Julius-Maximilians-Universität Würzburg

Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie (Zoologie III)

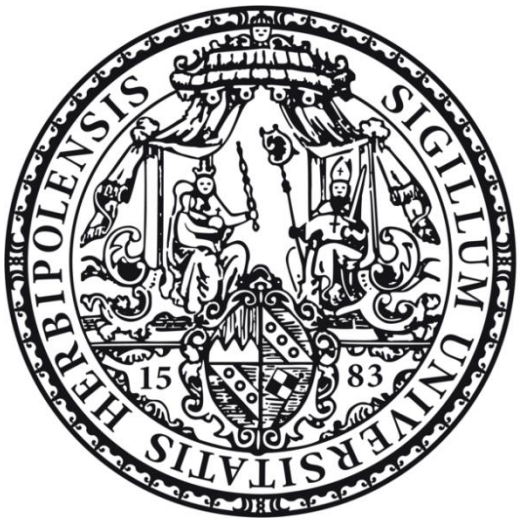
Prüfer: Prof. Dr. Jörg Müller

Betreuer: Ludwig Lettenmaier

Erste Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien

Schriftliche Hausarbeit

Der Einfluss von Huftierfraß und Licht auf die Ökosystemfunktion Prädation in der Waldnaturverjüngung am Beispiel von Knetraupen



Verfasser: Jonas Zacherl

Matrikelnummer: 2469200

Studiengang: LA GYM Biologie/Chemie

Abgabetermin: 27.08.2024

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung 1

Abstract 2

1. Einleitung 3

1.1 Ökosystemleistungen und Ökosystemfunktionen 3

1.2 Naturverjüngung im Wald 3

1.3 Einflussfaktoren auf die Prädation von herbivoren Insekten 5

1.4 Hypothesen 7

2. Material und Methoden 8

2.1 Untersuchungsfläche 8

2.2.Experimentvorbereitung 10

2.3 Experimentdurchführung 11

2.4 Auswertung der Bissspuren 13

2.5 Statistische Auswertung 14

3. Ergebnisse 15

3.1 Deskriptive Statistik 15

3.2 Analytische Statistik 18

4. Diskussion 19

4.1 Licht erhöht die Prädation 19

4.2 Ausschluss von Huftierfraß hat keinen Einfluss auf die Prädation 22

5. Fazit 23

6. Literaturverzeichnis 24

7. Eigenständigkeitserklärung 29

8. Anhang 30

8.1 Interaktionseffekte 30

Zusammenfassung

Angesichts des Klimawandels nimmt die Baumsterblichkeit im Ökosystem Wald aufgrund von erhöhter Temperatur, Trockenheit sowie Schädlingsbefall zu, was zu stärkerem Lichteinfall im Waldbestand führt. Naturverjüngung unterstützt die Anpassung des Waldes an die veränderten Wuchsbedingungen, hängt jedoch stark von der Lichtverfügbarkeit sowie dem Verbiss durch Huftiere ab und hat zusätzlich mit den zunehmenden herbivoren Insekten zu kämpfen. Deshalb spielt die Regulation von herbivoren Insekten durch die Prädation verschiedener Artengruppen eine wichtige Rolle.

Um den Einfluss von Huftierfraß und Licht auf die Ökosystemfunktion Prädation im Rahmen der Waldnaturverjüngung besser verstehen zu können, habe ich Waldflächen aus einem übergeordneten Experiment verwendet, in welchem durch forstliche Eingriffe das Kronendach entweder komplett geöffnet wurde oder weitgehend geschlossen blieb. Zusätzlich wurde ein Zaun pro Fläche aufgestellt. Die Flächen (Plots) bestehen jeweils aus zwei 6x6 m großen Untersuchungsflächen (Subplots), auf denen ich künstliche Knetraupen ausgebracht habe. Anschließend wurden die Raupen auf Bissspuren von Prädatorengruppen wie Säugetieren, Vögeln und Arthropoden untersucht. Ich bin der Frage nachgegangen, ob sich die Prädation von Raupen zwischen Licht und Schatten unterscheidet und welchen Einfluss der Huftierfraß als entscheidender Faktor für die junge, vier Jahre alte Naturverjüngung auf die Prädation hat.

Meine Ergebnisse zeigen, dass die Regulation von herbivoren Insekten in der frühen Waldnaturverjüngungsphase vor allem durch den Lichteinfall des Kronendachs bestimmt und nicht durch Huftierfraß beeinflusst wird. Aus meinen Ergebnissen lässt sich schließen, dass Forstbetriebe durch das Öffnen von vereinzelten Kronendächern die Prädation auf diesen Flächen erhöhen und damit einen Beitrag zur Regulation von herbivoren Insekten leisten können.

Abstract

In view of climate change, tree mortality in the forest ecosystem is increasing due to higher temperatures, drought and pest infestation, which leads to greater light incidence in the forest stand. Natural regeneration supports the adaptation of the forest to the changed growing conditions, but is heavily dependent on the availability of light and browsing by ungulates and also has to contend with the increasing number of herbivorous insects. Therefore, the regulation of herbivorous insects through the predation of different species groups plays an important role.

In order to better understand the influence of ungulate predation and light on the ecosystem function of predation in the context of forest regeneration, I used forest plots from a higher-level experiment in which the canopy was either completely opened or remained largely closed due to forestry interventions. In addition, one fence was erected per plot. On these plots, I placed artificial caterpillars and then examined the caterpillars for bite marks of the predator groups mammals, birds and arthropods. I investigated the question of whether the predation of caterpillars differs between light and shade and what influence ungulate feeding has on predation as a decisive factor for the young, four-year-old natural regeneration.

My results show that the regulation of herbivorous insects in the early forest natural regeneration phase is mainly determined by light incidence of the canopy and not influenced by ungulate predation. Forest managers can contribute to the regulation of herbivorous insects by opening up canopies.

1. Einleitung

1.1 Ökosystemleistungen und Ökosystemfunktionen

Unter dem Begriff Ökosystemleistungen wird ein auf den Menschen fokussiertes Konzept verstanden, welches Dienstleistungen der Natur für den Menschen beschreibt und damit vor allem das menschliche Wohlergehen fördert (Ibisch et al., 2021). Das Millennium Ecosystem Assessment (MEA) gliedert die Ökosystemleistungen in vier Kategorien: versorgende Leistungen (provisioning services), regulierende Leistungen (regulating services), kuturelle Leistungen (cultural services) sowie Basisleistungen (supporting services). Klimaregulierung, Wasserreinigung und natürliche Schädlingsregulation sind Beispiele, die sich aus der Regulation von Ökosystemprozessen ergeben (MEA, 2005). Insektenfressende Vögel erbringen beispielsweise eine bedeutende Ökosystemleistung, indem sie in forst- oder landwirtschaftlichen Systemen die Schädigung von Pflanzen durch herbivore Insekten verringern und damit die Erträge gesteigert werden. Dies wird zum Beispiel durch die Ergebnisse von Mols & Visser (2012) auf Apfelplantagen oder Maas et al. (2015) auf agrarforstlichen Kakaoplantagen bestätigt. Als Ökosystemfunktionen werden grundsätzlich Prozesse, Zusammenhänge und Interaktionen zwischen Organismen innerhalb eines Ökosystems bezeichnet, die zur Selbstregulierung, Stabilität und Aufrechterhaltung dieses Ökosystems beitragen (Härdtle, 2024). Beispiele für wichtige Ökosystemfunktionen sind Primärproduktion, Bestäubung und Prädation.

1.2 Naturverjüngung im Wald

Die Förderung von Mischbeständen und naturnahen Wäldern mit Erhöhung des Laubholzanteils ist eine wichtige Strategie, um auf die zukünftig veränderten Wuchsbedingungen vorbereitet zu sein (Spiecker, 2006) und weiterhin den menschlichen Bedürfnissen gerecht zu werden. Dabei spielt die Naturverjüngung eine bedeutende Rolle, die sich zum einen aus ökonomischer Sicht, aber auch durch genetische Anpassung des Baumnachwuchses an die lokalen Umweltbedingungen besonders eignet (Czajkowski et al. 2006; Rellstab et al. 2016).

Die meisten heutigen Waldökosysteme in Deutschland sind in ihrem Erscheinungsbild sehr stark vom Menschen geprägt und durch die Auswirkungen des Klimawandels enorm betroffen (Averbeck et al., 2021). Aufgrund des Klimawandels verändern sich wichtige ökologische

Rahmenbedingungen für den Wald, die sich vor allem in der Erhöhung der Temperaturen und der Verringerung der Niederschläge sowie der dadurch zunehmenden Dürreperioden äußern (Kölling & Zimmermann, 2007). Diese Veränderungen beeinträchtigen die Fitness und Konkurrenzfähigkeit der Baumarten, führen zu erhöhter Sterblichkeit einzelner Bäume und können die Vitalität ganzer Bestände mindern oder sogar deren Absterben verursachen (Walthert et al. 2021, Arend et al. 2021, Hammond et al. 2022). Insgesamt nimmt die Widerstandsfähigkeit von Bäumen, die unter Trockenheit und Hitze leiden ab, was sie anfälliger für herbivore Insekten und Krankheiten macht. Besonders betroffen sind flachwurzelnde Baumarten wie die Fichte (*Picea abies*) und bei ausbleibenden Frühjahrsniederschlägen auch die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) (Walthert et al. 2021). Der am meisten gefürchtete Schädling in der Forstwirtschaft, der Buchdrucker (*Ips* typographus) kann sich beispielsweise durch das veränderte Klima schneller fortpflanzen und geschwächte Bäume (z.B. durch Trockenstress) leichter besiedeln (Averbeck et al., 2021). Diese natürlichen Störungen führen zu einer erhöhten Waldmortalität (Allen et al., 2010), wodurch sich das Kronendach öffnet und die Lichtverfügbarkeit im Bestand zunimmt. Laut Klimaszenarien werden diese Störungen weiter zunehmen (Seidl et al. 2014, 2017). Im Vergleich zu den in der Vergangenheit bevorzugt angebauten Nadelbaumarten wie Fichte (*P. abies*) und Kiefer (*Pinus sp*.) zeigen die meisten Laubbaumarten wie Rotbuche (*Fagus sylvatica)*, Eiche (*Quercus sp*.), Ahorn (*Acer sp.*) und Esche (*Fraxinus sp.*) in der Regel eine größere Widerstands- sowie Anpassungsfähigkeit gegenüber diesen Auswirkungen des Klimawandels (Bonifils et al., 2015).

Naturverjüngung führt zu einem Generationenwechsel im Waldbestand, dessen Diversität und Qualität von einem stabilen Altbestand mit geeignetem Mischungsverhältnis der Arten und der Samenproduktion in der Baumschicht beeinflusst wird (Mölder, 2009). Als langfristig weitaus bedeutendere Voraussetzungen für die Etablierung des Jungwuchses gelten neben Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit sowie der Konkurrenz zwischen Baumindividuen und krautigen Pflanzen insbesondere die Lichtverfügbarkeit und der Verbiss durch Huftiere (Topoliantz & Ponge, 2000; Ammer et al., 2010). Die Lichtverfügbarkeit variiert je nach Standort und auch die Lichtdurchlässigkeit des Kronendachs ist baumartspezifisch (Barbier et al., 2008; Van Oijen et al., 2005). Zudem werden die Lichtverhältnisse im Wald durch die oben genannten natürlichen Störungen oder durch menschliches Handeln, zum Beispiel durch Eingriffe des Forstbetriebs, beeinflusst. Eine höhere Lichteinwirkung fördert dabei das Wachstum und die Vielfalt der Baumverjüngung (Petritan et al., 2007; Sevillano et al., 2016)

sowie die Vielfalt der Krautschicht (Naaf & Wulf, 2007). Aufgrund des Anstiegs der Huftierpopulationen in Mitteleuropa in den letzten Jahrzehnten (Apollonio et al., 2010), ist der Wildverbiss durch Huftiere ein weiterer entscheidender Faktor für die natürliche Waldverjüngung. Der Verbiss durch Huftiere kann erhebliche Auswirkungen auf die Zusammensetzung und Struktur von Wäldern haben, da besonders schmackhafte Baumarten verringert werden und damit das Waldökosystem durch eine Verringerung der Baumartendiversität verändert wird (Kolstad et al., 2018).

1.3 Einflussfaktoren auf die Prädation von herbivoren Insekten

In ganz Europa konnte in den vergangenen Jahrzenten eine Zunahme an insektenbedingten Waldschäden festgestellt werden (Rouault et al., 2006; Schelhaas et al., 2003), die auch vor der natürlichen Verjüngung nicht halt machen. In einem frühen Entwicklungsstadium ist dies entscheidend, da ein zu hoher Schädlingsbefall die Waldverjüngung verhindert. Umso wichtiger ist die Prädation von herbivoren Insekten. Wie oben bereits beschrieben, hat Licht und Huftierfraß einen entscheidenden Einfluss auf die Pflanzenzusammensetzung, welche wiederum die Prädation von Schädlingen beeinflussen kann.

Es wird allgemein angenommen, dass in Baummischungen eine größere Vielfalt und Abundanz von Prädatoren (natürliche Feinde der Pflanzenfresser) vorkommt als in Monokulturen, bedingt durch die höhere Komplexität des Habitats, die größere Nischenverfügbarkeit und die Vielfalt der Beute (Pflanzenfresser). Diese Beobachtung basiert nicht nur auf der klassischen ökologischen Feindhypothese (Enemies Hypothesis) von Root (1973), sondern wird auch durch neuere Studien belegt. Beispielsweise konnte festgestellt werden, dass die Pflanzenvielfalt in Wäldern den Artenreichtum von natürlichen Feinden (Räuber und Parasitoiden) und insbesondere Pflanzenfressern positiv beeinflusst (Schuldt et al., 2019). Darüber hinaus kann die Baumartenvielfalt den Fraßdruck durch Pflanzenfresser verringern. Untersuchungen von Jactel et al. (2021) zeigen, dass die Insektenherbivorie in baumartenreichen Waldbeständen durchschnittlich geringer ist, als in baumartenarmen Beständen. Eine weitere Studie fand heraus, dass in Laubwäldern der gemäßigten Zone die Beziehung zwischen Herbivorie und Baumvielfalt signifikant ist, wobei insbesondere Buchen von einer höherer Baumartenvielfalt profitieren. Aufgrund dieser Umgebung konnte bei Buchen eine höhere Abundanz von Räubern festgestellt werden (Sobek et al., 2009).

Des Weiteren spielt die Lichtverfügbarkeit eine zentrale Rolle bei den Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern in Wäldern. In einem Experiment in den Tropen, konnte festgestellt werden, dass Sämlinge in den lichtreichen Lücken stärker von Raupen gefressen wurden als im Unterholz und die pflanzenfressenden Insekten in lichtreichen Lücken explizit nach Setzlingen suchen (Norghauer et al., 2008). Somit beeinflusst die Lichtverfügbarkeit die Anfälligkeit für Herbivorie. Ein damit verbundener abiotischer Faktor ist die Temperatur. Bei erhöhtem Lichteinfall und der dadurch steigenden Temperatur wird eine höhere Prädation von ektothermen Tieren (d.h. Tiere, deren Körpertemperatur sowie Aktivität vollständig von der Außentemperatur abhängt) wie Arthropoden erwartet (Roslin et al., 2017; Zvereva et al., 2019). Die Studie von Vázquez-González et al. (2024) zeigte jedoch keine Zunahme der Prädation durch Arthropoden bei erhöhter Temperatur. Auch die Baumvielfalt führte nicht zu verstärkter Prädation durch Arthropoden. Allerdings förderten höhere Temperaturen und Baumartenreichtum die Kontrolle von Insektenherbivoren durch Vögel.

Außerdem können Veränderungen der Habitatstruktur durch Huftiere den Prädationsdruck durch Arthropoden beeinflussen, da Prädatoren stark von den sie umgebenden Lebensgemeinschaften abhängen (Nordkvist et al., 2023). Es wurde festgestellt, dass beispielsweise bodenbewohnende Käfer auf strukturelle Veränderungen reagieren, was zu Unterschieden in der Artenzusammensetzung führt (Lilleeng et al., 2018). Auch die Häufigkeit von Ameisen unterscheidet sich zwischen verbissenen und unverbissenen Bäumen (Nordkvist et al., 2021).

1.4 Hypothesen

Obwohl bereits einige Erkenntnisse vorhanden sind, wurde die Waldnaturverjüngung bisher kaum untersucht und insbesondere die Trennung zwischen Licht und Huftierfraß fehlt. Daher stelle ich mir die wichtige Frage, ob der Verbiss durch Huftiere den Prädationsdruck auf herbivore Insekten in Wäldern beeinflussen kann und welchen Einfluss dabei die Lichtverfügbarkeit hat. Dabei konzentriere ich mich auf die allgemeinen Effekte in der Naturverjüngung und formuliere dazu folgende Hypothesen:

Hypothese I:

Die Prädation von Raupen nimmt bei viel Lichteinfall zu.

Hypothese II:

Die Prädation von Raupen ist innerhalb der eingezäunten Flächen höher als auf den Flächen ohne Zaun.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsfläche

Die Durchführung des Experiments fanden auf den Flächen im Universitätwald der Julius-Maximilians-Universität Würzburg statt. Diese Flächen liegen im Norden von Bayern nahe der Ortschaft Sailershausen im Landkreis Haßfurt (Abbildung 1). Der Wald erstreckt sich über 2346,4 ha, wovon 2176,2 ha bewirtschafteter Mischwald sind. Dominierende Baumarten sind Rotbuche (*F. sylvatica*) mit 21 % sowie Stieleiche (*Q. robur*) mit 19 %. Des Weiteren kommt auch Hainbuche (*Carpinus betulus*) mit 11 % und Edelhölzer (19 %) wie Berg-, (*A. pseudoplatanus*), Spitz- (*A. platanoides*) und Feldahorn (*A. campestre*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Vogel-Kirsche (*Prunus avium*) sowie Elsbeere (*Sorbus torminalis*) vor. Insgesamt liegt der Laubholzanteil bei 74 %. Neben Laubgehölzen besteht das Areal zu 26 % aus Nadelgehölzen, die sich zu 16 % aus Kiefern (*Pinus sp.*), Lärchen (*Larix sp.*), *Douglasie* (*Pseudotsuga menziesii*) und mittlerweile nur noch 10 % Fichte (*P. abies*) zusammensetzten.

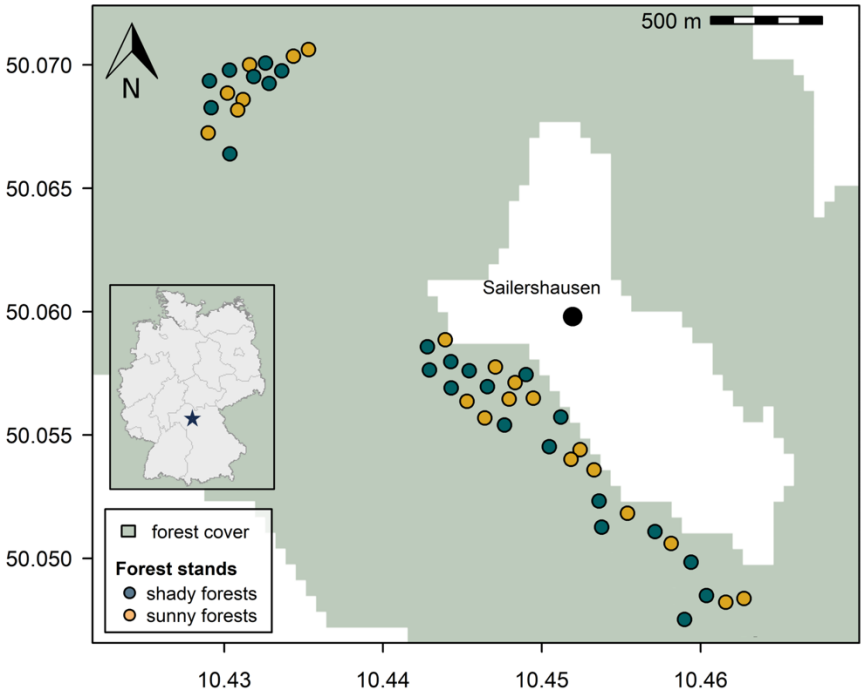


Abbildung 1: Lage der 45 Versuchsflächen im Universitätswald der Universität Würzburg mit offenen (sonnigen) und geschlossenen (schattigen) Kronendächern.

Um den Einfluss von Licht und Huftierfraß auf die Prädation auf Raupen zu untersuchen, wurden bestandsmanipulierte Flächen aus einem anderen Experiment verwendet. Auf diesen Flächen wurden in der Wintersaison 2018/2019 Eingriffe in die Bestandsstruktur der Waldbestände durchgeführt. Ziel dieser Behandlungen ist es, die strukturelle Vielfalt und Komplexität des Bestandes zu erhöhen (Müller et al., 2023). Die Eingriffe wurden in unterschiedlichen räumlichen Anordnungen (aggregiert vs. verteilt) durchgeführt, mit dem Ziel verschiedene Totholzsstrukturen zu erschaffen. Aggregierte Eingriffe führten zu einer zentralen Kronendachlücke von ca. 30 m Durchmesser, während bei verteilten Eingriffen das geschlossene Kronendach beibehalten wurde, da nur einzelne Bäume auf der gesamten Fläche manipuliert wurden. Außerdem wurde auf jedem Untersuchungsplot ein 6x6 m eingezäunter Bereich errichtet, wobei die Zäune im Winter 2018 bis zum Frühjahr 2019 gebaut wurden (Abbildung 2).

Abbildung 2: Naturverjüngung im offenen (links) und geschlossenen Bestand (rechts) jeweils mit eingezäuntem Bereich.

2.2.Experimentvorbereitung

Für den Versuch wurden insgesamt 450 Raupen aus Knetmasse hergestellt. Zunächst wurde die Plastin-Knete (Noris Staedtler) in den Clay Extruder gegeben, welcher durch Drehbewegungen die Modelliermasse durch einen 0,5 cm Aufsatz presst und somit lange Knetschnüre entstehen. Diese werden anschließend mit Hilfe eines Lineals und Messers in 2,5 cm lange Knetraupen geschnitten (Abbildung 3). Um den künstlichen Knetraupen ein möglichst natürliches Aussehen zu verleihen, wurden ihre Enden abgerundet und grüne Knetmasse verwendet (Wild, 2020). Während der Herstellung der Raupen wurde darauf geachtet eine glatte Oberfläche ohne Spuren zu erzeugen. Die fertigen Knetraupen besitzen schlussendlich eine Größe von 2,5 bis 3 cm und wurden zur sicheren Aufbewahrung in 2 ml Eppendorf Gefäßen platziert.

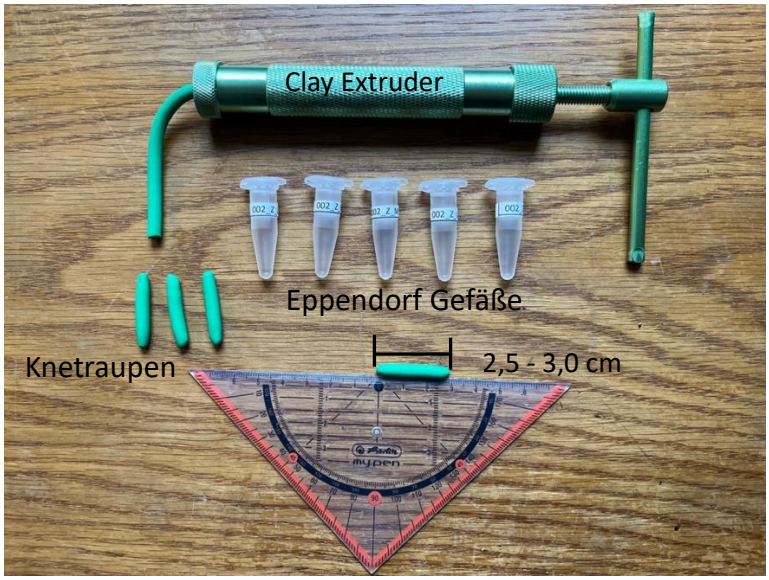


Abbildung 3: Materialien zur Herstellung der Knetraupen.

2.3 Experimentdurchführung

Die Knetraupen wurden im Zeitraum vom 10.06 bis zum 17.06.2024 auf den Untersuchungsflächen des Universitätswaldes ausgelegt. Dabei wurden pro Untersuchungs-Plot jeweils fünf Raupen innerhalb des Zaunes (Zaun) und fünf weitere außerhalb des Zaunes (kein Zaun) positioniert. Die zwei Untersuchungsflächen eines Plots werden im Folgenden als „Subplots“ bezeichnet. Diese fünf Raupenattrappen wurden so angeordnet, dass sich eine Raupe direkt am Mittelpunkt eines Subplots befindet und die restlichen vier circa einen Meter vom Zentrum entfernt in alle Himmelsrichtungen ausgerichtet sind (Abbildung 4).

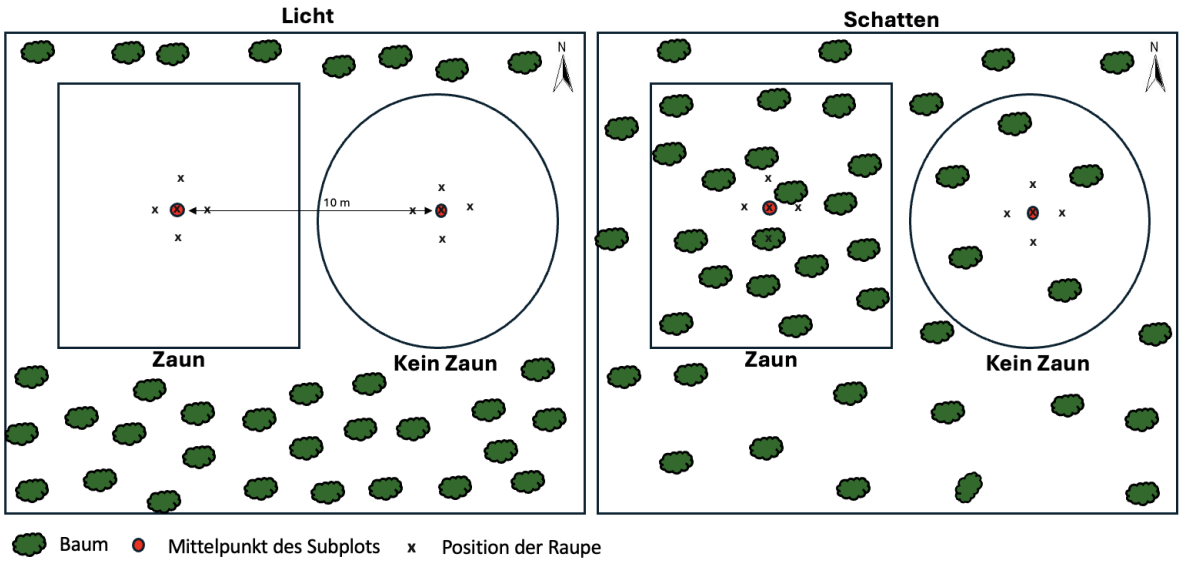


Abbildung 4: Schematische Darstellung der Auslegung der Knetraupen auf den Plots im Licht und im Schatten. Mittelpunkt ist Rot gekennzeichnet. Positionen der Raupen wird durch ein x markiert.

Von den insgesamt 450 Knetraupen wurden 390 (86.67 %) am Boden ausgelegt und 60 (13.33 %) an Bäumen befestigt. Es kamen nur Gehölze infrage, die an der für die Raupen vorgesehenen Position standen. Außerdem musste es sich dabei um Naturverjüngung mit einer Mindestgröße von 1,30 m handeln. Wenn sich ein Baum als geeignet erwies, wurde die Knetraupe mit dem ungiftigen Alleskleber Pritt 9HPAKA2 auf einem horizontalen Ast angebracht.

Wie auch bei der Herstellung wurde beim Auslegen beziehungsweise Ankleben der Raupen stets darauf geachtet keine Spuren wie zum Beispiel Fingernagel- oder Eppendorf Gefäßabdrücke auf der Oberfläche der Knetraupen zu hinterlassen. Dadurch wurden Fehler bei der späteren Interpretation der Bissspuren ausgeschlossen.

Damit die ausgelegten Raupen einfacher wiedergefunden werden konnten, wurde jede Einzelne mit einem Bambusspieß markiert. Befand sich ein Knetraupe auf einem Baum, wurde der Spieß senkrecht unterhalb des entsprechenden Astes in den Boden gesteckt.

Abbildung 5: Ausgelegte Knetraupe am Boden mit Markierung in einem schattigen Plot (links) und auf Naturverjüngung in einem sonnigen Plot (rechts).

Nach der Auslegungsdauer von sieben Tagen wurden alle Raupen eingesammelt und je nach Lage in das entsprechende Eppendorf Gefäß mit beschrifteter Identifikationsnummer (ID) sortiert. Somit erhielt jede Attrappe eine individuelle ID, welche die Plotnummer (1-45), Auslegung auf den Flächen mit Zaun (Z) oder kein Zaun (N) und Position der Raupe (M, O, U, R, L) beinhaltet. Im Falle einer nicht auffindbaren Knetraupe wurde dies im Feldprotokoll notiert und ein leeres Gefäß hinterlassen. Da einige Knetraupen etwas feucht waren, wurden die Deckel der Plastikgefäße für einige Stunden geöffnet. Dadurch konnte Schimmelbildung verhindert werden, welche die Auswertung beeinträchtigen könnte.

2.4 Auswertung der Bissspuren

Nach einer Einführung in die Interpretation der Bissspuren durch die Doktorandin Clara Wild, die am Lehrstuhl tätig ist und in diesem Bereich erfahren ist, wurde mit der Auswertung begonnen. Als Leitfaden diente die Referenzsammlung verschiedener Prädationsabdrücke von Low et al. (2014). Zunächst wurde festgesellt, ob eine Prädation stattgefunden hat oder nicht. Konnte eine Prädation eindeutig nachgewiesen werden, wurden die für den Angriff verantwortlichen Prädatoren identifiziert. Aufgrund des individuellen Bissabdrucks kann zwischen den drei Prädationsgruppen Arthropoden, Vögel und Säugetiere differenziert werden (Low et al., 2014). Die Prädationsereignisse durch einen oder mehrere Angreifer pro Raupe wurden in einer Exceltabelle festgehalten. Die Werte betrugen entweder 0 (kein Prädationsereignis) oder 1 (Prädationsereignis). Der Fraß durch Schnecken wurde mit aufgenommen, aber nicht weiter analysiert, da es nicht um Prädation handelt.

In Abbildung 6 sind beispielhaft Bisspuren der Prädatorengruppen gezeigt. Die Angriffe von kleinen Säugetieren sind durch gepaarte Zahnabdrücke von Nagetieren zu sehen (Abbildung 6a). Dabei sind Abdrücke des Ober- und Unterkiefers ersichtlich. Bei Vögeln treten verschiedene Furchen auf. Es sind u- und v-förmige Abdrücke zu sehen, die auf beiden Seiten der Knetraupen zu finden sind (Abbildung 6c). Die Bisspuren von Arthropoden sind weitaus vielfältiger. Dazu zählen Stiche, Löcher und Kratzer mit unterschiedlicher Größe und Tiefe, welche wie in Abbildung 6b paarweise oder einzeln auftreten können (Low et al., 2014).

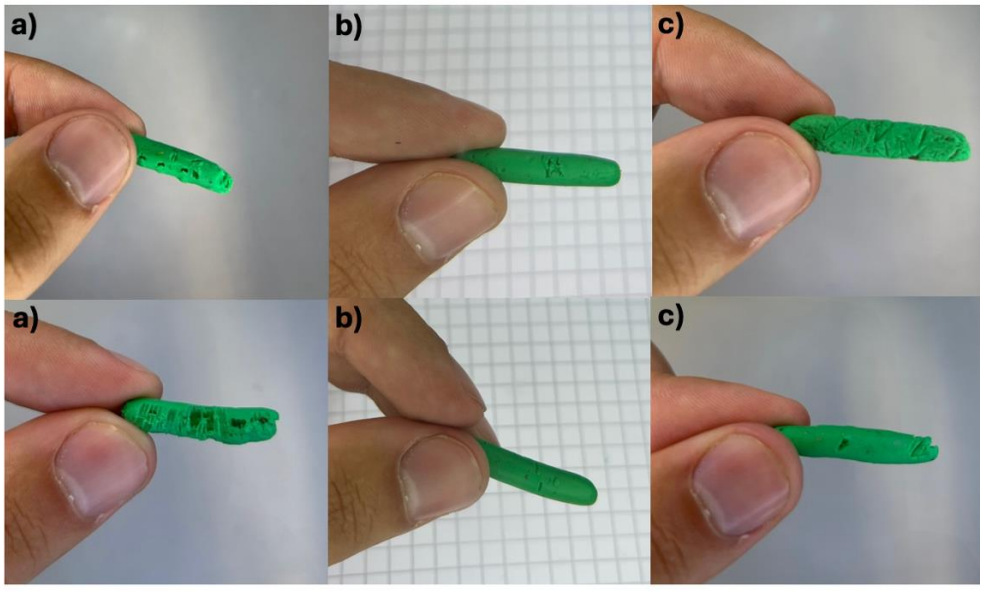


Abbildung 6: Beispielhafte Bisspuren von Säugetieren (a), Arthropoden (b) und Vögeln (c) auf den ausgelegten Knetraupen.

2.5 Statistische Auswertung

Sämtliche statistischen Analysen wurden mit dem freiem Statistikprogramm R (R Core Team, 2023) mit der Version 4.3.1 und Excel durgeführt.

Für die deskriptive Analyse wurde zunächst ein Balkendiagramm erstellt, das den prozentualen Prädationsanteil der Prädatorengruppen auf den einzelnen Subplots beschreibt. Hierfür wurde die Summe der Prädationsereignisse der jeweiligen Artengruppen als Anteil an der Gesamtprädation pro Subplot angegeben. Für die weiteren Analysen wurden insgesamt vier Variablen definiert. Die allgemeine Prädationsrate ist der mittlere Wert aller wiedergefundenen attackierten Knetraupen pro Subplot. Dabei wurde nicht zwischen Säugetieren, Vögeln und Arthropoden unterschieden. Für die Variablen Prädationsrate von Säugetieren, Prädationsrate von Vögeln und Prädationsrate von Arthropoden wurde die Datentabelle nach den jeweiligen Artengruppen gefiltert und der mittlere Wert pro Subplot berechnet. Alle Prädationsraten wurden in Form von Boxplots gegen die Variablen Licht (Licht oder Schatten), und Zaun (Zaun oder kein Zaun) aufgetragen. Das Packet ‚dplyr' (Wickham et al., 2023) wurde für die Datenmanipulation verwendet.

Um zu testen, ob Licht und Zaun, sowie deren Interkation einen Einfluss auf die allgemeine und artengruppen-spezifischen Prädation haben, wurden vier verallgemeinerte lineare Modelle (GLMs) entwickelt. Als abhängige Variablen wurden die allgemeinen Prädationsereignisse und die Prädationsereignisse der verschiedenen Artengruppen (Säugetiere, Vögel und Arthropoden) als Rohdatenform (0 oder 1) verwendet. Als unabhängige Variablen wurden die Faktoren Licht und Zaun und ihre Interaktion verwendet. Da die abhängigen Variablen binär sind, wurde eine binomiale Verteilung angenommen.

3. Ergebnisse

3.1 Deskriptive Statistik

Von den 450 ausgelegten Knetraupen konnten 430 (95.56 %) wiedergefunden werden, somit gingen 20 Raupen (4.44 %) verloren. Allgemein wurde festgestellt, dass einige Raupen nicht mehr an ihrer ursprünglichen Position lagen. Daher vermute ich, dass die verlorenen Raupen entweder von den Prädatoren weit entfernt verschleppt wurden oder in der Waldstreu nicht wiedergefunden werden konnten. Von den 430 wiedergefunden Knetraupen konnte bei 238 Bisspuren der Prädatoren nachgewiesen werden. Damit liegt die allgemeine Prädation bei 55.35 %. Im Vergleich der drei Artengruppen erwiesen sich die Säugetiere als die häufigsten Prädatoren, da sie für 67.64 % aller Angriffe auf die Raupen verantwortlich waren. Als zweit stärkste Gruppe wurden Arthropoden mit 29.41 % ermittelt. Vögel hingegen waren mit 8.82 % an allen attackierten Raupen beteiligt. Schneckenfraß konnte mit 55.81 % bei über der Hälfte aller wiedergefunden Raupen festgestellt werden. Wie bereits erwähnt wurden diese Spuren jedoch nicht als Prädation gewertet und flossen daher auch nicht in die Analyse ein. Auch beim prozentualen Prädationsanteil der Artengruppen auf den Flächen Schatten und kein Zaun, Schatten und Zaun, Licht und kein Zaun sowie Licht und Zaun zeichnet sich die Verteilung der Prädatorengruppen mit der stärksten Prädation durch Säugetiere ab (Abbildung 7).

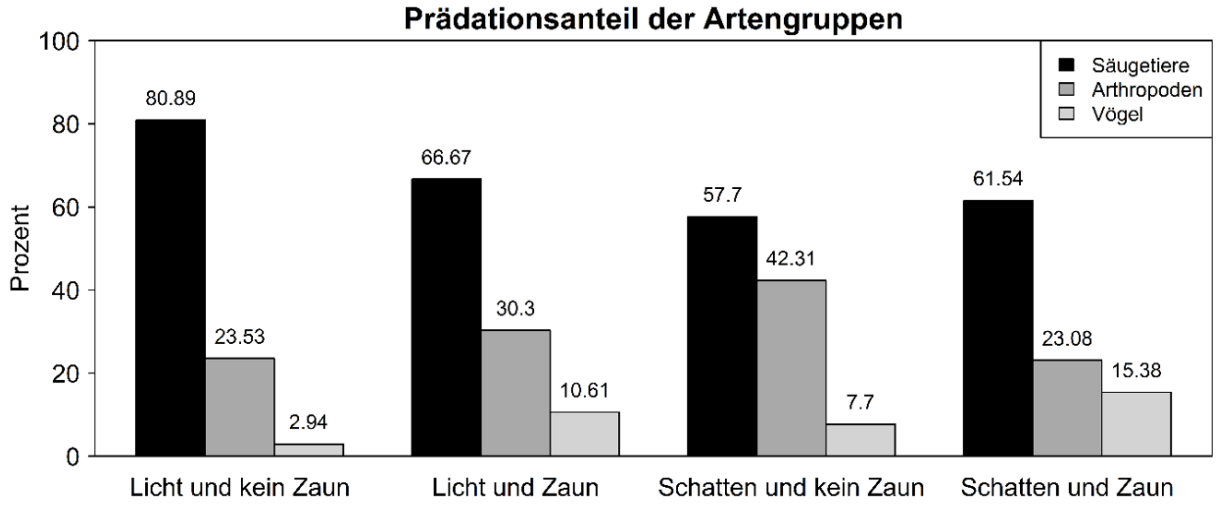


Abbildung 7: Prozentualer Anteil der Prädatorengruppen auf den Subplots Licht und kein Zaun, Licht und Zaun, Schatten und kein Zaun sowie Schatten und Zaun. Prozentwerte steigen über 100, da pro Knetraupe teilweise mehrere Prädatoren erfasst wurden und den entsprechenden Prädatorengruppen zugeordnet, aber in der Gesamtprädation nur als einzelnes Prädationsereignis gewertet.

Im Folgenden werden die Prädationsraten zwischen Licht und Schatten, sowie Zaun und kein Zaun beschrieben. Die allgemeine Prädationsrate im Schatten weist einen Mittelwert von 0.46 auf. Im Licht ist eine höhere Prädationsrate festzustellen, da der Mittelwert auf 0.68 ansteigt (Abbildung 8a). Bei der Betrachtung der Prädationsrate der verschiedenen Prädatorengruppen zeigen sich Parallelen. Die höchste Prädationsrate verzeichnen Säugetiere (Abbildung 8b) im Licht, mit einem Mittelwert von 0.5. Im Schatten liegt der Mittelwert im Vergleich dazu bei 0.27. Die Prädationsrate von Vögeln (Abbildung 8c) zeigt in beiden Lichtbedingungen einen Mittelwert kleiner 0.1. Es gibt einige Ausreißer bei beiden Faktoren, die bis zu 0.6 reichen. Bei der Prädation von Arthropoden (Abbildung 8d) beträgt der Mittelwert im Licht 0.18. Im Schatten liegt der Mittelwert bei 0.15.

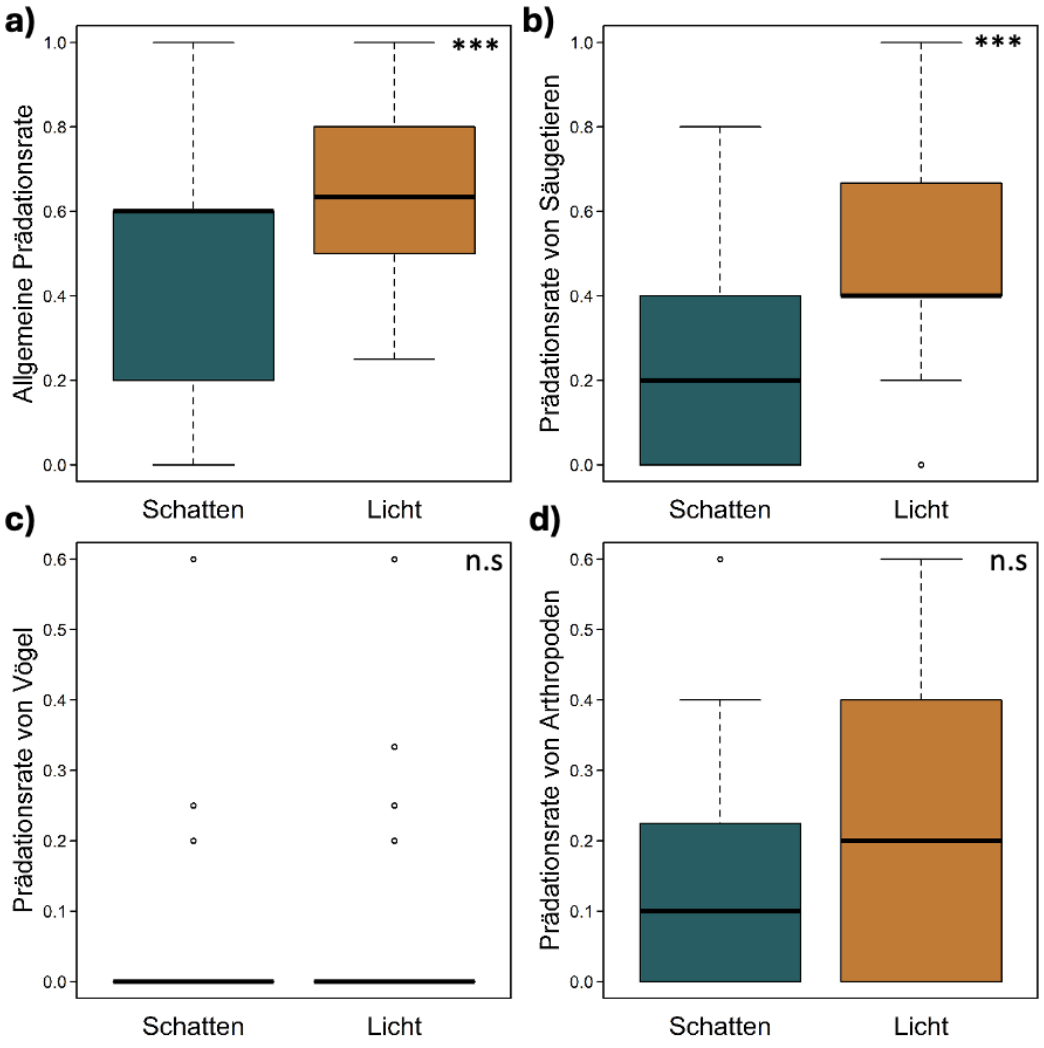


*Abbildung 8: Boxplots a) - d): Allgemeine Prädationsrate und Raten der Prädatorengruppen in Abhängigkeit von Schatten und Licht. Signifikanz basiert auf die verallgemeinerten Modelle mit * für p<0.05, ** für p<0.01 und *** für p<0.001. n.s. bedeutet keinen signifikanten Unterschied.*

Als nächstes wird die Prädationsrate in Abhängigkeit der Umzäunung beschrieben. Die allgemeine Prädationsrate (Abbildung 9a) zeigt sowohl bei keinem Zaun als auch bei Zaun ein Mittelwert von 0.56. Der Mittelwert der Prädationsrate von Säugetieren (Abbildung 9b) ist mit 0.4 bei keinem Zaun im Vergleich zu 0.36 bei Zaun leicht erhöht. Wie auch bei den Lichtbedingungen liegt der Mittelwert der Prädationsrate von Vögeln (Abbildung 9c) bei kleiner 0.1, mit Ausreißern bis maximal 0.6. Bei den Arthropoden (Abbildung 9d) ist ein minimal höherer Mittelwert bei keinem Zaun mit 0.17 zu verzeichnen. Der Mittelwert von Zaun ist bei 0.15.

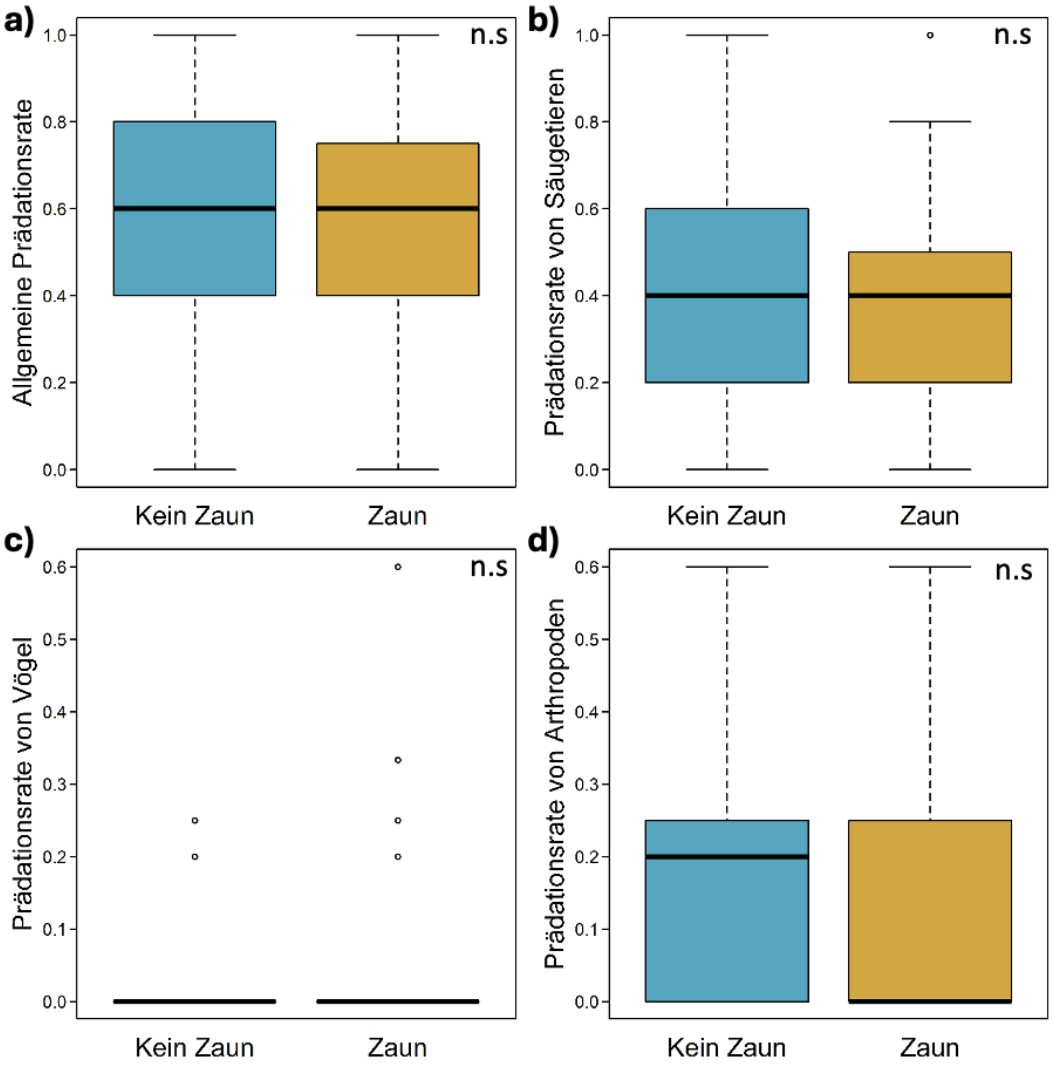


Abbildung 9: Boxplots a) - d): Allgemeine Prädationsrate und Raten der Prädatorengruppen in Abhängigkeit von kein Zaun und Zaun, wobei n.s laut der verallgemeinerten Modelle auf keine signifkanten Unterschied hinweist.

3.2 Analytische Statistik

*Tabelle 1: Zusammenfassung der vier verallgemeinerten linearen Modelle (GLMs). Hervorgehobene Werte sind signifikant mit *** für p < 0.001.*

Allgemeines Prädation				
Koeffizienten	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Achsenabschnitt	-0.208	0.187	-1.112	0.266
Licht vs. Schatten	0.931	0.283	**3.293**	**<0.001 *** **
Zaun vs. Kein Zaun	0.016	0.265	0.060	0.953
Licht:Zaun	-0.015	0.402	-0.037	0.971
Prädation von Säugetieren				
Koeffizienten	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Achsenabschnitt	-1.053	0.212	**-4.967**	**<0.001*** **
Licht vs. Schatten	1.232	0.291	**4.228**	**<0.001*** **
Zaun vs. Kein Zaun	0.100	0.297	0.337	0.736
Licht:Zaun	-0.484	0.412	-1.175	0.240
Prädation von Vögeln				
Koeffizienten	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Achsenabschnitt	-3.3322	0.5089	**-6.549**	**<0.001*** **
Licht vs. Schatten	-0.570	0.877	-0.650	0.516
Zaun vs. Kein Zaun	0.739	0.627	1.178	0.239
Licht:Zaun	0.598	1.0282	0.582	0.561
Prädation von Arthropoden				
Koeffizienten	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Achsenabschnitt	-1.452	0.237	**-6.132**	**<0.001*** **
Licht vs. Schatten	-0.218	0.361	-0.603	0.546
Zaun vs. Kein Zaun	-0.698	0.386	-1.806	0.071
Licht:Zaun	1.007	0.535	1.882	0.060

Die allgemeine Prädation ist im Licht signifikant höher als im Schatten ($z = 3.293$, $p < 0.001$) (Tabelle 1). Die Modelle zeigen des Weiteren, dass die Prädation durch Säugetiere im Licht signifikant höher ist als im Schatten ($z = 4.228$, $p < 0.001$), es jedoch bei den Arthropoden ($z = -0.603$, $p = 0.546$) und Vögeln ($z = -0.650$, $p = 0.516$) keinen Unterschied zwischen Licht und Schatten gibt (Tabelle 1).

Grundsätzlich beeinflusst Zaun weder die allgemeine Prädation ($z = 0.060$, $p = 0.953$) noch die der Säugetiere ($z = 0.337$, $p = 0.736$), Vögel ($z = 1.178$, $p = 0.239$) sowie Arthropoden (Tabelle 1). Allerdings kann bei den Arthropoden eine Tendenz festgestellt werden ($z = -1.806$, $p = 0.071$) (Tabelle 1).

Die Interaktion zwischen den Faktoren Licht und Zaun ist für die allgemeine Prädation ($z = -0.037$, $p = 0.971$), die der Säugetiere ($z = -1.175$, $p = 0.240$), die der Vögel ($z = 0.582$, $p = 0.561$) und die der Arthropoden nicht signifikant (Tabelle 1). Es zeigt sich aber eine tendenzielle Interaktion zwischen den Faktoren bei Arthropoden ($z = 1.882$, $p = 0.060$) (Tabelle 1).

4. Diskussion

Bei der Untersuchung des Einflusses von Huftierfraß und Licht auf die Ökosystemfunktion Prädation in der Waldnaturverjüngung anhand von künstlichen Knetraupen stellte ich fest, dass Licht der entscheidende Faktor für eine erhöhte Prädation ist, wohingegen Huftierfraß keinen Einfluss hat.

4.1 Licht erhöht die Prädation

Mit meinem Experiment konnte ich eindeutig zeigen, dass die Prädation bei Licht erhöht ist. Somit führt Licht zu besseren Bedingungen für die Prädation an Knetraupen. Dies wird durch die Ergebnisse der bereits erwähnten Studien unterstrichen. Als häufigste Erklärung wird dabei die Baumartenvielfalt genannt (Root, 1973; Schuldt et al., 2019; Sobek et al., 2009; Jactel et al. 2021). Eine erhöhte Lichteinwirkung fördert das Wachstum und die Vielfalt der Naturverjüngung (Petritan et al., 2007; Sevillano et al., 2016). Eine höhere Vielfalt an Baumarten sorgt wiederum für eine höhere Habitatkomplexität und größer Nischenverfügbarkeit, wodurch die Abundanz von Prädatoren (Root 1973; Sobek et al., 2009), sowie deren Vielfalt erhöht ist (Schuldt et al., 2019). Dies lässt sich auch auf die Raupen selbst anwenden, da eine größere strukturelle Vielfalt zu einem höheren Artenreichtum von herbivoren Insekten führt (Schuldt et al., 2019), wodurch Prädatoren folgen werden.

Jedoch muss darauf hingewiesen werden, dass die Naturverjüngung in diesem Experiment sehr jung ist und somit die Bäume, selbst wenn sie teilweise über 4 Meter gewachsen sind, noch nicht die notwendigen Habitatstrukturen aufweisen. Somit kann die Baumartenvielfalt als gängigste Erklärung einer erhöhten Prädation nur bedingt für meine Ergebnisse angewendet werden und ich vermute, dass der Faktor Licht durch andere Mechanismen agiert.

Licht ist in diesem Experiment auch gleichzustellen mit Lücke im Wald. Norghauer et al. (2008) weist darauf hin, dass sich Raupen gerne in lichtreichen Lücken aufhalten und gezielt nach diesen suchen. Folglich suchen die Prädatoren vermutlich verstärkt in Bereichen mit viel Lichteinfall nach Beute oder folgen ihrer Nahrung ins Licht. Darüber hinaus eignen sich offene, lichtreiche Wälder besser für die Jagd, da diese Flächen zugänglicher sind und den Prädatoren einen besseren Überblick bei der Nahrungssuche bieten. Dies müsste vor allem für Säugetiere und Vögel wichtig sein, da zum Beispiel Vögel als visuelle Prädatoren von einer erhöhten Ansitzstelle gut sichtbare Raupen leichter entdecken können. Bei der Vogelprädation konnte in diesem Experiment jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen Licht und Schatten festgestellt werden. Dies ist unteranderem auf die sehr junge Naturverjüngung mit fehlenden Habitatstrukturen zurückzuführen. Die Studie von Bereczki et al. (2014) zeigt, dass die Abundanz und Prädation von insektenfressenden Vögeln in strukturell heterogenen Wäldern mit unterschiedlicher Baumgröße erhöht ist. Vögel profitieren daher in erster Linie von solchen strukturreichen Wäldern, die auch lichtreiche Lücken enthalten.

Eine mögliche Erklärung für die erhöhte Prädation im Licht könnten Randeffekte sein. Das Öffnen des Kronendachs schafft Waldränder entlang der Versuchsflächen, die die Grenze zwischen Waldinnerem und offenen Bereichen bilden. Eine Studie zeigte, dass Randeffekte einen signifikanten Einfluss auf die Vielfalt von Laufkäfern haben (Magura, 2002). In meinem Experiment konnte jedoch keine erhöhte Prädation durch Arthropoden festgestellt werden. Dennoch ist es denkbar, dass der Waldrand die Abundanz und Vielfalt weiterer Prädatoren sowie Herbivoren durch die Verbindung zweier verschiedener Lebensräume beeinflusst und somit die Prädation erhöht. Inwiefern dies tatsächlich der Fall ist, muss jedoch noch durch weitere Experimente bestätigt werden.

Die Prädation wurde vor allem durch Säugetiere in lichtreichen Lücken verursacht. Dies lässt sich unter anderem durch die Positionierung der Knetraupen erklären: 86.67 % aller Raupen wurden am Boden platziert, während nur 13.33 % an Bäumen befestigt wurden. Somit waren die Raupen für bodenaktive Säugetiere wie Mäuse gut erreichbar. Zudem könnte es sein, dass Kleinsäuger lichtreiche Flächen mit dichter Pflanzendecke bevorzugen, da sie dort von dem größeren Schutzangebot profitieren. Besonders die auf den Untersuchungsflächen häufig vorkommenden Brombeeren (*Rubus sp*.) und Brennnesseln (*Urtica sp*.) bieten zahlreiche Versteckmöglichkeiten. Diese Annahme stimmt mit der Studie von Kollmann und Buschor

(2003) überein, in der eine höhere Abundanz von Nagetieren in stärker bewachsenen Waldgebieten festgestellt werden konnte. Typische Waldspezialisten sind beispielsweise die Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) und die Rötelmaus (*Myodes glareolus*), die hauptsächlich in Waldhabitaten leben (Schlinkert et al., 2016). Solche kleinen Nagetiere sind aufgrund ihres breiten Nahrungsspektrums Generalisten in der Ernährungsweise (Michał & Rafał, 2014). Im Gegensatz dazu sind räuberische Arthropoden eher auf spezialisierte Nahrung angewiesen und haben ein kleineres Nahrungsspektrum (Vázquez-González et al., 2024). Dies kann die Prädation beeinflussen, da generalistische Räuber stärker von der größeren Verfügbarkeit und Vielfalt der Nahrungsquellen in artenreichen Waldgebieten profitieren und folglich stärker auf die Baumartenvielfalt reagieren (Root, 1973; Bellone et al., 2020). Die geringen Ergebnisse der Prädation von Vögeln können ebenfalls mit der Position der Raupen bergründet werden, da nur wenige an Bäumen angebracht wurden. Außerdem kovariiert Vogelprädation positiv mit dem Bestandsalter (Vázquez-González et al., 2024) und spielt in einem jungen Bestand, wie in unserer Naturverjüngung, nur eine geringe Rolle.

Ein weiterer Mechanismus des Faktor Lichts ist die Veränderung des Mikroklimas in lichtreichen Lücken. Neben veränderter Luftfeuchtigkeit sowie Windgeschwindigkeit beeinflusst insbesondere eine erhöhte Temperatur und Lichtintensität die Bewegungsaktivität von Prädatoren. Wärmere Bedingungen erhöhen die Aktivität von ektothermen Prädatoren, wie beispielsweise Arthropoden (Roslin et al., 2017; Zvereva et al., 2019) und erhöht dadurch auch ihre Prädation. Im Experiment von Šipoš et al. (2012) wurde die Aktivität von bodenbewohnenden Insektenprädatoren unter verschiedenen Lichtverhältnissen untersucht, die durch die Struktur des Kronendachs beeinflusst wurden. Es zeigte sich, dass Ameisen bei offenem Kronendach am aktivsten waren, während Laufkäfer ihre Beute vor allem in geschlossenen Bereichen attackierten. Die Studie von Vázquez-González et al. (2024) bestätigt jedoch keine Zunahme der Prädation durch Arthropoden bei höheren Temperaturen und auch meine Ergebnisse zeigen, dass die Prädation von Arthropoden unabhängig von Licht ist. Somit kann ich diese Beobachtungen nicht stützen.

4.2 Ausschluss von Huftierfraß hat keinen Einfluss auf die Prädation

Entgegen meinen Erwartungen hat eine Umzäunung keinen signifikanten Einfluss auf die Prädation. Lediglich bei Arthropoden zeichnete sich die Tendenz ab, dass die Prädationsrate ohne Zaun vermutlich erhöht ist, jedoch lässt sich dies nicht eindeutig bestätigen.

Der Fraß durch Huftiere reduziert die Artenvielfalt der Baum- sowie Strauchschicht und verändert somit die Lichtverhältnisse. Durch die Kontrolle der Strauchschicht erhöhen Huftiere indirekt die Biodiversität der krautigen Schicht, da mehr Licht auf den Waldboden gelangt. Dies fördert nicht nur die Biodiversität der Krautschicht, sondern auch die darin lebenden Insektenarten (Hegland et al., 2013; Bernes et al., 2018; Boulanger et al., 2018). Folglich sollten außerhalb der Zäune, vor allem in sonnigen Flächen mehr Arthropoden und dadurch auch mehr Prädatoren vorhanden sein. Jedoch hatten weder die Interaktion zwischen Licht und Ausschluss von Huftierfraß noch der Ausschluss von Huftierfraß selbst einen Einfluss auf die Prädation. Obwohl die Baumartenvielfalt in der Regel in den eingezäunten Bereichen erhöht ist, von der wiederum Vielfalt und Abundanz der Prädatoren sowie die Herbivorie abhängt (Root, 1973; Schuldt et al., 2019; Jactel et al., 2021; Sobek et al., 2009), zeigen die Flächen ohne Zaun vergleichbare Prädationsraten. Bis dato hat keine Studie Ausschluss von Huftierfraß und Licht in einem faktoriellen Design untersucht. In meinem Experiment wurde hingegen die Prädation in sehr jungen Waldbeständen untersucht, die noch nicht die Merkmale alter Wälder aufweisen.

Deshalb komme ich zu dem Schluss, dass das junge Alter der Naturverjüngung die Ursache für dieses Ergebnis ist. In dieser vier Jahre alten Verjüngung wachsen eher kleine Bäume mit wenig notwendigen Habitatstrukturen. Im Gegensatz dazu, bieten ältere Wälder eine größere Vielfalt an Ressourcen und eine komplexere Habitatstruktur. Diese Bedingungen erhöhen beispielsweise die Artenvielfalt und Abundanz von räuberischen Arthropoden in alten Waldbeständen (Schowalter, 1995, 2017) und fehlen in der sehr jungen Naturverjüngung. Auch Kleinsäuger und Vögel profitieren von strukturell vielfältigen Wäldern und attackieren in diesen Flächen häufiger ihre Beute (Roels et al., 2018; Wermelinger & Gossner, 2021).

Ein weiterer Erklärungsansatz für die ähnlichen Prädationsraten innerhalb und außerhalb der eingezäunten Bereiche könnte die potenzielle Resilienz der Prädatoren gegenüber Veränderungen in der Vegetationsstruktur sein. Insbesondere Säugetiere, wie beispielsweise

Mäuse, sind sehr flexibel und können sich schnell an veränderte Umweltbedingungen anpassen. Diese Anpassungsfähigkeit könnte erklären, warum die Umzäunung keinen Einfluss auf die Prädation hat. Jedoch gibt es dazu bislang keine Studien, weshalb dies in Zukunft noch weiter untersucht werden muss.

Der langfristige Ausschluss von Huftieren könnte dennoch Auswirkungen auf die Prädation haben. Eine dauerhafte Umzäunung in älteren Naturverjüngungen könnte dazu führen, dass spezifische Pflanzenarten dominieren und somit bestimmte Herbivoren und deren Prädatoren anziehen. Um solche Effekte auf die Prädation zu verstehen, wären jedoch langfristige Studien in älteren, strukturreicheren Naturverjüngungen erforderlich.

5. Fazit

Um herbivore Schädlinge in der Naturverjüngung minimieren zu können, ist ein ausreichende Lichtverfügbarkeit entscheidend, die durch eine Öffnung des Kronendachs erreicht wird. In einem noch jungen Entwicklungsstadium hat der Ausschluss von Huftierfraß keinen Einfluss auf pflanzenfressenden Insekten. Förster können somit einen Beitrag für die Regulation von herbivoren Insekten leisten, indem sie durch teilweise aggregiertes Öffnen des Kronendachs die Lichtverfügbarkeit verändern. Trotzdem sollte je nach Ziel und Vorgaben zusätzlich ein Zaun auf diesen Flächen errichtet werden, um z. B. eine schnelle Wiederbewaldung zu gewährleisten.

6. Literaturverzeichnis

Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M. & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, *259*(4), 660-684.

Ammer, C., Vor, T., Knoke, T., & Wagner, S. (2010). *Der Wald-Wild-Konflikt-Analyse und Lösungsansätze vor dem Hintergrund rechtlicher, ökologischer und ökonomischer Zusammenhänge*. Universitätsverlag Göttingen.

Apollonio, M., Andersen, R., & Putman, R. (Hrsg.). (2010). *European ungulates and their management in the 21st century.* Cambridge University Press.

Arend, M., Link, R. M., Patthey, R., Hoch, G., Schuldt, B., & Kahmen, A. (2021). Rapid hydraulic collapse as cause of drought-induced mortality in conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(16), e2025251118.

Averbeck, P., Rudolf, F., & Gobert, J. (2021). Natürlich natürlich?! Wie natürlich sollten die Wälder des Biosphäre Reservat Pfälzerwald-Nordvogesen in Zeiten des Klimawandels sein. *Humanités environnementales en France et en Allemagne: Circulations et renouvellement des savoirs sur la forêt, le jardin et le végétal/Environmental Humanities in Frankreich und Deutschland: Wälder, Gärten, Pflanzen: Wissenstransfer und Wissenserneuerung.*

Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *Forest ecology and management*, *254*(1), 1-15.

Bellone, D., Björkman, C., & Klapwijk, M. J. (2020). Top-down pressure by generalist and specialist natural enemies in relation to habitat heterogeneity and resource availability. *Basic and Applied Ecology*, *43*, 16-26.

Bereczki, K., Ódor, P., Csóka, G., Mag, Z., & Báldi, A. (2014). Effects of forest heterogeneity on the efficiency of caterpillar control service provided by birds in temperate oak forests. *Forest Ecology and Management*, *327*, 96-105.

Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B. G., Junninen, K., Müller, J., Sandström, J., Lõhmus, A. & Macdonald, E. (2018). Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environmental Evidence*, *7*, 1-32.

Bonfils, P., Rigling, A., Brändli, U. B., Brang, P., Forster, B., Engesser, R., Gugerli, F., Junod, P., Müller, R. & Günthardt-Goerg, M. S. (2015). Le chêne face aux changements climatiques. Perspectives d'avenir d'une essence. *Notice pour le praticien WSL*, *55*, 12.

Boulanger, V., Dupouey, J. L., Archaux, F., Badeau, V., Baltzinger, C., Chevalier, R., Corcket, E., Dumas, Y., Forgeard, F., Mårell, A., Montpied, P., Paillet, Y., Picard, J., Saïd, S. & Ulrich, E. (2018). Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology*, *24*(2), e485-e495.

Czajkowski, T., Kompa, T., & Bolte, A. (2006). Zur Verbreitungsgrenze der Buche (Fagus sylvatica L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Zur zukünftigen Rolle der Buche (Fagus sylvatica L.) in der natürlichen Vegetation (Doctoral dissertation, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie Georg-August-Universität Göttingen).

Hammond, W. M., Williams, A. P., Abatzoglou, J. T., Adams, H. D., Klein, T., López, R., Sáenz-Romero, C., Hartmann, H., Breshears, D. & Allen, C. D. (2022). Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nature Communications*, *13*(1), 1761.

Härdtle, W. (2024). Vom Phänomen zum Mechanismus: Wie lassen sich Biodiversitätseffekte auf Ökosystemfunktionen erklären?. In *Biodiversität, Ökosystemfunktionen und Naturschutz* (S. 457-585). Springer Berlin Heidelberg.

Hegland, S. J., Lilleeng, M. S., & Moe, S. R. (2013). Old-growth forest floor richness increases with red deer herbivory intensity. *Forest Ecology and Management*, *310*, 267-274.

Ibisch, P. L., Blumröder, J. S., Gohr, C., & Schmidt, L. (2021). Funktionen und Leistungen von Waldökosystemen.

Jactel, H., Moreira, X., & Castagneyrol, B. (2021). Tree diversity and forest resistance to insect pests: patterns, mechanisms, and prospects. *Annual Review of Entomology*, *66*, 277-296.

Kollmann, J., & Buschor, M. (2003). Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant ecology*, *164*, 249-261.

Kolstad, A. L., Austrheim, G., Solberg, E. J., Venete, A. M., Woodin, S. J., & Speed, J. D. (2018). Cervid exclusion alters boreal forest properties with little cascading impacts on soils. *Ecosystems*, *21*, 1027-1041.

Kölling, C., & Zimmermann, L. (2007). Die Anfälligkeit der Wälder Deutschlands gegenüber dem Klimawandel. *Gefahrstoffe-Reinhaltung der Luft*, *67*(6), 259-268.

Lilleeng, M. S., Rydgren, K., Halvorsen, R., Moe, S. R., & Hegland, S. J. (2018). Red deer structure the ground-dwelling beetle community in boreal forest. *Biodiversity and conservation*, *27*, 2507-2525.

Low, P. A., Sam, K., McArthur, C., Posa, M. R. C., & Hochuli, D. F. (2014). Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: guidelines for best practice. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *152*(2), 120-126.

Maas, B., Tscharntke, T., Saleh, S., Dwi Putra, D., & Clough, Y. (2015). Avian species identity drives predation success in tropical cacao agroforestry. *Journal of Applied Ecology*, *52*(3), 735-743.

Magura, T. (2002). Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and management*, *157*(1-3), 23-37.

Márialigeti, S., Tinya, F., Bidló, A., & Ódor, P. (2016). Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology*, *217*, 549-563.

Michał, B., & Rafał, Z. (2014). Responses of small mammals to clear-cutting in temperate and boreal forests of Europe: a meta-analysis and review. *European Journal of Forest Research*, *133*, 1-11.

Millennium Ecosystem Assessment (MEA) (2005): *Ecosystems and Human Well-being*. Island Press, Washington D.C.

Mols, C. M., & Visser, M. E. (2002). Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards. *Journal of applied ecology*, *39*(6), 888-899.

Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M., & Schmidt, W. (2009). Vielfältige Baumschicht—reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. *Allg. Forst Jagd*, *180*, 49-60.

Müller, J., Mitesser, O., Cadotte, M. W., van der Plas, F., Mori, A. S., Ammer, C., Chao, A., Scherer-Lorenzen, M., Baldrian, P., Bässler, C., Biedermann, P., Cesarz, S., Claßen, A., Delory, B., Feldhaar, H., Fichtner, A., Hothorn, T., Kuenzer, C., Peters, M., Pierick, K., Schmitt, T., Schuldt, B., Seidel, D., Six, D., Steffan-Dewenter, I., Thorn, S., von Oheimb, G., Wegmann, M., Weisser, W. & Eisenhauer, N. (2023). Enhancing the structural diversity between forest patches—A concept and real-world experiment to study biodiversity, multifunctionality and forest resilience across spatial scales. *Global Change Biology*, *29*(6), 1437-1450.

Naaf, T., & Wulf, M. (2007). Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest ecology and management*, *244*(1-3), 141-149.

Nordkvist, M., Bjorkman, C., & Klapwijk, M. J. (2021). Plant medi- ated interactions: lower sawfly survival on pines previously browsed by moose. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*, 253.

Nordkvist, M., Klapwijk, M. J., Barets, S., & Björkman, C. (2023). The relationship between moose browsing, habitat structure and predation pressure on insect herbivores. *Basic and Applied Ecology*, *66*, 1-10.

Norghauer, J. M., Malcolm, J. R., & Zimmerman, B. L. (2008). Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology*, *96*(1), 103-113.

Petritan, A. M., Von Lüpke, B., & Petritan, I. C. (2007). Effects of shade on growth and mortality of maple (Acer pseudoplatanus), ash (Fraxinus excelsior) and beech (Fagus sylvatica) saplings. *Forestry*, *80*(4), 397-412.

Rellstab, C., Pluess, A. R., & Gugerli, F. (2016). Lokale Anpassung bei Waldbaumarten: genetische Prozesse und Bedeutung im Klimawandel. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, *167*(6), 333-340.

R Core Team (2023). _R: A Language and Environment for Statistical Computing_. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Roels, S. M., Porter, J. L., & Lindell, C. A. (2018). Predation pressure by birds and arthropods on herbivorous insects affected by tropical forest restoration strategy. *Restoration ecology*, *26*(6), 1203-1211.

Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). *Ecological monographs*, *43*(1), 95-124.

Roslin, T., Hardwick, B., Novotny, V., Petry, W.K., Andrew, N.R., Asmus, A. et al. (2017) Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science*, *356*, 742–744.

Rouault, G., Candau, J. N., Lieutier, F., Nageleisen, L. M., Martin, J. C., & Warzée, N. (2006). Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, *63*(6), 613-624.

Schelhaas, M. J., Nabuurs, G. J., & Schuck, A. (2003). Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, *9*(11), 1620-1633.

Schlinkert, H., Ludwig, M., Batáry, P., Holzschuh, A., Kovács-Hostyánszki, A., Tscharntke, T., & Fischer, C. (2016). Forest specialist and generalist small mammals in forest edges and hedges. *Wildlife Biology*, *22*(3), 86-94.

Schowalter, T. D. (1995). Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon. *Forest Ecology and Management*, *78*(1-3), 115-125.

Schowalter, T. (2017). Arthropod diversity and functional importance in old-growth forests of North America. *Forests*, *8*(4), 97.

Schuldt, A., Ebeling, A., Kunz, M., Staab, M., Guimarães-Steinicke, C., Bachmann, D., Eisenhauer, N. (2019). Multiple plant diversity components drive consumer communities across ecosystems. *Nature communications*, *10*(1), 1460.

Seidl, R., Schelhaas, M. J., Rammer, W., & Verkerk, P. J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature climate change*, *4*(9), 806-810.

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. & Reyer, C. P. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature climate change*, *7*(6), 395-402.

Sevillano, I., Short, I., Grant, J., & O'Reilly, C. (2016). Effects of light availability on morphology, growth and biomass allocation of Fagus sylvatica and Quercus robur seedlings. *Forest Ecology and Management*, *374*, 11-19.

Šipoš, J., Drozdová, M., & Drozd, P. (2012). Effect of canopy openness on the pressure of predatory arthropods and birds on epigeic insects. *Central European Journal of Biology*, *7*, 1021-1029.

Sobek, S., Scherber, C., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2009). Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia*, *160*, 279-288.

Spiecker, H. (2006): Broadleaves for the future – a view from Central Europe. *Kungl. Skogs- och Lantbruksakademiens Tidskrift, 145*, 43–50.

Topoliantz, S., & Ponge, J. F. (2000). Influence of site conditions on the survival of Fagus sylvatica seedlings in an old-growth beech forest. *Journal of Vegetation Science*, *11*(3), 369-374.

Van Oijen, D., Feijen, M., Hommel, P., den Ouden, J., & de Waal, R. (2005). Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Applied Vegetation Science*, *8*(2), 155-166.

Vázquez-González, C., Castagneyrol, B., Muiruri, E. W., Barbaro, L., Abdala-Roberts, L., Barsoum, N., Fründ, J., Glynn, C., Jactel, H., McShea, W., Mereu, S., Mooney, K., Morillas, L., Nock, C., Paquette, A., Parker, J., Parker, W., Roales, J., Scherer-Lorenzen, M., Schuldt, A., Verheyen, K., Weih, M., Yang, B. & Koricheva, J. (2024). Tree diversity enhances predation by birds but not by arthropods across climate gradients. *Ecology letters*, *27*(5).

Walthert, L., Ganthaler, A., Mayr, S., Saurer, M., Waldner, P., Walser, M., Zweifel, R. & von Arx, G. (2021). From the comfort zone to crown dieback: sequence of physiological stress thresholds in mature European beech trees across progressive drought. *Science of the Total Environment, 753*, 141792.

Wermelinger B., & Gossner M., (2021). *Förderung der Insektenbiodiversität im Schweizer Wald. Eine Synthese nationaler und internationaler Forschung*. Eidg. Forschungsanstalt WSL. Birmensdorf.

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D. (2023). _dplyr: A Grammar of Data Manipulation_. R package version 1.1.4, <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

Wild, C. M. (2020). Quantification of the ecosystem function pest control: assessing predation rates of artificial caterpillars by birds in secondary forest fragments within a peri-urban area in southeastern Brazil (Doctoral dissertation, Hochschulbibliothek der Technischen Hochschule Köln).

Zvereva, E.L., Castagneyrol, B., Cornelissen, T., Forsman, A., Hernández-Agüero, J.A., Klemola, T. et al. (2019). Opposite lat- itudinal patterns for bird and arthropod predation revealed in experiments with differently colored artificial prey. *Ecology and Evolution*, *9*, 14273–14285.

7. Eigenständigkeitserklärung

Eigenständigkeitserklärung gem. § 29 Abs.6 LPO I

Hiermit erkläre ich, dass die vorliegende Hausarbeit von mir selbstständig verfasst wurde und dass keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt wurden. Die Stellen der Arbeit, die anderen Werken dem Wortlaut oder Sinn nach entnommen sind, sind in jedem einzelnen Fall unter Angabe der Quelle als Entlehnung kenntlich gemacht.

Diese Erklärung erstreckt sich auch auf etwa in der Arbeit enthaltene Zeichnungen, Kartenskizzen und bildliche Darstellungen.

_____ _____

Ort, Datum Unterschrift

8. Anhang

8.1 Interaktionseffekte

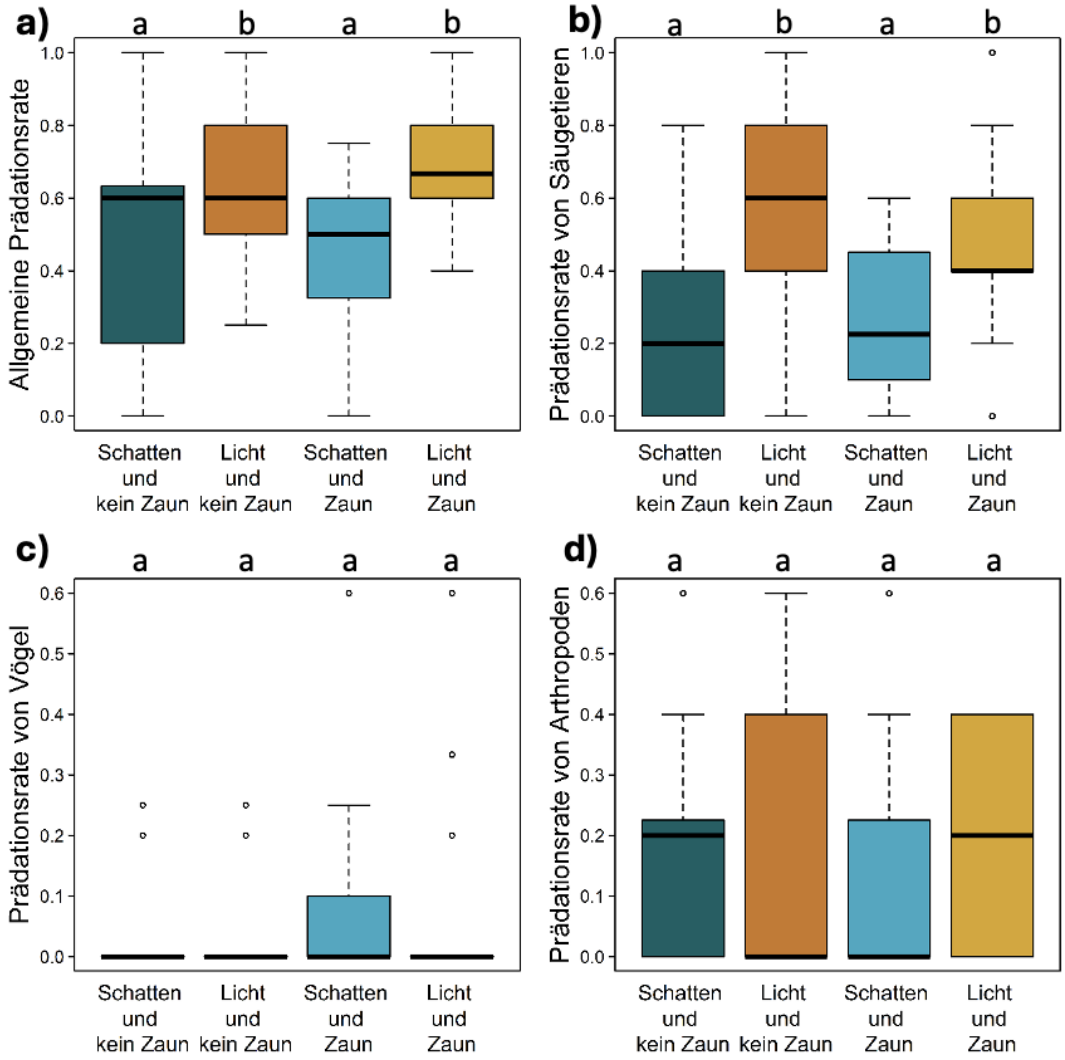


Abbildung 10: Boxplots a) - d): Allgemeine Prädationsrate und Raten der Prädatorengruppen in Abhängigkeit von Schatten und kein Zaun, Licht und kein Zaun, Schatten und Zaun sowie Licht und Zaun. Buchstabierung basiert auf post-hoc Test. Gleiche Buchstaben bedeuten keinen Unterschied der gefundenen Prädationsraten.

Tabelle 2: Zusammenfassung der Post-hoc-Werte. Fett abgebildete Werte zeigen einen signifikanten Wert.

Allgemeines Prädationsmodell				
Kontrast	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Kein Zaun	-0.931	0.283	**-3.293**	**0.006**
Schatten und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	-0.016	0.265	-0.060	1.000
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	-0.932	0.4285	**-3.268**	**0.006**
Licht und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	-0.915	0.283	**3.232**	**0.007**
Licht und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	-0.001	0.302	-0.003	1.000
Schatten und Zaun vs. Licht und Zaun	-0.916	0.285	**-3.208**	**0.007**
Prädation von Säugetieren				
Kontrast	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Kein Zaun	-1.232	0.291	**-4.228**	**<0.001**
Schatten und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	-0.100	0.297	-0.337	0.987
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	-0.848	0.294	**-2.889**	**0.020**
Licht und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	1.132	0.288	**3.923**	**<0.001**
Licht und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	0.383	0.285	1.346	0.534
Schatten und Zaun vs. Licht und Zaun	-0.748	0.291	**-2.574**	**0.049**
Prädation von Vögeln				
Kontrast	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Kein Zaun	0.570	0.877	0.650	0.916
Schatten und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	-0.7388	0.627	-1.178	0.641
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	-0.767	0.642	-1.194	0.631
Licht und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	-1.309	0.803	-1.630	0.362
Licht und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	-1.337	0.815	-1.641	0.356
Schatten und Zaun vs. Licht und Zaun	-0.028	0.537	-0.053	1.000

Prädation von Arthropoden				
Kontrast	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Kein Zaun	0.218	0.361	0.603	0.931
Schatten und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	0.698	0.386	1.806	0.270
Schatten und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	-0.091	0.6345	-0.265	0.994
Licht und Kein Zaun vs. Schatten und Zaun	0.478	0.409	1.173	0.644
Licht und Kein Zaun vs. Licht und Zaun	-0.309	0.370	-0.835	0.838
Schatten und Zaun vs. Licht und Zaun	-0.789	0.395	-1.998	0.189