots (S) und in den Verjüngungskegeln (G). A) Buche (*Fagus sylvatica*), B) Tanne (*Abies alba*) und C) Esche (*Fraxinus excelsior*). Die Buchstabenkombinationen stehen für statistisch homogene Gruppen, wobei Kombinationen mit komplett unterschiedlichen Buchstaben einen signifikanten Unterschied darstellen (paarweiser Wilcoxon-Test mit Bonferroni-Korrektur; $\alpha = 0.05$).