



Technische Universität München
TUM School of Life Sciences

Zur Analyse von Waldverjüngungsinventuren und Interpretation ihrer Ergebnisse

Kai Bödeker

Vollständiger Abdruck der von der TUM School of Life Sciences der
Technischen Universität München zur Erlangung eines

Doktors der Forstwissenschaft (Dr. rer. silv.)

genehmigten Dissertation.

Vorsitz:

Prof. Dr. Johan Philipp Benz

Prüfer der Dissertation:

1. Prof. Dr. Thomas Knoke
2. Prof. Dr. Peter Annighöfer
3. Prof. Dr. Christian Ammer

Die Dissertation wurde am 08.11.2024 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die TUM School of Life Sciences am 10.02.2025 angenommen.

Zusammenfassung

Schalenwildverbiss ist eine der bedeutendsten Einflussgrößen auf die Zusammensetzung und Struktur von Wäldern und Landschaften. Eine durch Wild reduzierte Arten- und Strukturvielfalt kann wesentliche Ziele einer klimaangepassten multifunktionalen Forstwirtschaft beeinträchtigen. Ziele wie Bestandesproduktivität, Widerstandsfähigkeit der Bestände gegenüber natürlichen Störungen und Biodiversität hängen von dieser Vielfalt ab. Regelmäßige Verjüngungsinventuren helfen, das Ausmaß des Verbissdrucks und seine Auswirkungen auf die Entwicklung der Waldverjüngung zu überwachen. Auf Grundlage dieser Inventuren sollen die Notwendigkeit und der Umfang von wald- und wildtiermanagementbezogenen Maßnahmen, wie z.B. Bejagung oder Ergänzungspflanzungen, erkannt und entsprechend evidenzbasierte Betriebsentscheidungen getroffen werden. Allerdings werden Verjüngungsinventuren bisher nur selten durchgeführt, da sie im Vergleich zu Forstbetriebsinventuren nur selten gesetzlich vorgeschrieben sind und der Erhebungsaufwand auch ein finanzielles Hemmnis darstellt. Aufgrund dieser Seltenheit haben sich in der forstlichen Praxis nur wenige Methoden etabliert, die die Durchführung und Auswertung von Verjüngungsinventuren, sowie die anschließende Maßnahmenplanung unterstützen. So basieren aus Verjüngungsinventuren abgeleitete waldbauliche oder jagdliche Entscheidungen in der Regel nicht ausschließlich auf den statistisch abgesicherten Inventurergebnissen, sondern werden mit „gutachterlichen Erfahrungswerten“ ergänzt. Ein gängiges Beispiel, bei dem auf Erfahrungen zurückgegriffen wird, ist die Frage, ob der beobachtete Wildverbiss den Fortbestand einer Mischbaumart gefährdet oder nicht. Mögliche Fehler in der Inventurauswertung können sowohl zu kostspieligen Fehlentscheidungen führen als auch bereits bestehende Interessenkonflikte in der Waldnutzung, wie z.B. jagdliche vs. waldbauliche Interessen, verstärken. Es besteht daher Forschungsbedarf zur methodischen Verbesserung der Planung und Auswertung von Verjüngungsinventuren, um eine objektive und datengestützte Maßnahmenplanung zu gewährleisten.

Im Rahmen dieser Dissertation werden verschiedene statistische Modelle eingesetzt, um a) waldbauliche und wildbiologische Maßnahmen, die das Heranwachsen der Verjüngung unterstützen können, zu analysieren und b) die Ergebnisse von Verjüngungsinventuren, insbesondere Veränderungen des Wildverbisses, statistisch abzusichern. Die neu gewonnenen Erkenntnisse stärken das operative Wald- und Wildtiermanagement und ergänzen dessen Maßnahmenkatalog, erweitern aber auch die Auswertungs- und Planungsmethoden dieser Inventuren.

Diese kumulative Dissertation setzt sich aus zwei publizierten Artikeln zusammen. Ein *Maßnahmenartikel* bewertet den Einfluss von Wildverbiss auf das Wachstum junger Mischbaumarten in Relation zu anderen Umweltfaktoren. Der Höhenzuwachs dient hier als empfindliches Maß für die Vitalität der Pflanze, das frühzeitig anzeigt, ob diese z.B. durch Verbiss oder andere abiotische Umweltbedingungen beeinträchtigt wird. Auch

werden Möglichkeiten der Einflussnahme auf den Wildverbiss unter besonderer Berücksichtigung der Jagd eruiert. Ein *Methodenartikel* dient zur Verbesserung der Auswertbarkeit von Verjüngungsinventuren. Er untersucht, wie Verbissänderungen bei welcher Stichprobengröße statistisch belastbar erfasst werden können und welche Baumarten für die Auswertung relevant sind. Darauf aufbauend werden die Analysen dieser Synthese durch folgende 5 Forschungsfragen geleitet:

1. Welchen Einfluss hat Wildverbiss in Relation zu anderen Einflussfaktoren auf das Höhenwachstum seltener Mischbaumarten?
2. Kann mit Jagd Wildverbiss reguliert werden?
3. Wie können Wildverbissänderungen statistisch sicher erfasst werden?
4. Welche Stichprobengröße ist empfehlenswert, um Wildverbissveränderungen auf Betriebs- oder Landschaftsebene sicher erfassen zu können?
5. Welche Baumarten eignen sich als Phytoindikatoren, um Wildverbissveränderungen zu identifizieren?

Für die Forschungsfragen 1 und 2 wurde ein Weisergatter-Datensatz von 248 Flächenpaaren, der sich für die Darstellung der Verjüngungsentwicklung mit und ohne Verbiss eignet, mit Random Forest Modellen ausgewertet. Der Erhebungszeitraum erstreckte sich jährlich von 2016 bis 2020 in buchendominierten Wäldern in 5 Bundesländern Deutschlands. Für die Fragen 3 bis 5 wurden Daten einer systematischen Verjüngungsinventur im Nationalpark Bayerischer Wald mittels eines gemischt-logistischen Modells ausgewertet. Die 24.222 ha umfassende Nationalparkfläche wurde zwischen 2007 und 2018 in regelmäßigen Abständen inventarisiert. Verbiss wurde für alle Fragestellungen als Verbisswahrscheinlichkeit am Leittrieb modelliert.

Die Ergebnisse zu Forschungsfrage 1 zeigen, dass Wildverbiss und Lichtverfügbarkeit die einflussreichsten Parameter für das Höhenwachstum selektiv verbissener Laubmischbaumarten (z.B. Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.)) sind. Nachdem Wildverbiss bei diesen Baumarten ein bestimmtes Niveau überschritten hatte, wies der Höhenzuwachs signifikante Einbrüche auf, die das Wachstum dauerhaft beeinträchtigten – potenzielle Verbissgrenzwerte bei einer praktischen Bewertung der Verbisslast. Die Lichtverfügbarkeit hingegen erhöhte den Höhenzuwachs, bis ein Sättigungseffekt eintrat. Eine Durchforstung im Wald könnte daher die zuwachsmindernde Wirkung des Wildverbisses bis zu einem gewissen Grad auffangen. Dennoch hat sich die Erhöhung der Rehwildstrecke als das wirksamste Instrument zur Reduktion des Verbisses an Mischbaumarten erwiesen, wenn Waldbesitzer und Jäger eng zusammenarbeiten (Frage 2).

Zur Beantwortung der Frage 3 wurden die für die Verbisschätzung bei Verjüngungsinventuren empfohlenen, aber bisher nur selten angewandten Verbisswahrscheinlichkeitsmodelle um einen simultanen Inferenztest erweitert. Dieser Test ist in der Lage, signifikante Verbissänderungen zwischen verschiedenen Inventurperioden zu identifizieren. Für Frage 4 wurde ein Simulationstool entwickelt, das dem Forst- und Wildtiermanagement bei der Abwägung zwischen Präzisionsgenauigkeit (Möglichkeit, eine Veränderung der Verbisswahrscheinlichkeit als signifikant zu bewerten) und Erhebungskosten (minimal erforderlicher Stichprobenumfang) hilft. Für die Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*) im

Nationalpark konnte z.B. eine „kritische Mindeststichprobe“ bei ca. 350 Beobachtungen identifiziert werden. Im Bayerischen Wald sowie in der Weisergatterstudie zeigten Pionierbaumarten, insbesondere die flächig vorkommende Vogelbeere, eine besonders hohe Sensitivität gegenüber Verbissveränderungen und verbissbeeinflussenden Parametern (Frage 5). Als selektiv verbissene Baumarten, die Verbissänderungen bis zu einem hohen Verbissniveau sensibel widerspiegeln können und ein hohes Ausbreitungspotenzial haben, sollten Pionierbaumarten deshalb eine zentrale Rolle bei überbetrieblichen Verjüngungsinventuren spielen, die nicht auf individuelle betriebliche Zielsetzungen ausgerichtet werden können.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die wachstumshemmende Wirkung von Schalenwildverbiss ein multifaktorielles Phänomen ist, das durch waldbauliche Maßnahmen und effiziente Bejagungsstrategien beeinflusst werden kann. Der Erfolg von Wildtiermanagementmaßnahmen sollte jedoch regelmäßig durch Verjüngungsinventuren mit einem objektiven, statistischen Instrumentarium, wie es in dieser Dissertation entwickelt wurde, evaluiert und adaptiv angepasst werden.

Abstract

Ungulate browsing is one of the most important factors influencing the composition and structure of forests and landscapes. Reductions in species and structural diversity caused by ungulates can compromise key objectives of climate-adapted multifunctional forestry, such as biodiversity, productivity, and resilience to natural disturbances. Periodic regeneration inventories help to monitor the extent of browsing pressure and its effects on the development of regenerating forests. Although such inventories can support evidence-based forest and wildlife management, such as hunting or supplementary planting, they are rarely conducted in practice due to the cost of data collection and the fact that they are seldom mandated. Consequently, only a few techniques are available for forestry practitioners to support the design or implementation of regeneration inventories. Even when regeneration inventories are conducted, the application of wildlife management interventions tends to rely more on *ad hoc* planning and „expert experience“ than a systematic statistical analysis of inventory results. A common example involves assessing the extent to which the regeneration of an admixed species is threatened by selective browsing. Misinterpreting inventory results can lead to costly management errors and exacerbate existing conflicts of interest in forest use, such as hunting vs. silvicultural interests. There is therefore a need for research into methodological improvements in the design and interpretation of regeneration inventories to support objective, evidence-based management.

In this dissertation, various statistical models are used to a) analyze silvicultural and wildlife management measures that can support forest regeneration and b) statistically validate the results of regeneration inventories, in particular changes in browsing by ungulates. By supporting more systematic inventory planning and interpretation, the resulting insights can enhance operational forest and wildlife management.

This cumulative thesis consists of two published articles. One *measures article* evaluates the influence of browsing by ungulates on the growth of young admixed tree species in relation to other environmental factors. Height increment serves as a sensitive measure of plant vitality, providing an early indication of whether the plant is affected by browsing or other abiotic environmental conditions. Possibilities for influencing ungulate browsing itself are also being investigated, with a particular focus on hunting. A *method article* serves to improve the evaluability of regeneration inventories. It examines how browsing changes over time, what sample sizes are needed to monitor it, and which tree species are most relevant. Based on this, the following synthesis is guided by five research questions:

1. What influence does ungulate browsing have on the height growth of rare, admixed tree species in relation to other influencing factors?

2. Can ungulate browsing be regulated by hunting?
3. How can we track changes in ungulate browsing in a statistically robust way?
4. What sample size is recommended to reliably record ungulate browsing changes at forest enterprise or landscape level?
5. Which tree species are suitable as phytoindicators to identify ungulate browsing changes?

For research questions 1 and 2, a set of 248 wildlife exclusion and reference plots suitable for representing regeneration development with and without browsing was evaluated with random forest models. The assessment spans an annual period from 2016 to 2020 in beech-dominated forests in 5 German states. For questions 3-5, data from a systematic regeneration inventory in the Bavarian Forest National Park were evaluated using a mixed logistic model. The 24,222 ha national park area was inventoried at regular intervals between 2007 and 2018. For all research questions, browsing was modeled as the probability of the leading shoot being browsed.

The results for research question 1 show that ungulate browsing and light availability are the most influential parameters for height growth of admixed deciduous tree species (e.g. sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.)). After browsing exceeded a certain level in these tree species, height increment showed significant declines that permanently affected growth—potential browsing thresholds in a practical assessment of browsing pressure. Light availability, on the other hand, increased height increment until a saturation effect occurred. Forest thinning could therefore compensate to some extent for the increment-reducing effect of browsing. However, increasing the number of roe deer shot was found to be the most effective means of reducing browsing on admixed tree species when forest owners and hunters worked closely together (question 2).

To answer question 3, recommended (but to date rarely used) browsing probability models for regeneration inventories were extended by a simultaneous inference test. This test can detect significant browsing changes between different inventory periods. For question 4, a browsing simulation tool was developed to help forest and wildlife managers weigh the trade-off between precision accuracy (ability to detect a significant change in browsing probability) and survey cost (minimum sample size required). For example, a „critical minimum sample size“ of about 350 observations was identified for the European mountain ash (*Sorbus aucuparia* L.) in the national park. In the Bavarian Forest and in the wildlife enclosure study, pioneer tree species, especially rowan, showed a high sensitivity to changes in browsing and browsing influencing parameters (question 5). As selectively browsed tree species that can sensitively reflect browsing changes up to high browsing levels and have a high dispersal potential, pioneer tree species should therefore play a central role in cross-enterprise regeneration inventories where individual objectives cannot be considered.

In conclusion, the growth-inhibiting effect of ungulate browsing is a multifactorial phenomenon that can be influenced by silvicultural measures and efficient hunting strategies. However, the success of wildlife management measures should be regularly evaluated and adaptively adjusted through regeneration inventories using statistical tools such as those developed in this dissertation.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	i
Abstract	iv
Akronym- und Abkürzungsverzeichnis	viii
1 Einleitung	1
1.1 Aktueller Forschungsstand und Identifikation bestehender Wissenslücken .	1
1.2 Übersicht der Publikationen und Forschungsfragen	5
2 Methoden	7
2.1 Studiengebiete	7
2.2 Datenerhebung	9
2.2.1 Inventurdesign	9
2.2.2 Plotdesign	11
2.2.3 Umweltvariablen (Fragen 1, 2 & 5)	13
2.2.4 Datenaufbereitung	14
2.3 Einflüsse auf Höhenwachstum und Verbiss (Fragen 1 & 2)	14
2.4 Verbissveränderungen (Frage 3)	16
2.5 Mindeststichprobengröße per Verbisssimulation und Sensitivitätsanalyse (Frage 4)	16
2.6 Phytoindikator (Frage 5)	17
2.7 Verwendete Software	17
3 Ergebnisse und Diskussion	19
3.1 Welchen Einfluss hat Wildverbiss in Relation zu anderen Einflussfaktoren auf das Höhenwachstum seltener Mischbaumarten?	19
3.2 Kann mit Jagd Wildverbiss reguliert werden?	25
3.3 Wie können Wildverbissänderungen statistisch sicher erfasst werden? . . .	29
3.4 Welche Stichprobengröße ist empfehlenswert, um Wildverbissveränderun- gen auf Betriebs- oder Landschaftsebene sicher erfassen zu können?	31
3.5 Welche Baumarten eignen sich als Phytoindikatoren, um Wildverbissver- änderungen zu identifizieren?	33
3.6 Wissenschaftlicher Ausblick	37
4 Schlussfolgerungen	39
Literaturverzeichnis	42

Inhaltsverzeichnis

Publikationsliste	59
Danksagung	61
Addendum	62
Bödeker et al., 2021	62
Bödeker et al., 2023	94

Akronym- und Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Bedeutung
aLh	Andere Laubbaumarten mit hoher Lebensdauer
aLn	Andere Laubbaumarten mit kurzer Lebensdauer
AUC	Area under Curve
BioWild	Biodiversität und Wild (wissenschaftliches Forschungsprojekt)
BFNP	Nationalpark Bayerischer Wald
ISF	Indirect Site Factor
PP	Prozentpunkte
ROC	Receiver-Operating-Characteristic
svK	Selektiv verbissene Koniferen
VW	Verbisswahrscheinlichkeit

1 Einleitung

1.1 Aktueller Forschungsstand und Identifikation bestehender Wissenslücken

Die Entwicklung des Waldes ist einer der landschaftsprägendsten natürlichen Prozesse in allen klimatischen Zonen ([Angelstam und Kuuluvainen, 2004](#); [Arroyo-Rodríguez et al., 2017](#); [Odum, 1969](#)). Wenn Klima, Licht und Bodeneigenschaften es zulassen, sind Wälder die führende Klimaxgesellschaft der Sukzession ([Christensen, 2014](#); [Odum, 1969](#)). Während der natürlichen Waldsukzession sind es zumeist kleine Lücken im Kronendach bis zu großen Störereignissen, die die notwendigen Lichtbedingungen schaffen und somit die sogenannte Verjüngungsphase initialisieren ([Angelstam und Kuuluvainen, 2004](#); [Orman et al., 2021](#); [Walters et al., 2020](#)). Letztere ist bestimmend für die Zusammensetzung und die Struktur des Waldes ([Ammer et al., 2008](#); [Thom et al., 2022](#)). Somit stellt die Verjüngungsphase die Weichen für das Habitat aller vom Wald abhängigen Lebewesen, die Bereitstellung von Waldökosystemleistungen und zugleich die Resistenz, Resilienz und Anpassungsfähigkeit des zukünftigen Waldes an sich verändernde Umweltbedingungen ([Duveneck und Scheller, 2015](#); [Larsen et al., 2022](#); [Pukkala, 2018](#); [Thom et al., 2022](#)). Speziell die Arten- und Strukturvielfalt kann die Bestandesproduktivität fördern ([Dieler et al., 2017](#); [Dănescu et al., 2016](#)), die Bestandesresilienz nach natürlichen Störungen steigern ([Andrus et al., 2020](#); [Oliver et al., 2015](#); [Knoke et al., 2023](#)) und die Biodiversität erhöhen ([Ramírez et al., 2019](#); [Zilliox und Gosselin, 2014](#)) – wichtige Aspekte einer klimaangepassten multifunktionalen Forstwirtschaft ([Friedrich et al., 2021](#); [Nabuurs et al., 2018](#)). Aufgrund des beträchtlichen Einflusses, den die Verjüngungsphase auf den kommenden Wald hat, bietet sie der Forstwirtschaft ein hohes Potenzial den Wald frühzeitig und kostengünstig zu gestalten ([Gill, 1992b](#); [Knoke et al., 2023](#); [Thom, 2023](#)).

Wald in der Verjüngungsphase ist jedoch empfindlich gegenüber verschiedenen biotischen und abiotischen Einflüssen ([Gill, 1992b](#); [Thom, 2023](#)): Beispielsweise ermöglicht Licht zwar das Wachstum der Waldverjüngung ([Annighöfer et al., 2019](#); [Bebre et al., 2021](#)), die dafür notwendige Öffnung des Kronendaches reduziert aber auch die mikroklimatische Pufferwirkung des Waldes ([Horváth et al., 2023](#); [Kovács et al., 2020](#)). Im Zuge des fortschreitenden Klimawandels, der mit einer Zunahme von Extremwetterereignissen wie z.B. Dürren einhergeht, treten vermehrt Großkalamitäten in Wäldern auf ([Dale et al., 2001](#); [Seidl et al., 2017](#)). Extremwetterereignisse können zu größeren Öffnungen im Kronendach führen, die die Waldverjüngung unter zunehmenden Trockenstress setzen und damit das Risiko von Verjüngungsausfällen erhöhen ([Senf und Seidl, 2022](#); [Thom et al., 2022](#)). Ferner sind die Bäumchen in der Verjüngungsphase dem Verbiß durch wildlebendes Schalenwild, wie dem Reh- (*Capreolus capreolus* L.) oder Rotwild (*Cervus*

elaphus L.), ausgesetzt: Gill (1992a) oder auch Kuijper et al. (2010) konstatieren eine signifikante negative Korrelation zwischen der Wilddichte/Verbissintensität und dem Regenerationserfolg. Insbesondere sukzessives, selektives Verbeißen der Leittriebe bevorzugter Arten, gelenkt durch Vitalität und chemischer Zusammensetzung der Knospen einer Baumart, kann die Baumarten- und Strukturvielfalt in zukünftigen Waldgenerationen erheblich reduzieren (Ammer, 1996; Pastor et al., 1993; Vavra et al., 2007). Leittriebverbiss reduziert das Höhenwachstum von Bäumchen – ein entscheidender Indikator für die Vitalität und das Mortalitätsrisiko dieser Pflanzen (Ammer, 1996; Clasen et al., 2015; Eiberle und Nigg, 1987a). Da Verjüngungsbäumchen um knappe Ressourcen wie Licht konkurrieren, sind verbissene den unverbissenen Bäumchen unterlegen (Connell, 1990; Harmer, 2001). Dieser Wettbewerbsnachteil kann die verbissenen Individuen auch nach dem Hinauswachsen aus der Äserhöhe des Wildes bis in die Adoleszenz des Baumes beeinträchtigen und zum verzögerten Absterben führen (Gill, 1992b; Kupferschmid und Bugmann, 2008). Terborgh (2001) und Ramirez et al. (2019) skizzieren die Interaktion zwischen Huftieren und der Verjüngung als einen ökosystemprägenden, kaskadierenden Prozess, der von der Individual- und Bestandsebene bis hin zur Landschaftsebene wirkt.

Vor dem Hintergrund dieser beispielhaft illustrierten biotischen und abiotischen Störfaktoren in der Verjüngungsphase und des erheblichen Einflusspotenzials der Verjüngung für die langfristige Waldentwicklung ist es für die Forstwirtschaft unerlässlich, Informationen über die Verjüngungsdynamik zu sammeln. Nur mit detaillierten Verjüngungsinformationen kann ungünstigen Verjüngungsentwicklungen, wie z.B. der Entmischung durch Wildverbiss, rechtzeitig entgegengewirkt werden. Im Rahmen einer klassischen Forstbetriebsinventur, die sich insbesondere auf den adulten Hauptbestand konzentriert, wird die Verjüngung aber meist nur als Nebenaspekt beschrieben (von Gadow, 2005; Staupendahl, 1997); systematische, der Verjüngungsentwicklung angepasste Inventuren sind teuer und zeitaufwändig (Hothorn und Müller, 2010; Gaillard et al., 2008). Für Deutschland bedeutet dies, dass ein Großteil der aktuell 1,6 Millionen Hektar zu verjüngender Waldfläche¹ unzureichend erfasst wird (Thonfeld et al., 2022; Thünen-Institut, 2012).

Gleichwohl wird in einigen Bundesländern, wie Bayern, versucht, dem Verjüngungserfolg durch eine Inventur nachzugehen. Bei der Bayerischen Verjüngungsinventur werden beispielsweise die individuelle Baumart und Höhe innerhalb der Stichprobe bestimmt – wichtige Kenngrößen um die oben beschriebenen Verjüngungshemmnisse zu erkennen (Bayerische Forstverwaltung, 2021). Insbesondere der Wildverbiss steht bei Verjüngungsinventuren im Fokus, denn in den letzten Jahrhunderten sind die Schalenwildpopulationen in Europa und damit ihr Einfluss auf die Waldvegetation signifikant angestiegen (Carpio et al., 2021; Valente et al., 2020). Dieser Anstieg ist hauptsächlich bedingt durch die Dezimierung von Prädatoren, begünstigende klimatische Veränderungen, eine Intensivierung der Land- und Forstwirtschaft, gezielte Hege und durch jagdliches Brauchtum (Apollonio et al., 2010; Bradshaw et al., 2003; Linnell et al., 2020; Milner et al., 2006).

¹Die Verjüngungsfläche errechnet sich aus 1,1 Mio. ha, die sich laut Bundeswaldinventur 2012 rechnerisch dauerhaft in der Verjüngungsphase befinden und 0,5 Mio. ha, die zwischen 2018 und 2021 kahlgefallen waren.

1 Einleitung

Das Kartieren von Wildverbiss an ortsfesten Bäumchen mittels Verjüngungsinventuren bietet eine direktere und einfachere Methode zur Einschätzung des Wildeinflusses, verglichen mit dem Zählen freilaufender Tiere und der anschließenden Abschätzung ihres Einflusses (Chevrier et al., 2012; Kennel, 1989; Morellet et al., 2007). Auf Basis der durch eine Inventur gewonnenen Erkenntnisse können Forst- und Wildtiermanager wichtige Entscheidungen für Waldbau und Jagd treffen (Johnson, 1999; Nichols und Williams, 2006; Williams et al., 2009). Doch den Entscheidungshilfen im Umgang mit Wildverbiss fehlt es an wissenschaftlich fundierter, empirischer Evidenz: Zentrale Fragen, wie „*Ab wie viel Verbiss bei einer Baumart sollte gehandelt werden?*“, werden zu meist nur mit ortskennntlichen, gutachterlichen Einschätzungen beurteilt (Knoke et al., 2008). Außerdem fehlt es an Forschung, ob die verbissgehemmte Verjüngungsentwicklung mit waldbaulichen Maßnahmen eventuell kompensiert werden kann (Ficko et al., 2016, 2018). Zur Beantwortung dieser zentralen Fragen ist eine Entkopplung der das Pflanzenwachstum steuernden Einflussfaktoren, die auch in Wechselwirkung mit selektivem Wildverbiss stehen, erforderlich, was in der wissenschaftlichen Literatur bislang nicht geschehen ist. Denn auf der pflanzenphysiologischen Ebene wird Wildverbiss, wie auch das Höhenwachstum, von abiotischen Faktoren wie Licht, Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit beeinflusst (Kučeravá et al., 2012; Kuijper et al., 2009; Schmid et al., 2021). So beschreiben beispielsweise einerseits Wilmschurst und Fryxell (1995), dass Rotwild energie- und nährstoffreiche Äsung bevorzugt. Andererseits zeigten Csilléry et al. (2022) in einem Experiment, bei dem Verbiss durch das künstliche Kappen der Leittriebe simuliert wurde, dass sich „verbissene“ Weißtannen (*Abies alba* MILL.) auf nährstoffreichen Standorten schneller erholten. Durch die Analyse aller Höhenwachstum-Parameter (inkl. Verbiss) kann der Einfluss von Wildverbiss isoliert und seine individuelle Bedeutung für das Höhenwachstum bewertet werden (z.B. Blossey et al., 2017). Zudem können mögliche, standortunabhängige Verbissgrenzwerte identifiziert werden.

Lediglich Eiberle und Nigg haben bisher die Korrelation zwischen Verlust an relativem Höhenwachstum und Mortalität von Verjüngungsbäumchen genutzt, um Schwellenwerte für den Verbiss vorzuschlagen, deren langfristige Überschreitung das Überleben der verbissenen Baumart im Kampf um Ressourcen gefährdet (Eiberle und Nigg, 1987a,b). Diese Schwellenwerte basieren jedoch auf groben Annahmen, beispielsweise dass es zum Absterben eines Bäumchens ab einem Höhenwachstumsverlust von mehr als 25 % kommt. Ferner haben sie eine begrenzte lokale Gültigkeit (Schweizer Bergwälder), sind nur für relativ wenige Baumarten verfügbar und vernachlässigen alle weiteren Wachstumsparameter außer Verbiss. Nichtsdestotrotz sind Eiberles und Niggs Schwellenwerte die einzigen ihrer Art, die empirisch ermittelt wurden und in der Praxis zur Abschätzung von Verbisschäden durch Schalenwild in europäischen Wäldern verwendet werden (vgl. Kupferschmid und Bugmann, 2008; Senn und Suter, 2003).

Nach Feststellung einer zu hohen Verbissbelastung auf Basis einer hypothetischen Verjüngungsinventur mittels Verbisschwellenwerten und Ausschöpfung der waldbaulichen Maßnahmen zur Förderung des Höhenwachstums verbleiben nur noch verbissmindernde Maßnahmen. Bei hohen Schalenwildbeständen ist die Bejagung das gängigste Mittel der Einflussnahme (Ramirez et al., 2023; van Beeck Calkoen et al., 2022); den Lebensraum einschränkende Schutzmaßnahmen wie Zäunungen sind meist zu kostenintensiv,

was eine Investition in die Pflanzung junger Bäume unrentabel machen kann (Ammer et al., 2010; Clasen et al., 2011; Janová et al., 2022). Die Wissenschaft ist sich jedoch nicht einig, ob die Jagd tatsächlich eine verbissmindernde Wirkung hat, und empirische Studien sind rar. In Kanada hatten beispielsweise signifikante Erhöhungen des Schalenwildabschlusses keinen messbaren Effekt auf den Verbiss (Simard et al., 2013), und in Tschechien führte eine jagdliche Reduktion der Schalenwildsdichte nicht zum Schutz seltener, selektiv verbissener Baumarten (Kamler et al., 2010). Hothorn und Müller (2010) zeigen wiederum, dass die Jagd den Wildverbiss kontrollieren kann. Ihre Beobachtung gilt allerdings nur unter der Voraussetzung, dass die Behörden auf der Grundlage der bayerischen Verjüngungsinventur Schalenwildabschlüsse vorschlagen.

Verjüngungsinventuren dienen nicht allein der Dokumentation des Ist-Zustandes und als Instrument der Maßnahmenplanung. Vielmehr sollen die regelmäßig durchgeführten Inventuren vom Forst- und Wildtiermanagement zur Erfolgskontrolle genutzt werden, um aus den Ergebnissen zu lernen und verbissregulierende Maßnahmen entsprechend anzupassen (Johnson, 1999; Nichols und Williams, 2006; Richardson et al., 2020). Allerdings kann eine „[...] undifferenzierte Erhebung von Verbissschäden ohne Überprüfung der Genauigkeit [...] leicht zu falschen Folgerungen führen“ (Eiberle und Nigg, 1987b, S. 776). Das Verbissprozent, das den jährlichen relativen Verbissanteil einer Baumart beschreibt und das gebräuchlichste Maß zur Quantifizierung des Wildverbisses ist (s. Harmer, 2001; Rüegg und Nigg, 2003), kann diesen Genauigkeitsanspruch nicht erfüllen. Denn das Verbissprozent liefert nur einfache Vertrauensintervalle, in denen z.B. räumliche korrelierende Extreme das Ergebnis verzerren können (Knoke et al., 2008). Gerade bei einem kleinen Stichprobenumfang, z.B. einer seltenen, selektiv verbissenen Baumart, kann das Verbissprozent retrospektiv zwischen zwei Aufnahmejahren nicht zeigen, ob eine Verbisssveränderung auch auf Populationsebene stattgefunden hat. Es muss also ein Maß geschaffen werden, welches Verbisssveränderungen in einem beprobten Gebiet mit statistischer Sicherheit anzeigt, damit auf dieser Grundlage empirisch abgesicherte Entscheidungen getroffen bzw. vergangene Entscheidungen evaluiert werden können.

Darüber hinaus muss eine Verjüngungsinventur kosteneffizient sein, sodass die Verjüngung in engen, ihrem Wuchs entsprechenden Zeitabständen wiederholt untersucht werden kann (Holmström et al., 2003; Rüegg und Nigg, 2003). Ein entscheidender Kostenfaktor ist der Stichprobenumfang (Cochran, 1977; Grussu et al., 2016), der mit dem Standardfehler und damit der Schätzpräzision einer Stichprobe negativ nicht-linear korreliert (Czaplewski, 2003). Der Stichprobenumfang sollte einer gewünschten Schätzpräzision gerecht werden, um Verbisssveränderungen, z.B. auf Betriebs- oder Landschaftsebene mit statistischer Sicherheit identifizieren zu können (Czaplewski, 2003; Grussu et al., 2016). Wissenschaftlich fundierte Empfehlungen für Mindeststichprobengrößen für Verjüngungsinventuren gibt es bisher keine.

Verjüngungsinventuren erfassen die gesamte Verjüngung, um ihre Entwicklung oder die diskutierte Vielfalt in der Strauchschicht zu dokumentieren. Die einzelnen Baumarten werden jedoch mit unterschiedlicher Präferenz verbissen (s.o.) und reflektieren demnach auch erhöhte Wildbestände mehr oder minder deutlich (Pierson und deCalesta, 2015). Für Forst- und Wildmanager wäre es daher interessant zu wissen, nach welcher Baumart sie ihre verbissmindernden Maßnahmen ausrichten sollen. Während aus den USA zahl-

reiche Studien vorliegen, die Verbiss-Phytoindikatoren identifizieren (z.B. [Blossey et al., 2017](#); [Jenkins und Howard, 2021](#); [Royo et al., 2016](#)), gibt es für Europa nur wenige ([Chevrier et al., 2012](#)). In diesen Studien wird häufig die Eiche *Quercus spp.* als Indikatorart hervorgehoben, die jedoch im Vergleich zu einer sich anemochor ausbreitenden Art aufgrund ihrer Schwermüchtigkeit auf Flächen ohne Altbäume ein geringes Ausbreitungspotenzial hat ([Bonfils et al., 2015](#)). Für Deutschland wurde bisher kein verwendbarer Verbiss-Phytoindikator identifiziert, der Verbissveränderungen über eine große Verbissamplitude sensitiv und mit statistischer Sicherheit (großräumige, gleichmäßige Verbreitung) anzeigen kann.

1.2 Übersicht der Publikationen und Forschungsfragen

Diese publikationsbasierte Dissertation soll die bisher seltenen Verjüngungsinventuren methodisch und interpretativ erweitern. Zu diesem Zweck wurde zum einen die Entwicklung der Waldvegetation mit und ohne Wildeinfluss an der Schnittstelle zwischen Schalenwild, Bäumchen und Umwelt mittels einer umfangreichen Weisergatterstudie untersucht (s. Tab. 1.1 und [Bödeker et al., 2023](#)). Ziel der Studie ist ein besseres Verständnis des Wildeinflusses und der Verbissprävention mit besonderem Fokus auf seltene Mischbaumarten. Zum anderen soll ein methodischer Forschungsschwerpunkt die Interpretation und Planung von Verjüngungsinventuren optimieren (s. Tab. 1.1 und [Bödeker et al., 2021](#)). Grundlage dafür war eine Verjüngungsinventur im Nationalpark Bayerischer Wald (BNP), die für eine flächige Erfassung der Verjüngungsvielfalt konzipiert ist. Um die einleitend identifizierten Wissenslücken zu schließen, sollen die folgenden Forschungsfragen, gegliedert nach den Publikationen, beantwortet werden:

Bödeker et al. 2023

1. Welchen Einfluss hat Wildverbiss in Relation zu anderen Einflussfaktoren auf das Höhenwachstum seltener Mischbaumarten?
2. Kann mit Jagd Wildverbiss reguliert werden?

Bödeker et al. 2021

3. Wie können Wildverbissänderungen statistisch sicher erfasst werden?
4. Welche Stichprobengröße ist empfehlenswert, um Wildverbissveränderungen auf Betriebs- oder Landschaftsebene sicher erfassen zu können?
5. Welche Baumarten eignen sich als Phytoindikatoren, um Wildverbissveränderungen zu identifizieren?²

²Diese Frage wurde in der Veröffentlichung anhand der modellierten Ergebnisse ausführlich diskutiert. Im Rahmen dieser Dissertation wurde das Modell um weitere erklärende Variablen ergänzt (unveröffentlicht), um das Ergebnis in seiner Aussagekraft zu untermauern.

Tabelle 1.1: Zusammenfassung und Autorenbeiträge der zwei referierten Publikationen, die in die Dissertation eingeflossen sind. Legende zu den Autorenbeiträgen: KB = Kai Bödeker, TK = Thomas Knoke, CA = Christian Ammer, MH = Marco Heurich, TV = Torsten Vor, CJF = Claudia Jordan-Fragstein.

Publikation	Kurzzusammenfassung	Autorenbeiträge
Bödeker, K., Ammer, C., Knoke, T., und Heurich, M. (2021). Determining Statistically Robust Changes in Ungulate Browsing Pressure as a Basis for Adaptive Wildlife Management. <i>Forests</i> , 12(8):1030. https://doi.org/10.3390/f12081030	In dieser Publikation wurden Verjüngungsinventuren, die den Wildverbiss auf Landschaftsebene erfassen, methodisch erweitert, um ein adaptives Wildtiermanagement kosteneffizient mit Informationen zu unterstützen. Dazu wurde eine zwischen 2007 und 2018 periodisch durchgeführte Verjüngungsinventur im Nationalpark Bayerischer Wald mit einem gemischt-logistischen Modell evaluiert. Um den Wildtiermanagern Feedback zu ihren Aktivitäten zu geben, wurde das Verbissmodell um einen simultanen Inferenztest erweitert, der es erlaubt, Verbissänderungen auf Signifikanz zu testen. Zur Steigerung der Kosteneffizienz der Inventur wurde versucht, den Stichprobenumfang zu reduzieren, ohne die Aussagekraft der Inventur wesentlich zu verringern. Mittels Sensitivitätsanalysen konnte für die Baumart Vogelbeere, die Verbissveränderungen besonders indikativ abbildet, ein minimal erforderlicher Stichprobenumfang von ca. 350 Bäumen ermittelt werden, mit dem noch eine Verbissveränderung von ca. 8,5 Prozentpunkten auf Landschaftsebene beobachtet werden kann.	Konzept und Design: KB; Datenerhebung: MH und Team; Datenanalyse: KB; Manuskript: KB; Redaktion und Revision: KB, CA, TK und MH
Bödeker, K., Jordan-Fragstein, C., Vor, T., Ammer, C., und Knoke, T. (2023). Abrupt height growth setbacks show overbrowsing of tree saplings, which can be reduced by raising deer harvest. <i>Scientific Reports</i> , 13(1):12021. https://doi.org/10.1038/s41598-023-38951-8	In dieser Studie wurden die Wechselwirkungen der Verjüngung häufiger Mischbaumarten mit ihrer biotischen und abiotischen Umgebung analysiert. Ziel war es, die Auswirkungen des Schalenwildverbisses auf das Wachstum junger Bäumchen im Vergleich zu anderen Umweltfaktoren zu bewerten. Um wiederum verbissreduzierende Einflussgrößen zu identifizieren, wurde die Jagd von anderen Einflussfaktoren isoliert und ihre Wirkung auf den Wildverbiss bewertet. Hierzu wurde mittels Random Forest Modellen ein Verjüngungsdatensatz ausgewertet, der auf 248 Weißtannenpaaren basiert, die zwischen 2016 und 2020 jährlich beprobt wurden. Für selektiv verbissene Mischbaumarten (z.B. Bergahorn) waren Schalenwildverbiss und Lichtverfügbarkeit die wichtigsten Parameter, die das Primärwachstum beeinflussten. Wenn der Verbiss eine bestimmte Schwelle überschritt, brach das Höhenwachstum der Verjüngung ein. Lichtverfügbarkeit erhöhte dagegen das Höhenwachstum. Wenn Waldbesitzer und Jäger kooperierten, konnte der Wildverbiss durch eine zielgerichtete Intensivierung der Rehwildbejagung reduziert werden.	Konzept und Design: KB; Datenerhebung: TV, CJF, KB; Datenanalyse: KB; Manuskript: KB; Redaktion und Revision: KB, CA, TV, CJF und TK

2 Methoden

Obwohl das Thema und die Fragestellungen der Artikel dieser Dissertation aufeinander aufbauen, sind die Untersuchungsgebiete, die angewandten Inventurmethode und die statistischen Modelle verschieden. Im Folgenden werden deshalb die Untersuchungsflächen individuell beschrieben, die Inventurverfahren zur Erhebung der Verjüngung vergleichend erörtert und anschließend die statistischen Modelle nach Fragestellung differenziert dargestellt (s. auch die Methodenübersicht in Abb. 2.1).

2.1 Studiengebiete

Das Herzstück dieser empirischen Synthese bilden zwei Datensätze: Für die Untersuchung des Wildeinflusses auf das Höhenwachstum sowie der Möglichkeiten zur Verbissprävention (Fragen 1 und 2) war es notwendig, Daten aus verschiedenen Regionen zu erheben, um daraus möglichst allgemeine Aussagen ableiten zu können. Ausgewählt wurden hierfür im Rahmen des sogenannten „BioWild-Projektes“ 5 Pilotregionen in den Bundesländern Baden-Württemberg, Nordrhein-Westfalen, Saarland, Sachsen-Anhalt und Thüringen (s. Abb. 2.2 und Bödeker et al., 2023; Schneider et al., 2017). Die vielfältigen Wälder dieser Pilotregionen, in denen zumeist Buche (*Fagus sylvatica* L.) in der Verjüngungsschicht dominiert, wurden sowohl vor als auch während des Projektes uneingeschränkt forstlich bewirtschaftet.

Zur methodischen Verbesserung und Optimierung von Verjüngungsinventuren, die dem lokalen Forst- und Wildtiermanagement langfristig und zuverlässig Informationen für die Praxis geben sollen (Fragen 3 – 5), wurden Daten aus dem BFNP gewonnen. Als administrative Einheit mit einem höchst heterogenen Ökosystem bietet dieser 24.222 ha große Nationalpark, dessen Wälder seit 1970 unbewirtschaftet sind¹, eine ideale Ausgangssituation, um die Aussagekraft einer Verjüngungsinventur auf die Probe zu stellen. Trotz intensiver Bewirtschaftung der Wälder vor Gründung des BFNP, die insbesondere durch die Zunahme des Fichtenanteils zu Lasten der Tanne charakterisiert war, sind die Waldgesellschaften durch das Zusammenwirken verschiedener Standortfaktoren wie Höhenlage, Klima und Boden zoniert (Heurich und Neufanger, 2005; Stalling, 1987; van der Knaap et al., 2020; Bödeker et al., 2021). Die höheren Lagen (über 1050 m ü. NN) sind durch natürliche Bergfichtenwaldgesellschaften mit einem Fichtenanteil von über 90 % gekennzeichnet. An den Hängen zwischen 700 und 1250 m ü. NN ermöglicht das mildere Klima Bergmischwälder, die von Fichte (*Picea abies* L.) (58 %), Buche (35 %) und Weißtanne (2 %) dominiert werden. Häufige Nebenbaumarten sind Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.), Spitzahorn (*Acer platanoides* L.), Bergulme (*Ulmus glabra* HUDS.)

¹Eine Teilfläche wird erst seit 1997 nicht mehr forstlich genutzt.

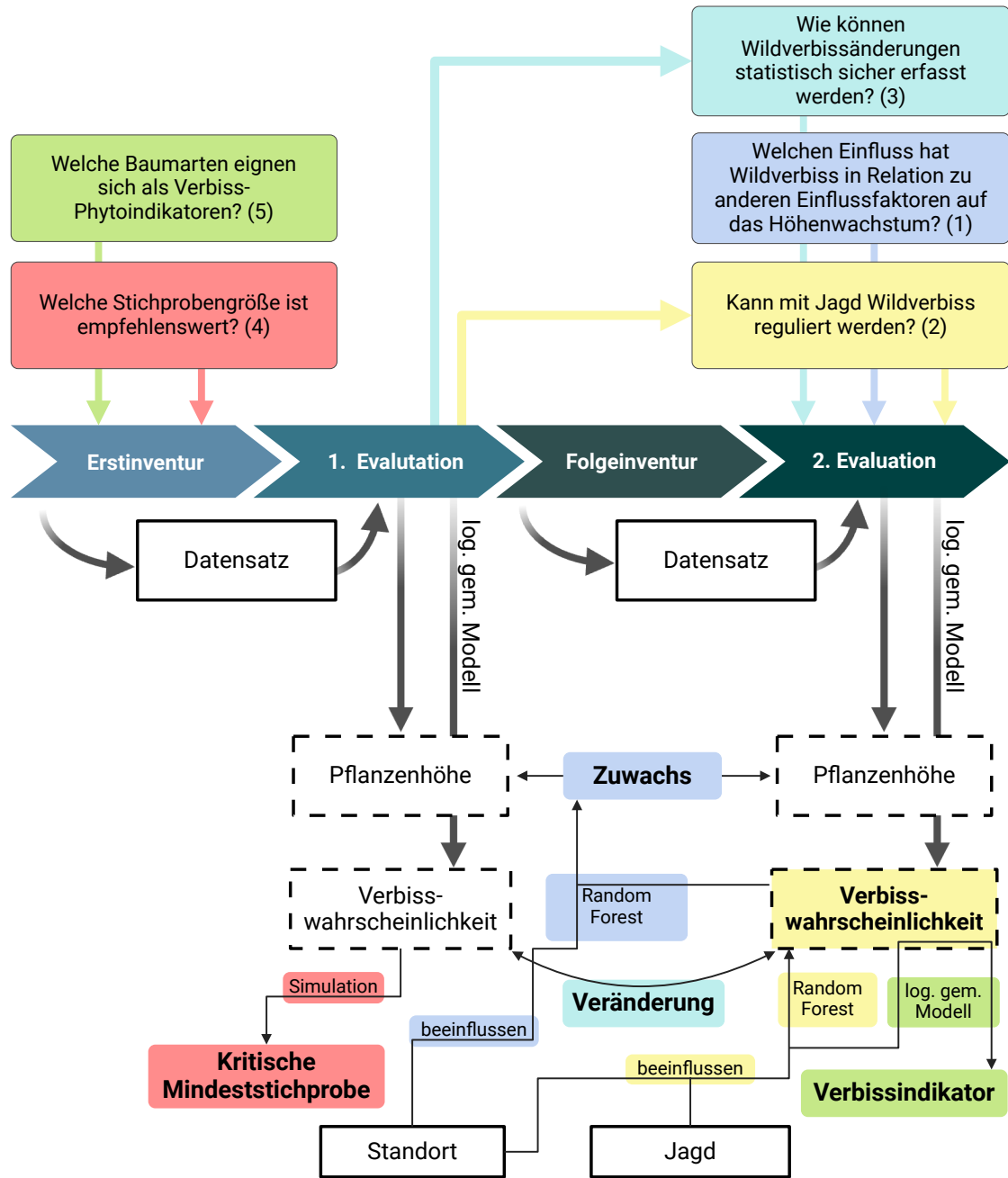


Abbildung 2.1: Schematische Übersicht der auf die Verjüngungsinventurdaten angewandten Methoden und der daraus resultierenden Ergebnisse dieser Dissertation, die farblich den Forschungsfragen zugeordnet sind (erstellt in BioRender Bödeker, 2024). Ergebnisse sind **fett** hervorgehoben. Erhobene Daten sind in geschlossenen, berechnete Zwischenergebnisse in gestrichelten Kästen aufgeführt.

und Vogelbeere (*Sorbus aucuparia* L.). In den Tallagen (600-800 m ü. NN), wo sich kalte und feuchte Luft staut und die Böden wassergesättigt sind, beschränken sich die potenziellen Waldgesellschaften auf Fichtenauwälder. Das Baumartenspektrum der Tallagen wird von Fichten dominiert, gefolgt von Weißtannen, Buchen und verschiedenen Birkenarten (*Betula spp.*). Die Flächen der Hochlagen und Täler machen jeweils 16 % der Fläche des BNP aus, die Hanglagen 68 % (Heurich et al., 2001, 2015; Heurich und Englmaier, 2010; Heurich und Neufanger, 2005; Sommerfeld et al., 2020; Stalling, 1987; van der Knaap et al., 2020).

Die Waldökosysteme des BNFP wurden in den vergangenen Jahrzehnten durch großflächige biotische und abiotische Störungen geprägt: Begünstigt durch die anthropogen reduzierte Baumartenvielfalt und das Ausbleiben menschlicher Eingriffe in das Waldökosystem sind nach drei Sturmkalamitäten (1999, 2004 und 2007), gefolgt von Massenvermehrungen des Europäischen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus* L.), über 6500 ha Fichtenwald kahlgefallen (Seidl et al., 2015; Wermelinger, 2004). Das Absterben der Fichtenaltbestände im BFNP ermöglichte eine rasche Naturverjüngung, in der die Fichte ebenfalls die dominierende Baumart ist (Bače et al., 2012; Bödeker et al., 2021).

Nicht nur die Wälder, sondern auch die Tierwelt des BFNP wurden bis zur Gründung des Nationalparks durch den Menschen stark verändert. Großes Schalenwild wie der Elch (*Alces alces* L.) und Prädatoren wie Braunbär (*Ursus arctos* L.), Luchs (*Lynx lynx* L.) und Wolf (*Canis lupus* L.) wurden ausgerottet, während die Bestände von Reh-, Rot- und Schwarzwild (*Sus scrofa* L.) durch jagdliche Bräuche, gezielte Hege, verbesserte Lebensbedingungen und das Fehlen von Prädatoren zunahmen (Ewald et al., 2014; Moser et al., 2006). Seit den 1990er Jahren siedelt sich der Luchs aus Tschechien wieder im BFNP an und seit 2016 verdichten sich die Hinweise auf die Rückkehr des Wolfes (Heurich et al., 2011; Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, 2017). Das heutige Wildtiermanagement des BFNP konzentriert sich allein auf das Rotwild (Heurich et al., 2011). Die Rehwildbejagung wurde seit 2012 im gesamten BFNP eingestellt, und das Rehwild dem natürlichen Prädationsdruck überlassen (Heurich et al., 2015). Weitere Details über das Wildtiermanagement des BFN lassen sich in Bödeker et al. (2021) finden.

2.2 Datenerhebung

2.2.1 Inventurdesign

Die Daten beider Publikationen wurden mit einem systematischen Inventurdesign erhoben, dessen Vorteil es ist die Vielfalt der beprobten Gebiete gleichmäßig und präzise zu erfassen (Hahn und Vospernik, 2024). Beim BioWild Projekt wurden die Pilotregionen mit einem 200×200 m großen Stichprobenraster überzogen, beim BFNP betrug die Rasterweite 800×800 m. Die Rasterunterschiede resultieren aus den jeweiligen Methoden, mit denen die Probeflächen identifiziert wurden, sowie den aus den Fragestellungen abgeleiteten Plotdesigns: Zur Bestimmung der Bedeutung des Wildeinflusses im Vergleich zu anderen Umweltparametern ist es notwendig, den Wildeinfluss sowohl mit als auch ohne Schalenwildeinfluss zu beobachten. 2016 wurden daher Weisergatter mit Vergleichsflächen eingerichtet (s. Tab. 2.1). Jedes Flächenpaar wurde so angelegt, dass die

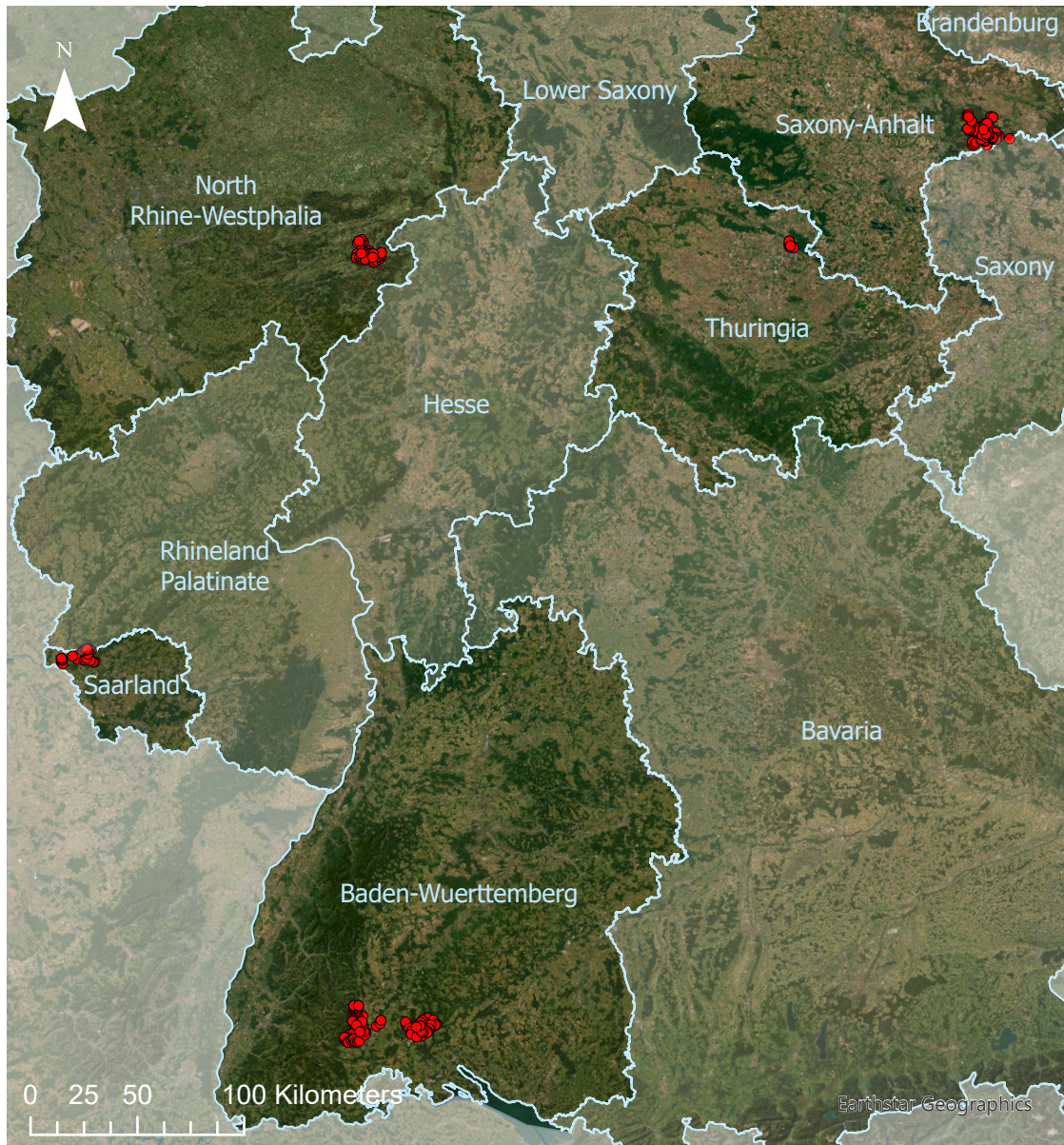


Abbildung 2.2: Karte der Weisergatterstandorte, die jeweils mit einem roten Punkt markiert sind.

Standortsbedingungen (Licht, Boden, Topographie, Verjüngungsaufkommen) in beiden Parzellen möglichst homogen sind. Da sich nicht auf jedem Rasterpunkt Wald verjüngt und sowohl die Errichtung als auch der Erhalt der Gatter sehr kostenintensiv sind, wurden mit Hilfe eines statistischen Modells von [Kolo und Knoke \(2017\)](#) nur Rasterpunkte mit einer hohen Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Verjüngung ausgewählt. Jedes Flächenpaar repräsentiert bis zu 100 ha Wald.

Die große Rasterweite des BFNP ergibt sich dagegen daraus, dass sich das Inventur- und Plotdesign am bayerischen „Forstlichen Gutachten zur Situation der Waldverjüngung“ ([Bayerische Forstverwaltung, 2021](#)) orientiert. Das Inventurverfahren ist darauf ausgerichtet, flächendeckende Informationen für Forst- und Wildtiermanager zu gewinnen, so dass ausgehend von jedem Rasterpunkt die nächstgelegene Verjüngungsfläche inventarisiert wird (s. Tab. 2.1). Um Doppelzählungen zu vermeiden, muss die Größe der Verjüngungsfläche mindestens 50 m im Durchmesser betragen und eine Verjüngungsdichte von mehr als 1.300 Pflanzen ha^{-1} zwischen 20-200 cm aufweisen (vgl. [Bayerische Forstverwaltung, 2021](#)).

2.2.2 Plotdesign

Die Daten des BioWild Projektes wurden zwischen 2016 und 2020 jährlich erhoben. Innerhalb der Flächenpaare wurde bei jedem Gehölz mit einer Höhe zwischen 50 und 500 cm die Baumart bestimmt, die Höhe gemessen und die Endtriebe auf Verbiss kontrolliert. Obwohl die Höhe jährlich gemessen wurde, wurden die einzelnen Bäume nicht markiert und über die Zeit getrackt. Zudem wurde die Dichte aller Bäume pro Plot (Gatter oder Kontrollfläche) unabhängig von der Baumart ermittelt, um die Auswirkungen potenzieller inter- und intraspezifischer Konkurrenz zu berücksichtigen (s. Tab. 2.1).

Tabelle 2.1: Vergleich der Inventur- und Plotdesigns

	BioWild	BFNP
Raster	200 x 200 m	800 x 800 m
Zeitraum	2016-2020	2007-2018
Frequenz	jährlich	jährlich bis 2012, dann alle 3 Jahre
Plotfindung	Verjüngungswahrscheinlichkeit nach Kolo und Knoke (2017) ; min. ein Flächenpaar je 100~ha Wald	Aufnahme der nächstgelegenen Verjüngungsfläche von jedem Rasterpunkt aus
Plot-Anzahl	248 Flächenpaare	250 Clusterplots
Plotdesign	Weisergatter/Vergleichsfläche je 100 m^2	Cluster aus 5 k-Baum-Stichproben ($k=15$)
Höhe d. Verjüngung	50-500 cm	20-200 cm

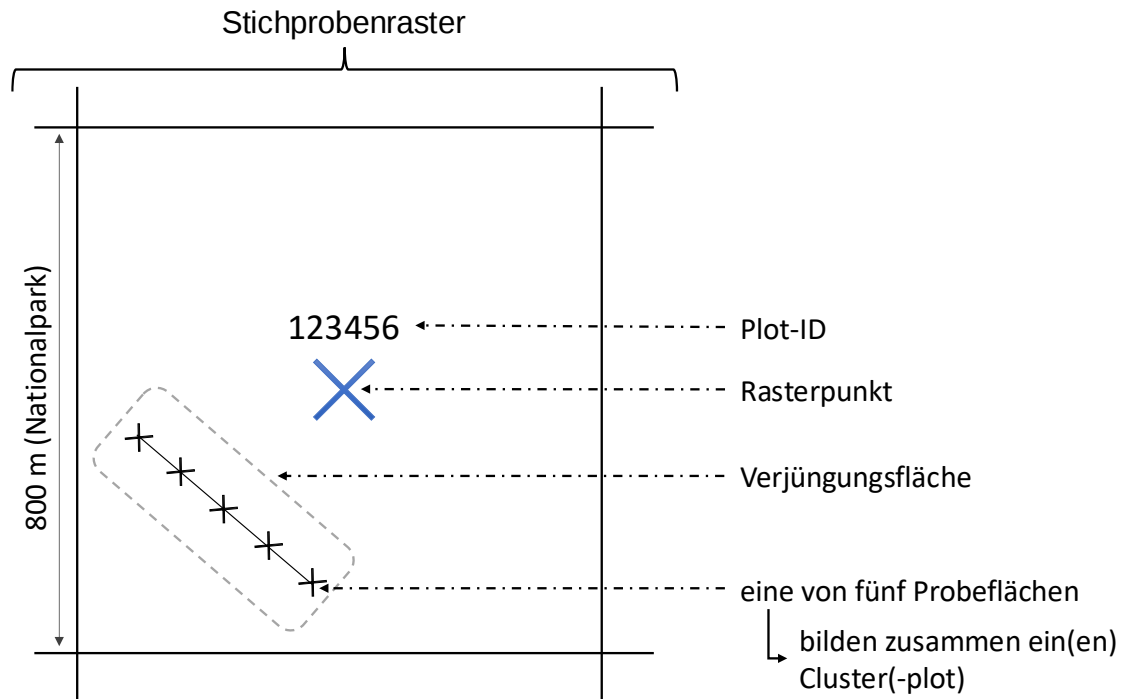


Abbildung 2.3: Übersicht des im BFNP genutzten Inventurdesigns und der verwendeten Termini.

Im BFNP wurde die Verjüngung mit einem Transektverfahren erhoben, um die räumliche Verbissvariation innerhalb einer Verjüngungsfläche zu erfassen. Auf dem geraden Transekt von mindestens 40 m (maximal 100 m) Länge werden fünf Stichprobenpunkte im Abstand von einem Viertel der Transektlänge markiert (s. Abb. 2.3 und Tab. 2.1). Der erste und der letzte Stichprobenpunkt müssen mindestens 5 m vom Rand der Verjüngungsfläche entfernt sein. Alle Stichprobenpunkte einer Verjüngungsfläche bilden einen Clusterplot. Jedes Cluster wird durch eine Plot-ID individualisiert ([Bayerische Forstverwaltung, 2021](#); [Heurich et al., 2015](#)). Ausgehend vom Zentrum jedes Stichprobenpunktes werden die 15 nächstgelegenen Bäumchen zwischen 20 und 200 cm untersucht und der Abstand zur 15. Verjüngungspflanze erfasst. In den Zentren der Stichprobenpunkte 2 und 4 jedes Transektes werden bis zu fünf der nächstgelegenen „seltenen Baumarten“ bis zu einem maximal möglichen Stichprobenradius von 5 m einbezogen, um deren Stichprobenumfang zu erhöhen. Als „selten“ gilt eine Baumart, wenn sie weniger als 5 % der Gesamtverjüngung ausmacht ([Bayerische Forstverwaltung, 2009](#)); im BFNP sind dies alle Baumarten außer Buche und Fichte. Schließlich werden Baumart, Höhe und Leittriebverbiss [Ja/Nein] für jedes aufgenommene Bäumchen notiert (vgl. [Bödeker et al., 2021](#)).

2.2.3 Umweltvariablen (Fragen 1, 2 & 5)

Es wurden eine Vielzahl von Variablen mit einem potenziellen Einfluss auf die Entwicklung der Waldverjüngung sowie den Wildverbiss (Frage 1 und 2) erfasst und mit dem BioWild-Datensatz verschnitten:

Parallel zu den Vegetationsaufnahmen wurden die Lichtverhältnisse wie der „Indirect Site Factor“ (ISF) der Plots mittels hemisphärischer Bilder gemessen.

Die Jagdaktivitäten wurden durch den Rehwildabschuss je 100 ha a⁻¹ für jedes Jagdrevier mit mindestens einem Flächenpaar quantifiziert, da in jedem Jagdrevier Rehwild erlegt wurde. Weitere Jagdvariablen lassen sich in [Bödeker et al. \(2023\)](#) finden. Die Jagd einzelner Reviere wurde vor Projektbeginn von den Waldbesitzern in zwei Jagdregime unterteilt: Unter Regime A sollte der Verbissdruck durch Jagd verringert werden. Zur Zielerreichung wurden die Jäger angewiesen, jedes Stück Schalenwild zu schießen, das sie antrafen und das legal bejagt werden konnte. Außerdem versprachen Jäger und Waldbesitzer, eng zusammenzuarbeiten und ihre Ziele zu kommunizieren. Die Schalenwildbestände sollten so wenig wie möglich gestört werden, indem die Häufigkeit der Bejagung begrenzt und die Intensität der Bejagung (z.B. durch Drückjagden) erhöht wurde. Regime B sah die Möglichkeit vor, Tiere aufgrund von Jagdbräuchen zu schonen (z.B. trophäenlose Rehböcke); die Jagdstrategie blieb also im Vergleich zur Zeit vor dem Projekt unverändert. Die Jagdregime wurden aufgrund ihres subjektiven Charakters lediglich als Stratifizierungsvariable zur Beantwortung der Fragestellung 2 herangezogen und nicht in ihrer Wirkung auf den Wildverbiss bewertet.

Die „im Feld“ erhobenen Daten wurden um weitere Variablen ergänzt, die einen potenziellen Einfluss auf Wachstum und Verbiss haben: So wurden jährliche Wetterdaten des Deutschen Wetterdienstes, darunter die mittlere Lufttemperatur, die Anzahl der Tage mit einer mittleren Temperatur unter 0 °C und über 30 °C, der Niederschlag, die Sonnenscheindauer sowie der Tag des Beginns und des Endes der Vegetationsperiode, mit dem Datensatz verknüpft ([CDC, 2021](#); [Kaspar et al., 2013](#); [WMO, 2011](#)). Informationen zu Bodentyp und Bodenart wurden mit Hilfe der Bodenübersichtskarten (Maßstab 1:1.000.000) der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe in den Datensatz integriert. Mögliche Fragmentierungs- und Waldrandeffekte wurden ebenfalls berücksichtigt. Um lokale Gelände- oder Reliefeffekte in den Modellen miteinzubeziehen, wurde mit dem R-Paketen `elevatr` ([Hollister et al., 2021](#)) und `raster` ([Hijmans, 2021](#)) unter anderem die Höhe ü. NN, die Hangneigung oder auch der topographische Lageindex (TPI) nach [Wilson et al. \(2007\)](#) für jedes Flächenpaar generiert.

Für die Frage 5 wurden ebenfalls die oben beschriebenen, öffentlich verfügbaren Klimadaten sowie Geländeinformationen genutzt. Ferner wurde der BFNP-Datensatz mit im Nationalpark erfassten Informationen verschnitten: Dazu gehören die akkumulierte Schneehöhe im Winter, Euklidische Distanzen zu Wanderwegen, Dörfern/Siedlungen und Rotwild-Wintergattern sowie die Rotwildichte, errechnet mittels des „spatially explicit capture-recapture“ Verfahrens (vgl. [Efford und Fewster, 2013](#)), Habitataignungskarten für Luchs-, Rot- und Rehwild nach Maxent (entnommen aus [Oeser et al., 2021](#)) und die „Kernel Dichte“ des Wolfes, die auf Basis von Wolfsbeobachtungen errechnet wurde (vgl. [Ridout und Linkie, 2009](#)).

2.2.4 Datenaufbereitung

Zur Quantifizierung des Wildeinflusses auf den Höhenzuwachs (Frage 1) musste zunächst der Zuwachs ermittelt werden; Daten zum Wachstumsgang einzelner Bäumchen, die eine dauerhafte Markierung der Pflanzen erfordert hätten, lagen jedoch nicht vor. Aufgrund des Plotdesigns konnte auch nicht festgestellt werden, ob Bäumchen in die Höhenklasse 50-500 cm hinein- bzw. herausgewachsen oder ob Individuen abgestorben sind. Daher wurde im Rahmen dieser Arbeit die Verjüngungsentwicklung über den Zeitraum der Datenerhebung mittels eines eigens programmierten Filteralgorithmus rekonstruiert – die 2016er Daten blieben dabei unangetastet. Die Funktionsweise des Algorithmus ist in [Bödeker et al. \(2023\)](#) beschrieben. Das Ergebnis der Filterung resultierte in zwei Datensätzen: einen, der die Entwicklung der lebenden Bäumchen seit 2016 beinhaltet, und einen, der die Verjüngung, die der Höhenklasse > 500 cm entwachsen ist, aufzeichnet sowie die Bäumchen, die aus ungeklärtem Grund abgestorben sind. Das jährliche Höhenwachstum (für Frage 1) wurde aus der Differenz zwischen den Medianhöhen aufeinanderfolgender Jahre je Baumart(-engruppe) und Plot berechnet.

Da der Schwerpunkt des BioWild-Projektes auf Mischbaumarten liegt, wurden seltene Arten mit ähnlichen Eigenschaften vergleichbar zur deutschen Bundeswaldinventur zusammengefasst, um ihren Stichprobenumfang zu erhöhen (s. [Lorenz et al., 2018](#)):

- „Andere Laubbaumarten mit hoher Lebensdauer“ (aLh)
(Hauptbaumart: Bergahorn)
- „Andere Laubbaumarten mit kurzer Lebensdauer“ (aLn)
(Hauptbaumart: Vogelbeere)
- Selektiv verbissene Koniferen (svK) (Hauptbaumart: Weißtanne).

2.3 Einflüsse auf Höhenwachstum und Verbiss (Fragen 1 & 2)

Das Höhenwachstum wurde in einem zweistufigen Verfahren modelliert. Zunächst wurden die abhängigen Variablen (Höhenwachstum für die Frage 1 und Verbiss für die Frage 2) berechnet, die in einem zweiten Schritt mit Random Forest Modellen vorhergesagt wurden. Random Forest Regressionen, also Algorithmen des maschinellen Lernens, wurden gewählt, da sie den prädiktiven Effekt vieler unabhängiger Variablen auf eine abhängige Variable ohne Berücksichtigung ihrer statistischen Verteilung abschätzen können ([Breiman, 2001](#); [Kupferschmid et al., 2020](#)).

Wildverbiss wurde für jede Baumart und jede Probefläche als jährliche Verbisswahrscheinlichkeit (VW) mittels eines generalisierten logistisch-gemischten Regressionsmodells modelliert ([Hothorn et al., 2008](#); [Hothorn und Müller, 2010](#); [Kupferschmid et al., 2020](#)). Die logistische Regression mit zufälligen Effekten berücksichtigt den binären Charakter der Verbissvariablen sowie räumliche Korrelationen des Wildverbisses und ermöglicht Vorhersagen für Flächen, auf denen eine kleine Stichprobengröße zu extremen, fluktuierenden Verbissprozenten führen würde ([Bödeker et al., 2021](#); [Kupferschmid et al., 2020](#); [Möst et al., 2015](#)). Im Modell wurde ein fixer geschachtelter Effekt zwischen Erhebungsjahr und Baumartengruppe implementiert, wobei ein zufälliges Interzept zwischen

2 Methoden

Jagdrevier und Probestfläche, unter Einbeziehung einer zufälligen Steigung für das Erhebungsjahr, variieren konnte (s. Formel 2.1).

$$\eta_{h,p} = \beta_1(J_{h,p} \times BA_{h,p}) + \beta_2 J_{p,h} + \gamma_{2,h} J_{h,p} + \gamma_{2,p|h} J_{h,p} + \gamma_{0,h} + \gamma_{0,p|h} + e_{h,p} \quad (2.1)$$

$\eta_{h,p}$ = linearer Prädiktor für Verbisswahrscheinlichkeit,

β_1 = fixer Steigungsparameter für die Interaktion von Jahr J
und Baumartengruppe BA ,

$J_{h,p} \times BA_{h,p}$ = Wechselwirkungsterm,

$\beta_2 J_{p,h}$ = fixer Steigungsparameter für Jahr J ,

$\gamma_{2,h} J_{h,p} + \gamma_{2,p|h} J_{h,p}$ = zufällige Steigung für das Jahr J , variierend nach Jagdrevier h
und Plot p , der sich im Revier h befindet,

$\gamma_{0,h} + \gamma_{0,p|h}$ = cluster-spezifische (zufällige) Abweichungen vom
Interzept, variierend nach Jagdrevier h und Plot p
innerhalb des Jagdreviers h

$e_{h,p}$ = Residualfehler

Anschließend konnte VW zur Beantwortung der Frage 1 als erklärende Variable im Random Forest Regressionsmodell verwendet werden, um den Einfluss von Verbiss auf das Höhenwachstum, einem Indikator zur Früherkennung von Mortalität, zu beobachten. Für Frage 2 wurde VW als abhängige Variable eingebracht. Die Variabilität im Datensatz wurde durch Bootstrapping von 85 % des Datensatzes berücksichtigt, um Quasi-Konfidenzintervalle zu berechnen. Jede Prädiktion mittels Random Forest basiert auf 500 „Entscheidungsbäumen“ mit wenigstens 5 „Verzweigungen“. Um die wichtigsten Variablen zu identifizieren, die den Verbiss oder das Höhenwachstum beeinflussen, wurde das Permutationsgewicht (engl. Permutation Importance) nach Breiman (2001) berechnet. Um die Grenzeffekte der erklärenden Variablen auf eine abhängige Variable darzustellen, wurden partielle Plots mit dem R-Paket `randomForest` (s. 2.7) generiert.

Um unerwünschte Kollinearitätseffekte im Modell zu vermeiden, wurden stark korrelierte Variablen eliminiert. So verblieb beispielsweise der ISF als einzige Lichtvariable im Datensatz. Die endgültige Auswahl aller erklärenden Variablen ist in den Abbildungen 3.1 (Frage 1) und 3.3 (Frage 2) dargestellt. Jagdvariablen, wie z.B. die Rehwildstrecke, konnten nicht in die Vorhersage des Höhenwachstums einbezogen werden, da sie sich auf ein Jagdrevier beziehen (das mehrere Versuchsflächenpaare umfassen kann) und keinen Einfluss auf das Höhenwachstum innerhalb der Weisergatter haben.

Für jede der drei Baumartengruppen wurde ein eigenes Random Forest Modell erstellt. Zusätzlich wurde für die Fragestellung 2 zwischen den beiden Jagdregimen stratifiziert, um zwischen der Gruppe der „Veränderungswilligen“ (A) und der Gruppe des unveränderten Jagdregimes B zu unterscheiden (s. Kapitel 2.2.3).

2.4 Verbissveränderungen (Frage 3)

Der Schalenwildverbiss wurde als VW nach Baumarten getrennt berechnet. Die VW-Modellstruktur der Formel 2.1 wurde den räumlichen Variablen des BFNP angepasst (s. Bödeker et al., 2021).

Die VW-Berechnung wurde methodisch um ein simultanes Inferenzmodell zur Berechnung der Verbissveränderung erweitert (Fragestellung 3). Dieses Modell ist in der Lage, mehrere Nullhypothesen in einer ANOVA-ähnlichen Struktur zu testen, ohne dass mindestens eine der Nullhypothesen fälschlicherweise wegen Nichteinhaltung des Signifikanzniveaus (95 %) verworfen wird (Bretz et al., 2008; Hothorn et al., 2008). Die Hypothesen setzen sich aus den VW-Steigungsparametern eines Jahres_j minus dem Vorjahr_{j-1} zusammen (s. Formel 2.2). Andere Hypothesenkombinationen mit anderen Jahrgängen sind natürlich auch möglich. Da die Regressionsparameter jedoch als Logits subtrahiert werden, ist eine nachträgliche Umrechnung der Veränderung in eine relative VW (Response) nicht möglich.

$$H_0 : \beta_j - \beta_{j-1} = 0; \quad H_1 : \beta_j - \beta_{j-1} \neq 0 \quad (2.2)$$

Es wurden alle Baumarten mit einem relativen Anteil von mehr als 0,5 % im Datensatz der Analyse berücksichtigt. Das Baumartenspektrum umfasst Fichte, Buche, Vogelbeere, Weißtanne, Birke spp. und Bergahorn.

2.5 Mindeststichprobengröße per Verbisssimulation und Sensitivitätsanalyse (Frage 4)

Eine erforderliche Mindeststichprobengröße einer Verjüngungsinventur (Fragestellung 4) wurde definiert als die minimale Stichprobengröße, die notwendig ist, um eine VW-Veränderung einer bestimmten Ausprägung (z.B. -5 Prozentpunkte (PP)) zwischen zwei Inventurjahren als signifikant zu identifizieren. Zur Findung von Mindeststichprobengrößen müssen zum einen über die beobachteten Verbissveränderungen hinausgehende Veränderungen simuliert und gleichzeitig muss für jede Änderung getestet werden, inwieweit die Stichprobengröße ohne Signifikanzverlust weiter reduziert werden kann. Für die Simulationen wurden Vogelbeerdaten aus den Jahren 2015 bis 2018 verwendet, die aufgrund ihrer gleichmäßigen Verteilung über den BFNP und ihres großen Stichprobenumfangs unter den seltenen, selektiv verbissenen Baumarten ausgewählt wurden. Weitere Baumartenbeispiele finden sich in Bödeker et al. (2021).

Um über die tatsächlich im BFNP beobachtete Verbissentwicklung hinauszugehen, wurde zuerst der Schalenwildverbiss simuliert. Das Verbissniveau von 2015 wurde beibehalten, während der Leittriebverbiss für den Datensatz 2018 simuliert wurde. In jedem Simulationsschritt wurden zufällig fünf Individuen aus dem Vogelbeerdatenpool 2018 verbissen. Sobald sich die VW im Vergleich zu 2015 um ≥ 1 PP änderte, wurde der Datensatz mit den in der Simulation verbissenen Individuen gespeichert. Es wurden verschiedene VW-Niveaus mit einem Anstieg und einem Rückgang von 1-15 PP simu-

liert. Anschließend wurde die Veränderung der VW anhand der generierten Daten auf Signifikanz getestet.

Die signifikant getesteten Datensatzpaare wurden dann einer Monte-Carlo-Simulation zugeführt, bei der die Stichprobengröße iterativ reduziert wurde. Je Iteration, die 1000 Mal wiederholt wurde, entfielen dieselben 20 zufällig gezogenen Stichprobenpunkte für 2015 und 2018. Dieses Verfahren ermöglichte die Berechnung der mittleren VW-Änderung, des Konfidenzintervalls und des Stichprobenumfangs für jede Iteration. Der resultierende minimale (mittlere) Stichprobenumfang gibt den Punkt an, an dem die Verbissveränderung zuletzt als signifikant eingestuft wurde.

2.6 Phytoindikator (Frage 5)

Bödeker et al. (2021) hat aus der Fachliteratur Bedingungen zusammengestellt, die eine Baumart erfüllen sollte, um als Verbiss-Phytoindikator verwendet werden zu können (Frage 5). Eine Bedingung war, dass die Baumart bevorzugt von Schalenwild verbissen wird, sodass die Indikatorart sensibel und deutlich (große Amplitude) auf Verbissveränderungen reagiert. Basierend auf dieser Bedingung wurden exklusiv im Rahmen dieser Synthese die VW aller Baumarten des 2018 Datensatzes geschätzt. Im Gegensatz zur im Kapitel 2.4 beschriebenen VW-Methode wurde hier ein globales Modell erstellt und um zahlreiche potenziell verbissbeeinflussende Parameter erweitert. Alle numerischen erklärenden Variablen wurden mittels Z-Transformation standardisiert. Ziel dieser Analyse ist es, die Baumart zu identifizieren, die über eine breite Verbissamplitude sensitiv auf die Wirkung der vielfältigen Einflussparameter reagiert.

Die Auswahl der Parameter erfolgte durch Überprüfung der Vorhersagekraft des Modells, indem die Receiver operating characteristic (ROC) bestimmt und die Area under Curve (AUC) berechnet wurde. Die AUC beschreibt die Fähigkeit des Modells, zwischen Fällen mit und ohne Verbiss zu unterscheiden – je höher die AUC, desto genauer die Prädiktion (Hosmer et al., 2013). Zusätzlich wurde die Sensitivität² und die Genauigkeit³ des Modells bewertet. Als Cut-Point wurde die linke obere Ecke der RUC gewählt, da sie ein ausgewogenes Verhältnis zwischen Sensitivität und Spezifität bietet (Perkins und Schisterman, 2006).

Die erklärenden Variablen wurden nach Fox und Monette (1992) mit dem Variance Inflation Factor auf Kollinearität geprüft und gegebenenfalls ausgeschlossen. Für die anschließende grafische Analyse der Modellergebnisse wurden die Grenzeffekte aller Einflussvariablen auf die VW untersucht. Die finale Variablenauswahl findet sich in Tab. 3.2.

2.7 Verwendete Software

Das gesamte Datenmanagement und die statistischen Auswertungen wurden in der Programmiersprache R v. 4.4.1 durchgeführt. Für die VW-Berechnungen wurde das Paket `lme4` verwendet (Bates et al., 2015). Multiple lineare Hypothesen unter Berücksichtigung

²Sensitivität = $\text{Wahre Positive} \cdot (\text{Wahre Positive} + \text{Falsch Negative})^{-1}$

³Genauigkeit = $(\text{Wahre Positive} + \text{Wahre Negative}) \cdot \text{Stichprobenumfang}^{-1}$

2 Methoden

gleichzeitiger Interferenzen wurden mit dem Paket `multcomp` (Hothorn et al., 2008) getestet. Die ROCs und die Vorhersagekraft der logistischen gemischten Modelle wurden mit dem Paket `pROC` (Robin et al., 2011) berechnet. Der Variance Inflation Factor wurde mit dem R-Paket `car` kalkuliert (Fox und Weisberg, 2019). `ggeffects` unterstützte die Darstellung der Grenzeffekte von Einflussvariablen für die Fragestellung 5 (Lüdtke, 2018). Für die Random-Forest-Modelle und deren Grenzeffekte wurde das R-Paket `randomForest` verwendet (Liaw und Wiener, 2002). Die notwendigen Transformationen der Datenstrukturen sowie die grafische Auswertung aller Ergebnisse dieser Arbeit wurden mit dem Paket `tidyverse` (Wickham et al., 2019) realisiert.

3 Ergebnisse und Diskussion

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse der beiden Publikationen zur Beantwortung der fünf Forschungsfragen zusammengefasst. Um die Ergebnisse in einen nachvollziehbaren Kontext zu stellen und direkt zu diskutieren, werden sie den Forschungsfragen entsprechend in die jeweiligen Unterkapitel eingeordnet. Wichtige Implikationen für Wissenschaft und forstliche Praxis werden hervorgehoben und methodische Einschränkungen gegebenenfalls diskutiert.

3.1 Welchen Einfluss hat Wildverbiss in Relation zu anderen Einflussfaktoren auf das Höhenwachstum seltener Mischbaumarten?

Mittels der Random Forest Modelle konnte die Bedeutung von Wildverbiss für das Höhenwachstum getrennt von anderen Einflussvariablen bewertet und die Grenzeffekte aller Einflussvariablen isoliert betrachtet werden. Die nach Baumartengruppen getrennten Modelle konnten für Laubbäume mehr als 22 % der Varianz erklären ($aLh=22\%$, $aLn=30\%$). Nur das svK-Modell wies einen eher niedrigen Pseudo- R^2 -Wert von 11 % auf. Eine geringe Stichprobengröße sowie eine große Variabilität der Wachstumsraten zwischen den Pilotregionen trugen zur niedrigen Modellanpassung der Koniferen bei.

Die Permutationsgewichtung der Koeffizienten aller Modelle zeigt, dass das Höhenwachstum aus einer Vielzahl von abiotischen und biotischen Faktoren resultiert, und bestätigt damit die Ergebnisse verschiedenster wissenschaftlicher Publikationen (s. z.B. [Ammer, 1996](#); [Annighöfer et al., 2019](#); [Helluy et al., 2021](#); [Kupferschmid und Bugmann, 2008](#); [Walters et al., 2020](#)). Sortiert man die einflussreichsten Variablen in absteigender Reihenfolge (in Abb. 3.1 schwarz hervorgehoben), so zeigt sich, dass über alle Baumartengruppen hinweg der Leittriebverbiss (VW) die das Höhenwachstum am stärksten hemmende und das Licht (ISF) die das Höhenwachstum am deutlichsten stimulierende Variable ist. Weiterhin wird das Wachstum der modellierten Baumartengruppen einerseits durch Konkurrenz, repräsentiert durch die Verjüngungsdichte je Plot, begünstigt und andererseits durch die Vielfalt der Bodentypen in den Pilotregionen beeinflusst. Der Leittriebverbiss an aLh und aLn , die ein Vielfaches häufiger verbissen wurden als svK (s. Abb. 3.2), übertrifft jedoch den Einfluss der meisten Einflussfaktoren auf das Höhenwachstum. Ähnliche Beobachtungen machten auch [Annighöfer et al. \(2019\)](#), die nach der Untersuchung des Effektes unterschiedlicher Lichtkonzentrationen auf das Höhenwachstum der Verjüngung vermuteten, dass Wildverbiss den Lichteffect überlagern kann.

3 Ergebnisse und Diskussion

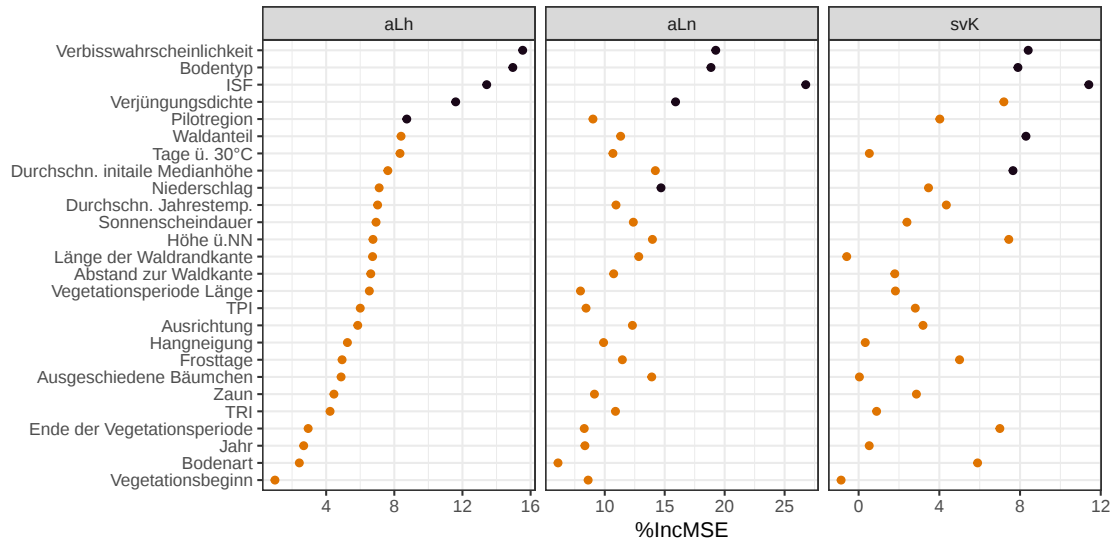


Abbildung 3.1: Permutationsgewichtung (relativ steigender mittlerer quadratischer Fehler [%IncMSE]) der Vorhersage des Höhenwachstums für alle erklärenden Variablen, gegliedert nach den Baumartengruppen aLh (andere Laubbaumarten, hohe Lebenserwartung), aLn (andere Laubbaumarten, niedrige Lebenserwartung) und svK (selektiv verbissene Koniferen). Die erklärenden Variablen sind in abnehmender Permutationsgewichtung von aLh sortiert. Die fünf wichtigsten Variablen jeder Baumartengruppe sind in schwarzer Farbe hervorgehoben.

3 Ergebnisse und Diskussion

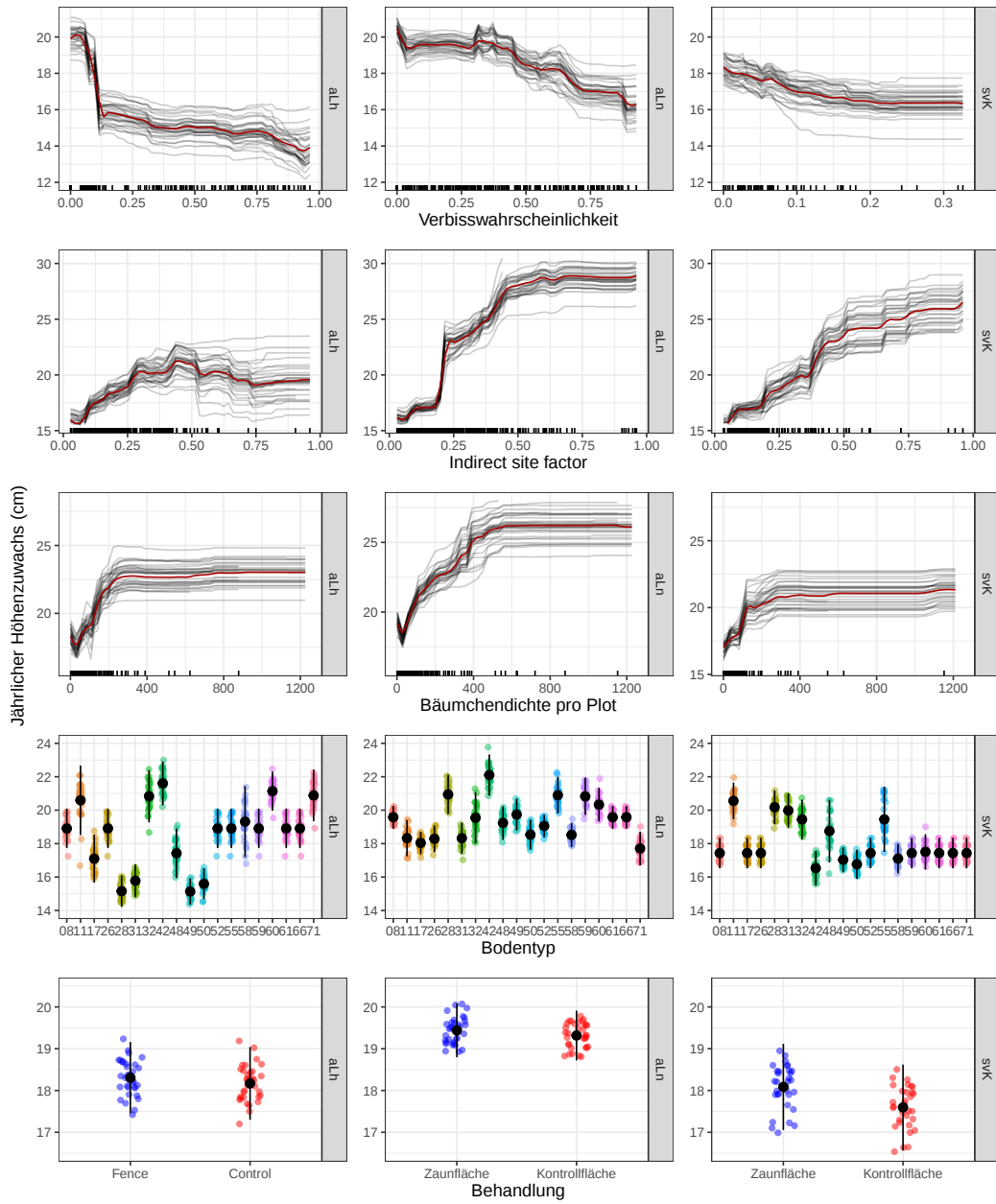


Abbildung 3.2: Grenzeffekte für ausgewählte erklärende Variablen zur Vorhersage des mittleren jährlichen Höhenwachstums der Baumartengruppen aLh (andere Laubbaumarten, hohe Lebenserwartung), aLn (andere Laubbaumarten, niedrige Lebenserwartung) und der selektiv verbissenen Koniferen (svK). Kleine Striche über jeder x-Achse deuten die Verteilung und Dichte der Stichproben an. Eine Legende zu den Bodentypen befindet sich in [Bödeker et al. \(2023\)](#).

Verbisschwellenwerte und mögliche Standort-Interaktionen

Bei allen Baumartengruppen sank mit zunehmendem Verbiss das jährliche Höhenwachstum. Für die Mischbaumartengruppen aLh und aLn äußerte sich das Absinken des Höhenwachstums allerdings nicht graduell, sondern in einem schlagartigen Abfall (s. Abb. 3.2).

Bei aLh wurden bis zu einem VW < 10 % hohe mittlere Zuwachsraten von etwa 20 cm Jahr⁻¹ beobachtet. Oberhalb dieser Schwelle brach der Zuwachs auf ca. 15 cm Jahr⁻¹ ein und normalisierte sich nicht mehr, sondern nahm mit steigendem VW, wenn auch langsam, stetig ab. Auch bei aLn konnten ähnliche Beobachtungen gemacht werden, allerdings zeigte sich hier die Schwelle bei einem VW von 40 %. Es kann ausgeschlossen werden, dass die beobachteten plötzlichen Höhenwachstumseinbrüche auf eine Überanpassung des Modells zurückzuführen sind; die Einzelbeobachtungen (schwarze Striche über der x-Achse) bildeten weder Cluster, die auf einen räumlich lokalen „zufälligen“ Effekt hindeuten würden, noch wurden aufgrund einer geringen Stichprobengröße Ausreißer festgestellt (s. Abb. 3.2).

Dass Verbiss das individuelle Primärwachstum maßgeblich beeinträchtigt, lässt sich bereits in der wissenschaftlichen Literatur finden (z.B. [Hagen et al., 2021](#); [Walters et al., 2020](#); [Zamora et al., 2001](#)); doch der schlagartige Einbruch des mittleren Zuwachses auf Populationsebene wurde bisher nicht beobachtet. Nichtsdestotrotz lassen sich in verschiedenen Publikationen Beobachtungen finden, die das beschriebene Phänomen erklären können:

Beispielsweise haben [Eiberle und Nigg \(1987a\)](#) einen jährlichen Verbisschwellenwert für Bergahorn von 26,9 % über die damit verbundenen einhergehenden Höhenzuwachsverluste ermittelt, nach dessen langfristigem Überschreiten es zu signifikanten Verlusten dieser Baumart in der Verjüngungsschicht kommt. Dieser Verbisschwellenwert unterscheidet sich deutlich von den hier festgestellten 10 %, für die Baumartengruppe aLh, in der Bergahorn die häufigste Baumart ist. Diese Differenzen sind wahrscheinlich bedingt durch die unterschiedliche methodische Ermittlung der Schwellenwerte: Einerseits gingen [Eiberle und Nigg \(1987a\)](#) auf Basis der Forschung von [Burschel \(1975\)](#) pauschal davon aus, dass ab einem Höhenwachstumsverlust von 25 % die Mortalität (bei jeder Baumart) signifikant zunimmt; der in dieser Arbeit beobachtete Zuwachseinbruch, der sich „frei“ von Annahmen entwickelt hat, beträgt bei aLh lediglich 20 %. Andererseits basiert die Schwellenwertschätzung von [Eiberle und Nigg \(1987a\)](#) auf nur 57 Beobachtungen eines Schweizer Bergmischwaldes, während die mittleren Zuwachsraten von aLh aus Plots verschiedenster Wuchsgebiete errechnet wurden und zahlreiche wachstumsbeeinflussende Parameter im Random Forest Modell einfließen.

Ein weiterer Aspekt, der die Zuwachseinbrüche erklären könnte, ist das Ausmaß der Beschädigung am Leittrieb, die bei höheren VW wahrscheinlich stärker ausgeprägt ist, sowie verbissbedingte, verschobene Konkurrenzverhältnis zur Buche:

[Bödeker et al. \(2023\)](#) beobachteten den Winter-Leittriebverbiss von seltenen Mischbaumarten in einer oft buchendominierten Verjüngungsschicht, ohne Wertung wie stark der Leittrieb beschädigt wurde. [Angst und Kupferschmid \(2023\)](#) berichteten gestützt auf Verjüngungsinventurdaten in der Schweiz, dass seltene Mischbaumarten (z.B. Bergahorn

und Wildkirsche *Prunus avium* L.) nach starkem Winterverbiss und den daraus resultierenden Wuchseinbußen der Konkurrenz der Buche unterlagen. Der Verbiss wurde dort als „mild“ klassifiziert, wenn nur die Leitknospe gefressen wurde, oder als „stark“ (häufiger im Winter), wenn auch Teile des Terminaltriebes gefressen wurden. Danach dividierten die Autoren den relativen Zuwachs der Mischbaumart durch den der Buche in der jeweiligen Verbissklasse. Während bei mildem Verbiss Buchen und Mischbaumarten vergleichbar wuchsen, brach unter starkem Verbiss der Zuwachs der Mischbaumarten in Relation zur Buche signifikant ein. Buchen, die eine geringe Apikaldominanz der Leittriebknospe aufweisen, sind ebenso wie sympodial verzweigende Baumarten weniger von Wildverbiss betroffen als monopodial verzweigende Baumarten wie Bergahorn oder Esche in aLh mit ausgeprägter Apikaldominanz (Angst und Kupferschmid, 2023; Clasen et al., 2015; Eiberle, 1975; Kupferschmid, 2018).

Die im Vergleich zu aLh höhere Verbisschwelle der Baumartengruppe aLn ist ebenfalls durch das Verzweigungssystem zu erklären. Die häufigsten Baumarten in aLn sind Birke (sympodiale Verzweigung) und Vogelbeere. Letztere kann nach der Entfernung des Leittriebes von ihrem monopodialen Wuchs abweichen und ein sympodiales Verzweigungssystem adaptieren (Paganová et al., 2015). Diese morphologischen Eigenschaften ermöglichen es aLn, die höheren VW zu überstehen.

Für die monopodial verzweigenden svK konnte ein vergleichbarer plötzlicher Zuwachseinbruch jedoch nicht festgestellt werden, allenfalls eine stetige Abnahme des Höhenzuwachses bis zu einem VW von ca. 10 % (s. Abb. 3.2). Jenseits von 10 % VW mäßigten sich die Zuwachseinbußen.

Die ermittelten Verbisschwellen für aLn und aLh stellen einen Quasi-Durchschnitt aller BioWild-Pilotregionen dar. Daher ist anzunehmen, dass sich diese Schwellenwerte unter optimalen Wachstumsbedingungen erhöhen bzw. unter suboptimalen Bedingungen verringern: Je schneller der Leittrieb aus der Äserhöhe wächst, desto unwahrscheinlicher ist es, dass er bei konstant bleibender VW (wiederholt) verbissen wird (Bergquist et al., 2009). Nach der Random Forest Permutationsgewichtung der Zuwachsprädiktoren (s.o.), haben insbesondere Licht, Verjüngungsdichte und der Bodentyp das Potenzial die Verbisschwellenwerte zu beeinflussen.

Bis zu einem ISF von ca. 0,5 korrelierte die Lichtverfügbarkeit positiv mit dem Höhenwachstum aller Baumartengruppen. Mit fortschreitender Lichtverfügbarkeit zeichnete sich beim Zuwachs allerdings ein Sättigungseffekt ab (s. Abb. 3.2). Bei einem hohen Kronenschluss ist es also wahrscheinlich, dass durch eine mäßige Auflichtung eine höhere VW toleriert werden kann (vgl. auch Kupferschmid et al., 2014; Vandenberghe et al., 2008). Eine zu starke Auflichtung, abhängig von der Lichtbedürftigkeit der Baumart, birgt allerdings das Risiko, dass Zuwächse nicht nur stagnieren, sondern abnehmen (Alves et al., 2002); dieses Risiko besteht beispielsweise bei der Schattenbaumart Tanne (Kučeravá et al., 2012; Kupferschmid et al., 2014). In Interaktion mit weiteren Einflussfaktoren, wie schwachen Standorten (z.B. aLhs auf sandigen Pseudogley-Podsolen, s. Abb. 3.2, Bodentypnummer 28), könnte die lichtinduzierte Zuwachssättigung früher eintreten. So konstatierten Drever und Lertzman (2001) eine lineare Zunahme des Höhenzuwachses bei Douglasien mit steigendem Lichtgenuss unter der Bedingung, dass ausreichend Wasser und Nährstoffe im Boden verfügbar sind.

Ein gesteigerter Lichtgenuss fördert allerdings auch das Wachstum der krautigen Vegetation und steigert die Verjüngungsdichten (Orman et al., 2021; Hubbell et al., 1999; Walters et al., 2020). Das birgt die Gefahr, dass der inter- und intraspezifische Konkurrenzdruck um Licht und Bodennährstoffe auf die Verjüngung zunimmt und das Verjüngungsentwicklung einschränken kann (Royo und Carson, 2006; Walters et al., 2020). Folglich könnte man postulieren, dass entweder die Prädiktoren ISF mit der Verjüngungsdichte der Probeflächen, die den Konkurrenzdruck im Modell repräsentiert, stark korrelieren oder dass die gesteigerte Konkurrenz den Höhenzuwachs der Verjüngung mindert – letzteres würde die Verbißsschwellenwerte herabsetzen. Es konnte allerdings beobachtet werden, dass mit steigender Konkurrenz der Zuwachs zunahm (s. Abb. 3.2), jedoch nicht aufgrund einer Korrelation mit ISF. Nicht nur zeigte der eingangs durchgeführte Multikollinearitätscheck lediglich eine schwache Korrelation der beiden Variablen (s. Bödeker et al., 2023), vielmehr haben sowohl der ISF als auch die Verjüngungsdichte ein hohes Permutationsgewicht (s. Abb. 3.1). Miteinander korrelierende Prädiktoren beeinträchtigen die Integrität von Random Forest Modellen per se nicht; der Algorithmus zur Berechnung der Permutationsgewichte kann allerdings nur eine von x-korrelierten Variablen als signifikant ausweisen und wertet die anderen ab, da sie nicht mehr zur Erklärungskraft des Modells beitragen können (Genuer et al., 2010; Saabas, 2014).

Die bei zunehmender Konkurrenz beobachtete Höhenwachstumsreaktion kann zumindest bei lichtbedürftigen Baumarten kurzfristig auftreten; in der Baumartengruppe aLn, die einen hohen Anteil an Lichtbaumarten aufweist, könnte der Höhenzuwachs auf ein reduziertes Verhältnis von rotem zu dunkelrotem Licht bei hohen Dichten zurückzuführen sein (Ammer, 2003; Bebre et al., 2021; Berkowitz et al., 1995; Molmann et al., 2006). Des Weiteren beobachteten Vandenberghe et al. (2008) in einem Experiment, in dem Verbiss u.a. an Bergahorn und Tanne durch Weidevieh simuliert wurde, dass unter hohem Konkurrenzdruck in der Strauchschicht der verbiss-induzierte Zuwachsverlust an Biomasse in Relation zu konkurrenzärmeren Wachstumsbedingungen geringer ist. Das Experiment kann zwar nicht erklären, warum der, in dieser Dissertation beschriebene, absolute Zuwachs steigt; es zeigt aber, dass die Verbißstoleranz der o.g. Baumarten bei einmaligem Verbiss unter Konkurrenz größer ist. Die Beobachtungen von Vandenberghe et al. (2008) sind jedoch die einzigen dieser Art und als isoliertes Experiment nur begrenzt in die Praxis übertragbar, da bei einem intensiven, insbesondere selektiven Verbißdruck Bäumchen wiederholt verbissen werden und sich die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Baumarten verschieben (Ammer, 1996; Clasen et al., 2015).

Man kann also festhalten, dass Konkurrenz in der Strauchschicht den Zuwachs von Lichtbaumarten zwar kurzzeitig anregen kann, was einen positiven Effekt auf die Verbißsschwellenwerte haben könnte. Für die schattenbaumartenreichen Gruppen aLh, svK, aber auch der aLn-Gruppe ist die Beobachtungszeit des Experiments vermutlich zu kurz, um den in der forstlichen Fachliteratur (s.o.) vielfach beschriebenen mittelfristig wachstumshemmenden Konkurrenzeffekt auf die vom Wild beäste Verjüngung nachzuweisen. Ein solcher wachstumshemmender Effekt würde folglich die Verbißsschwellen senken.

Letztlich wurde VW nur für die Verjüngung zwischen einer Höhe von 50 und 130 cm vorhergesagt. Obwohl Kupferschmid et al. (2019) feststellten, dass der Schalenwildverbiss in der Schweiz in der Höhenklasse 41-100 cm am intensivsten war, besteht im Modell

dieser Arbeit durch die Nichtberücksichtigung kleinerer Bäumchen die Gefahr, dass der Einfluss des Wildes auf das Höhenwachstum unterschätzt wird (Hothorn und Müller, 2010; Schweiger und Sterba, 1997) und somit die tatsächlichen Verbißsschwellen größer sind.

Aufgrund der möglichen Einflussfaktoren auf die von Bödeker et al. (2023) modellierten Verbißsschwellenwerte für Mischbaumarten sind diese daher nicht als starrer Richtwert zu verstehen. Die Schwellenwerte stellen vielmehr einen Mittelwert dar, an dem man sich bei einer großräumigen Verjüngungsinventur orientieren kann, um etwaige verbißspräventive Maßnahmen, wie Jagd (s. Kapitel 3.2), an ihnen auszurichten. Mit einem über Inventurwiederholungen gewonnenen, statistisch abgesicherten Erfahrungsschatz (s. Kapitel 3.3) können dann dem Standort entsprechend auch lokale Verbißsschwellenwerte hergeleitet werden.

3.2 Kann mit Jagd Wildverbiss reguliert werden?

Die nach Jagdregimen stratifizierten Modellierungen der Verbißswahrscheinlichkeiten für die drei Mischbaumartengruppen in Abhängigkeit verschiedener potenziell verbißbeeinflussender Variablen haben hohe Modellgüten: Die Laubholzmodelle im Jagdregime A zeigen einen Pseudo- $R^2 > 60$ % und für Regime B > 45 % (s. Bödeker et al., 2023). Die svK Modelle performen u.a. aufgrund des geringen und stratifizierten Stichprobenumfangs erheblich schlechter und die potenziell verbißbeeinflussenden Variablen zeigen keinen Effekt auf die VW.

Die VW der beiden intensiv verbissenen Laubbaumartengruppen unter Jagdregime A sind beide wesentlich von der jagdlichen Aktivität beeinflusst (s. Abb. 3.3 A). Die jährliche Rehwildstrecke je 100 ha ist die wichtigste Variable, die die VW bei aLh um ca. 15 und bei aLn um ca. 10 Prozentpunkte (PP) reduziert (s. Abb. 3.4 A). Die Reduktion der VW tritt bei etwa 8 Rehen pro 100 ha ein und wird durch eine hohe Stichprobendichte gestützt. In Gesprächen mit Waldbesitzern des Jagdregimes A wurde bestätigt, dass die Verjüngung erfolgreich etabliert werden konnte, wenn mindestens 8 Rehe pro 100 ha erlegt wurden. Im Gegensatz dazu konnte in den Projektwäldern des Jagdregimes B, das traditionelle Jagdbräuche zulässt, eine wesentlich geringere Permutationsgewichtung der Streckendaten oder anderer Jagdvariablen im Vergleich zum Regime A festgestellt werden (s. Abb. 3.3 B). Im Regime B, welches im Mittel eine niedrigere Rehwildstrecke und auch eine geringere Streckenstrebweite als Regime A aufweist, ist auch keine Korrelation zwischen der Rehwildstrecke und der VW zu erkennen (s. Abb. 3.4 B).

Die dargestellten Ergebnisse stehen im Gegensatz zu einigen früheren Studien, die die Jagdstrecke als Indikator für die Dichte der jeweiligen Tierart verwendeten oder eine positive Korrelation mit der Verbißbelastung herstellten (Kahlert et al., 2015; Kupferschmid et al., 2020; Myrsterud et al., 2007). Dieser Strecke-Wilddichte-Ansatz basiert auf der Annahme, dass bei einer hohen Wilddichte mehr Wild gesichtet und auch geschossen wird. Im Gegensatz dazu könnte im BioWild-Projekt unter Jagdregime A die Schalenwilddichte durch die angepasste Bejagung reduziert worden sein und parallel dazu auch die VW (Hothorn und Müller, 2010; Killmaster et al., 2007); Donini et al. (2024) heben

3 Ergebnisse und Diskussion

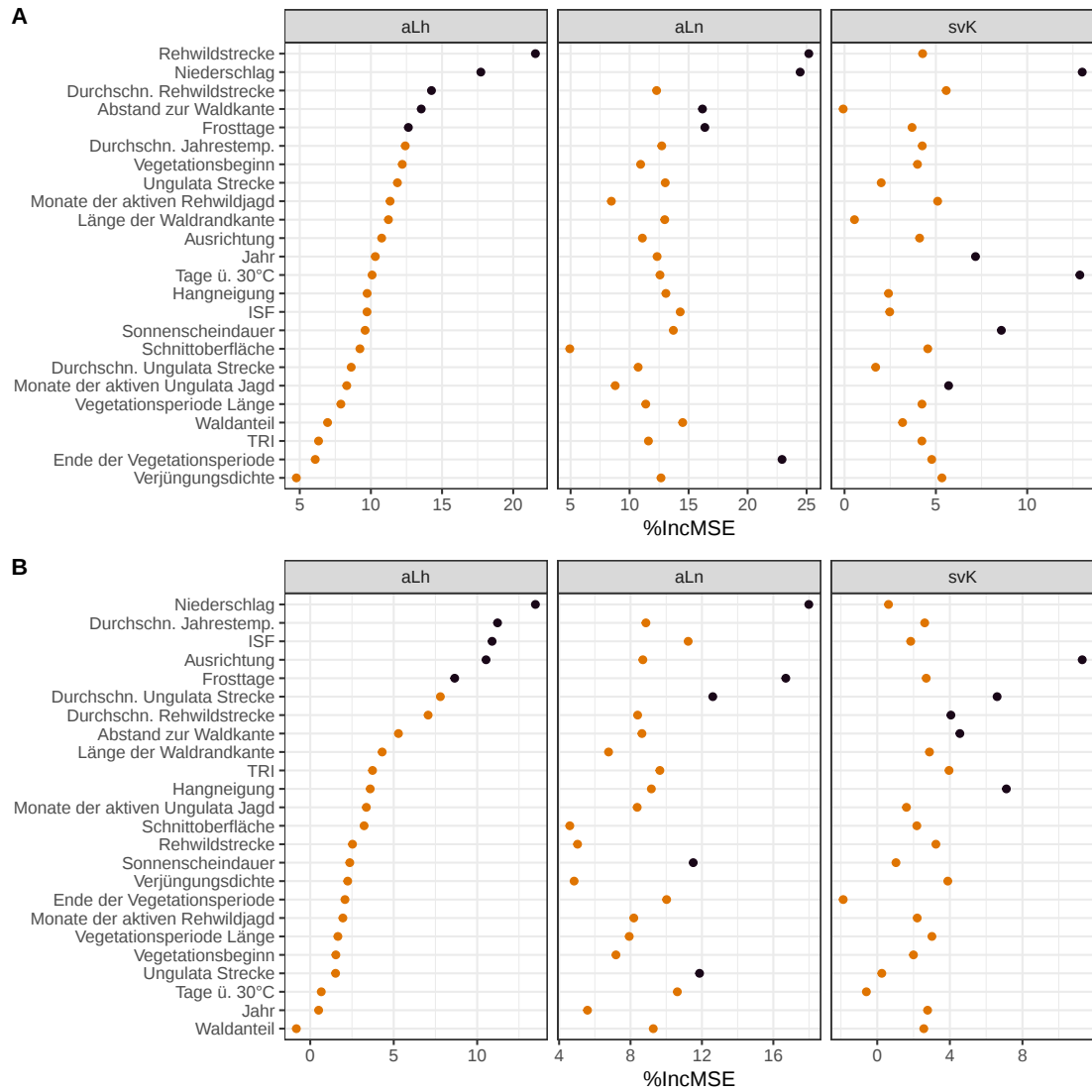


Abbildung 3.3: Permutationsgewichtung (relativ steigender mittlerer quadratischer Fehler [%IncMSE]) der Verbisswahrscheinlichkeitsschätzung unter den Jagdregimen A und B für alle erklärenden Variablen, gegliedert nach den Baumartengruppen aLh (andere Laubbaumarten, hohe Lebenserwartung), aLn (andere Laubbaumarten, kurze Lebenserwartung) und svK (selektiv verbissene Koniferen). Die erklärenden Variablen sind in abnehmender Permutationsgewichtung von aLh sortiert. Die fünf wichtigsten Variablen jeder Baumartengruppe sind in schwarzer Farbe hervorgehoben.

3 Ergebnisse und Diskussion

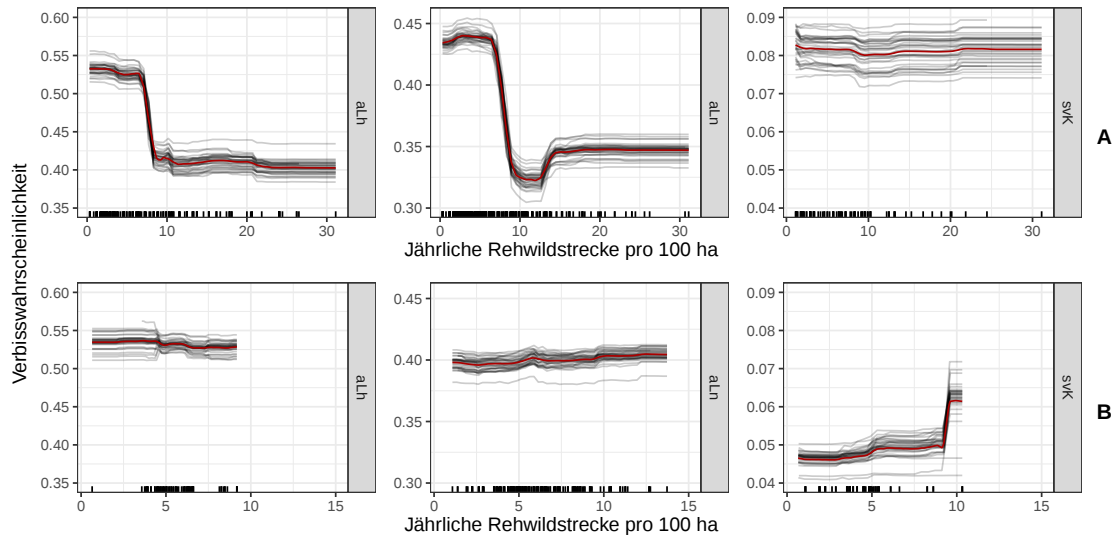


Abbildung 3.4: Grenzefekte, unterteilt in die Jagdregime A und B, für ausgewählte erklärende Variablen zur Vorhersage der Verbisswahrscheinlichkeit der Baumartengruppen aLh (andere Laubbaumarten, hohe Lebenserwartung), aLn (andere Laubbaumarten, niedrige Lebenserwartung) und selektiv verbissene Koniferen (svK). Kleine Striche über jeder x-Achse deuten die Verteilung und Dichte der Stichproben an.

die Verbisswahrscheinlichkeit als zuverlässigen Indikator für lokale Schalenwilddichten hervor.

Der Einfluss einer Schalenwilddichte auf das Waldökosystem kann jedoch nur unter Berücksichtigung der ökologischen oder kulturellen Tragfähigkeit der Landschaft beurteilt werden (Reimoser und Gossow, 1996). Im Gegensatz zur kulturellen Tragfähigkeit, die z.B. waldbauliche Ziele widerspiegeln kann, bestimmt die ökologische, welche Schalenwildbestände eine Landschaft nachhaltig ernähren kann (Beck et al., 2006; McShea, 2012). Je höher die biologische oder kulturelle Tragfähigkeit ist, desto geringer ist die Schalenwildbelastung bei konstanter Populationsgröße. Hohe waldbaulich relevante und vom Wild bevorzugt beäste Verjüngungsdichten entwickeln sich bei guten Lichtverhältnissen, unter denen auch die Probeflächenpaare angelegt wurden (Kolo und Knoke, 2017; Kuijper et al., 2009); der auf den Vergleichsflächen deutlich reduzierte, aber immer noch hohe Verbiss an den waldbaulich relevanten Mischbaumarten aLh und aLn könnte darauf hindeuten, dass die Schalenwilddichten durch die Bejagung in Jagdregime A unter die Grenze der ökologischen in Richtung der kulturellen Tragfähigkeit gedrückt wurden. Die tatsächlichen Schalenwilddichten, Reproduktionsraten oder Tragfähigkeiten sind jedoch für die Projektgebiete dieser Arbeit unbekannt.

Neben der Reduktion der Schalenwilddichte könnten aber auch die Streckendaten im Jagdregime A ein Proxy für eine auf Verjüngungshotspots ausgerichtete Bejagung sein (Kuijper et al., 2009). Der Rückgang der Verbissbelastung bei steigenden Rehwildstrecken in den Jagdrevieren des Regimes A könnte durch das „Jagd um Angst zu schaffen“-Konzept von Croomsigt et al. (2013) erklärt werden, bei der Jagd die Risikowahrnehmung des Schalenwildes verändert. Eine erhöhte Jagdintensität, die räumlich (Risiko-Hotspots), aber nicht zeitlich für Schalenwild einschätzbar ist, soll den Wildtierbestand durch einen prädatorähnlichen Jagddruck gleichmäßiger über die Fläche des Waldes oder der Landschaft verteilen (Gaynor et al., 2019; Ripple und Beschta, 2012). Auch eine Studie von Ramirez et al. (2023) stützt die Beobachtungen dieser Arbeit und das Bejagungskonzept von Croomsigt: In einer Kamerafallenstudie konnte gezeigt werden, dass der gezielte, räumlich konzentrierte Schalenwildabschuss dazu führt, dass sich die Aufenthaltsdauer des Wildes nicht mehr auf die Verjüngungsflächen konzentriert.

Croomsigts Bejagungskonzept setzt jedoch voraus, dass Förster und Jäger in enger Abstimmung Verjüngungshotspots identifizieren und Anreize zur Bejagung der dichten, teilweise schwer zugänglichen Verjüngungsflächen geschaffen werden (Croomsigt et al., 2013; Decker und Connelly, 1989; Hothorn und Müller, 2010; Schwegmann et al., 2023). Auch der kommunikative Aspekt des Croomsigtschen Bejagungskonzeptes scheint in den Revieren des Regimes A umgesetzt worden zu sein: Nicht nur versprochen Waldbauern und Jäger eine enge Zusammenarbeit, die Ergebnisse zeigen auch, dass der Verbiss an den vom Wild bevorzugten Laubhölzern und nicht an den geringer verbissenen Nadelhölzern reduziert wurde – ein Indiz für waldbauliches Problembewusstsein und Kenntnisse über die Verbissbedingungen der vor Ort Jagenden. In der Fachliteratur konnte ein verbissmindernder Effekt durch eine Intensivierung der konventionellen Bejagung bisher nicht nachgewiesen werden (Schwegmann et al., 2023; Simard et al., 2013) bzw. es wurde nur die Reduzierung von Schalenwildverbiss an weniger schmackhaften Hauptbaumarten (z.B. Fichte) beschrieben (Kamler et al., 2010; van Beeck Calkoen et al., 2022).

Diese Beobachtungen könnten auch erklären, dass die Rehwildstrecke unter Jagdregime B keinen relevanten Einfluss auf den Verbiss hatte.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die Schalenwildstrecke selbst den Verbiss nicht reduziert, jedoch unter den Bedingungen des Jagdregimes A auf jagdlich bedingte Bestandesreduktionen und lokale Verdrängungseffekte hinweist. Der mittelfristige Erfolg der Bejagung zur Verbissreduktion sollte jedoch direkt am Zielobjekt, dem Bäumchen selbst, eruiert und nicht aus den Streckendaten abgeleitet werden (Chevrier et al., 2012).

3.3 Wie können Wildverbissänderungen statistisch sicher erfasst werden?

Für das Forst- und Wildtiermanagement ist das Monitoring von Veränderungen, wie beispielsweise Verbiss-Veränderungen, von entscheidender Bedeutung, um Eingriffe in das Ökosystem, z.B. durch Jagd, steuern zu können (Cederlund et al., 1998; Morellet et al., 2007; Richardson et al., 2020; Westfall und McWilliams, 2012). Am Beispiel der Vogelbeere, einer häufig kartierten¹, intensiv verbissenen Baumart im BFNP, soll die erfolgreiche, methodische Erweiterung der Verbisswahrscheinlichkeitsmodellierung durch das gleichzeitige Testen von Nullhypothesen über VW-Veränderungen zwischen den Erhebungsjahren demonstriert werden (s. Tab. 3.1):

Vom Erhebungsjahr 2007 bis 2009 sank die VW der Vogelbeere kontinuierlich von ca. 30 % auf 11 %; nur die Veränderung zwischen 2007 und 2008 wurde als signifikant getestet (s. Abb. 3.5 und Tab. 3.1). Von 2012 bis 2015 verdoppelte sich der Verbiss der Vogelbeere signifikant auf ca. 35 %. Für den Jahrgang 2018 wurde die VW der Vogelbeere auf 34 % geschätzt. Die kleinste im BFNP beobachtete (nicht simulierte), aber dennoch signifikante Änderung der Vogelbeer-WV ist die Zunahme um +4,8 PP (Prozentpunkte) zwischen 2009 und 2010 (s. Tab. 3.1). Weitere Baumartenbeispiele lassen sich in Bödeker et al. (2021) finden.

Beim simultanen Testen mehrerer Nullhypothesen steigt allerdings die Wahrscheinlichkeit, dass einzelne Nullhypothesen zu einer höheren Wahrscheinlichkeit als das Signifikanzniveau abgelehnt werden (Bretz et al., 2008, 2011). Bei einem solchen Fehler der 1. Art würde eine signifikante VW-Veränderung identifiziert werden, obwohl keine in der Population vorliegt. Die üblicherweise zur Vermeidung dieses Fehlers eingesetzte, konservative Bonferroni-Korrektur hebt jedoch die Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines Fehlers der 2. Art an (Ristl et al., 2024). Dieser Fehler könnte einen intensiveren Eingriff des Menschen im Waldökosystem oder der Wildtierpopulation zur Folge haben.

Durch den Einsatz des simultanen Interferenz-Verfahrens nach Hothorn et al. (2008), wie in dieser Dissertation demonstriert, wird ein Mittelweg beschritten, der die Anfälligkeit des statistischen Tests für die genannten Fehlerquellen minimiert. Dem Forst- und Wildtiermanagement werden dank dieses Tests eine objektive, statistisch gesicherte Entscheidungsgrundlage geboten, auf der signifikante Veränderungen beim Verbiss be-

¹Die Stichprobenumfänge der Vogelbeere schwankten um 1200 Beobachtungen.

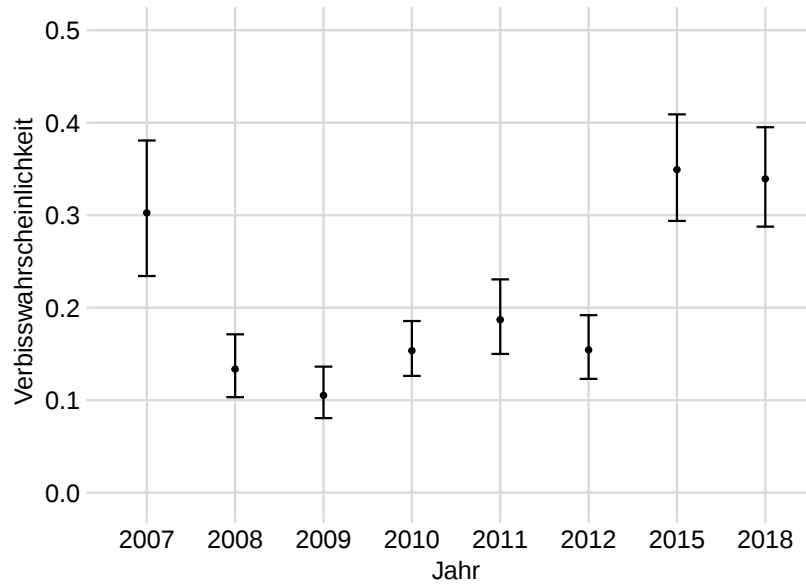


Abbildung 3.5: Die Verbisswahrscheinlichkeiten der Vogelbeere im BFNP im Laufe der Erhebungsjahre mit Konfidenzintervallen.

Tabelle 3.1: Übersichtstabelle der simultanen Signifikanztests multipler Nullhypothesen zu den Veränderungen der Verbisswahrscheinlichkeiten zwischen den Erhebungsjahren am Beispiel der Vogelbeere im BFNP. Schätzungen sind als Logits angegeben. Die Nullhypothesen werden mit einem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ getestet.

Weitere Beispiele, auch graphische Darstellungen, finden sich in (Bödeker et al., 2021). Das Testen von VW-Veränderungen zwischen nicht aufeinanderfolgenden Erhebungsjahren ist möglich, wurde aber in diesem Beispiel nicht vorgenommen.

Nullhypothese	Schätzung	Std. Fehler	Z-Wert	Pr(> z)
Jahr 2008 - Jahr 2007 = 0	-1,03	0,15	-6,75	0,00
Jahr 2009 - Jahr 2008 = 0	-0,27	0,13	-2,07	0,21
Jahr 2010 - Jahr 2009 = 0	0,43	0,12	3,75	0,00
Jahr 2011 - Jahr 2010 = 0	0,24	0,11	2,21	0,16
Jahr 2012 - Jahr 2011 = 0	-0,23	0,11	-2,06	0,22
Jahr 2015 - Jahr 2012 = 0	1,08	0,11	9,77	0,00
Jahr 2018 - Jahr 2015 = 0	-0,04	0,10	-0,43	1,00

obachtbar sind. Durch die einfache Interpretierbarkeit des p-Wertes kann der Entscheidungsträger z.B. beim Abgleichen der VW mit Verbissgrenzwerten schnell erkennen, ob die getroffenen verbisspräventiven Maßnahmen zu der gewünschten Veränderung geführt haben.

Falls keine signifikanten Veränderungen festgestellt werden, die VW aber subjektiv weit auseinander liegen, oder falls signifikante Veränderungen zwar ausweisbar sind, aber der Aufwand der Datenerhebung reduziert werden soll, oder wenn eine Verjüngungsinventur neu etabliert werden soll, muss nach einer geeigneten Stichprobengröße gesucht werden.

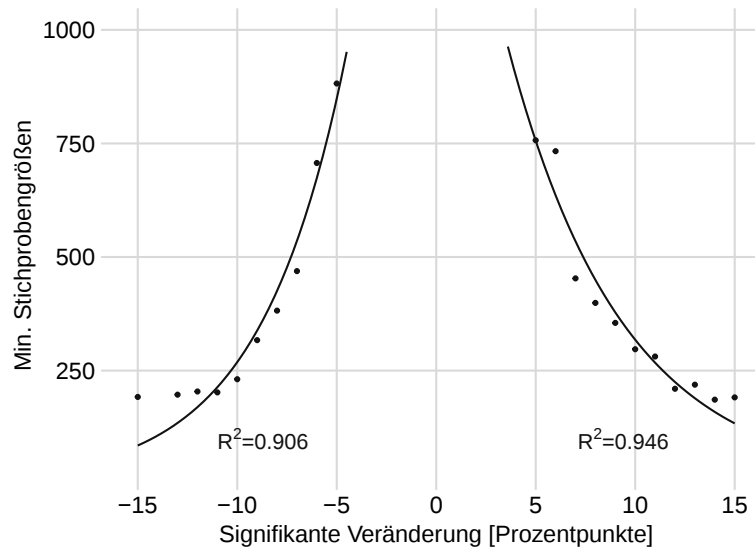
3.4 Welche Stichprobengröße ist empfehlenswert, um Wildverbissveränderungen auf Betriebs- oder Landschaftsebene sicher erfassen zu können?

Für die am Beispiel der Vogelbeere simulierten Mindeststichprobengrößen konnten zwei Exponentialfunktionen zur Erkennung verschiedener signifikanter VW-Änderungen geplottet werden; eine für die Zu- (Formel 3.1) und eine für die Abnahmefunktion (Formel 3.2) von simulierten Verbissveränderungen zwischen ± 5 und ± 15 PP (s. Abb. 3.6). Die kleinste, noch signifikante VW-Veränderung, die mit der im BFNP gegebenen Verteilung für die Vogelbeere, erkennbar war, betrug ± 5 PP bei einer Mindeststichprobengröße von 757 Beobachtungen (Verbisszunahme), bzw. 882 Beobachtungen (Verbissabnahme). Eine Mindeststichprobengröße von 399 (Zunahme) oder 382 (Abnahme) war erforderlich, um eine signifikante VW-Änderung um ± 8 PP zu beobachten. Für eine signifikante VW-Änderung von ± 15 PP waren 192 (Zunahme) bzw. 191 Beobachtungen (Abnahme) erforderlich (s. Abb. 3.6). Die Exponentialfunktionen, die mit einem Bestimmtheitsmaß von über 90 % mit den Mindeststichprobengrößen korrelieren, zeigen eine rapide Abnahme der Mindeststichprobengröße mit zunehmender Verbissänderung. Beginnend ab einer signifikanten VW-Veränderung von ± 8 PP bzw. einer Mindeststichprobe von ca. 350 Beobachtungen flachen die Kurven ab und zeigen ab ± 10 PP nur noch eine geringe Abnahme der Mindeststichprobenumfänge.

$$f(x) = 1797 * \exp(-0.173 * x) \quad (3.1)$$

$$f(x) = 2680 * \exp(0.23 * x) \quad (3.2)$$

Um zielgerichtete und datengestützte Entscheidungen treffen zu können, muss die Schätzpräzision der durch Stichproben erhobenen Informationen gegen die Erhebungskosten abgewogen werden (Kangas et al., 2010; Knoke, 2019; McRoberts und Tomppo, 2007). Einerseits können Informationen mit geringer Schätzpräzision zu Opportunitätskosten durch Fehlentscheidungen führen (Duvemo und Lämås, 2006; Knoke, 2019), wenn z.B. fälschlicherweise festgestellt wird, dass der Wildverbiss unter einen Zielwert gefallen ist, und daraufhin die Bejagung reduziert wird. Andererseits kann eine zu umfangreiche



Abbildungung 3.6: Minimal erforderliche Stichprobengrößen, um eine signifikante VW-Änderung zu messen, basierend auf den Daten von 2015 bis 2018 für Vogelbeeren im BFNP, mit ihren jeweiligen Exponentialfunktionen und Bestimmtheitsmaßen (R^2).

Datenerhebung, die über die Anforderungen an die Genauigkeit hinausgeht, unnötige Erhebungskosten verursachen.

Die Ergebnisse zeigen, dass der erforderliche Stichprobenumfang und damit die Kosten exponentiell mit der Anforderung an die Präzision einer Verjüngungsinventur ansteigen. Präzision wurde anhand der Möglichkeit gemessen, VW-Veränderungen als signifikant zu erkennen. Die Präzisionsanforderungen und damit die Erhebungskosten könnten jedoch angesichts der gemessenen Verbißschwankungen zwischen zwei Aufnahmeperioden innerhalb der Verbißzeitreihe am Beispiel der Vogelbeere reduziert werden (s. Abb. 3.5): Das im BFNP durchgeführte Inventurverfahren kann bei der Vogelbeere bereits eine Veränderung von ± 5 PP mit statistischer Signifikanz ausweisen (s. Abb. 3.6). Wenn sich allerdings das Wildtiermanagement im BFNP veränderte, z.B. die Einstellung der Rehwildbejagung 2012 (s. Kapitel 2.1), zeigten sich VW-Veränderungen weit über 5 PP. Eine mögliche, zumindest aus Sicht der Datenerhebungskosten ausgewogene Mindeststichprobe wäre der Punkt, an dem die monoton steigenden/fallenden Exponentialfunktionen eine Tangentensteigung $a = 1$ in $f(x) = a * x + b$ aufweisen. Ab diesem Punkt, der hier die kritische Mindeststichprobe markiert, muss der Stichprobenumfang für eine Erhöhung der Präzision um eine Einheit um $a > 1$ erhöht werden, während für eine Verringerung der Präzision der Stichprobenumfang nur um $a < 1$ verringert werden müsste. Die kritische Mindeststichprobe liegt bei ca. 350 Bäumchen, an denen im BFNP noch eine VW-Änderung von ca. 8,5 PP beobachtet werden kann.

Letztlich hängt aber die „ideale Stichprobengröße“ von den Ressourcen und Opportunitätskosten der Organisation ab, die die Datenerhebung beauftragt (Carignan und

Villard, 2002; Knoke, 2019; McRoberts und Tomppo, 2007), der räumlichen Verteilung des Beobachtungsgegenstands (Killip et al., 2004; Sokal und Oden, 1978), dem VW-Niveau (Agresti und Coull, 1998) und dem Ziel der Erhebung.

Die in dieser Arbeit für die Vogelbeere ermittelte kritische Mindeststichprobe von 350 Beobachtungen kann bei der Neuetaablierung eines Verjüngungsinventurverfahrens als erster Anhaltspunkt für den notwendigen Stichprobenumfang zur Erfassung von Verbissveränderungen einer gleichmäßig vertretenen und selektiv verbissenen Baumart, wie der Vogelbeere im BFNP (s. Kapitel 3.5), herangezogen werden. Ferner kann die hier vorgestellte Methode zur Ermittlung von Einsparpotenzialen bei den Erhebungskosten für bestehende Verjüngungsinventuren eingesetzt werden.

Der BFNP-Datensatz besteht zu 65 % aus Fichtenbeobachtungen. Die VW-Schätzungen der Fichte, die nicht über 1,5 % hinausgehen, sind dementsprechend präzise (s. Bödeker et al., 2021). Um die Vogelbeere mit der gegebenen Inventurmethode erfassen zu können, müssen jedoch überproportional viele Fichten und andere Baumarten aufgenommen werden. Würde man sich bei der Auswertung der Verjüngungsinventur auf eine häufige Baumart, wie die Fichte, konzentrieren, so wäre das Potenzial, den Erhebungsaufwand und damit die Inventurkosten zu reduzieren, beträchtlich. Darüber hinaus können die VW-Veränderungen der einzelnen Baumarten zwischen denselben Jahren auch gegenläufig sein: Bödeker et al. (2021) beobachtete beispielsweise, dass die Fichte zwischen den Jahren 2015 und 2018 signifikant weniger verbissen wurde, während die Tanne signifikant mehr verbissen wurde. Es ist daher zu klären, welche Baumart für das Monitoring der Verbissentwicklung herangezogen werden soll, um daraus Maßnahmen für das Wildtiermanagement abzuleiten. Eine Ausrichtung des Wildtiermanagements auf die Zielbaumarten eines Forstbetriebes ist zwar auf den ersten Blick einleuchtend, funktioniert aber nicht bei großflächigen Verjüngungsinventuren, bei denen die waldbesitzer-spezifischen Nutzungsinteressen unbekannt oder wie häufig im Kleinstprivatwald nicht vorhanden sind (Stockmann et al., 2024).

3.5 Welche Baumarten eignen sich als Phytoindikatoren, um Wildverbissveränderungen zu identifizieren?

Das gemischt-logistische Verbissmodell des BFNP (s. Tab 3.2) wurde eigens für die vorliegende Synthese berechnet, um die in Bödeker et al. (2021) publizierte Problemstellung zu Verbissindikatoren umfassender beantworten zu können. Dieses Modell, das alle erhobenen Baumarten und zahlreiche erklärende Variablen für das Inventurjahr 2018 umfasst, weist eine sehr hohe Modellgüte auf. Mit einer AUC von 90 %, einer Genauigkeit und einer Sensitivität von je 83 % kann das Modell den Verbiss im BFNP sehr gut klassifizieren und stuft nur selten tatsächlich verbissene Bäumchen als unverbissen falsch ein.

Die Modellzusammenfassungs-Tabelle 3.2 zeigt, dass die kategoriale erklärende Variable „Baumart“ einen signifikanten Einfluss auf die VW hat. Ausgehend von dem Interzept (VW=0,6 %), das u.a. die Referenzbaumart Fichte repräsentiert, erhöht sich die VW für Tanne auf das 20-fache und für Vogelbeere um das 60-fache. Das in der Literatur vielfach

beschriebene Phänomen des selektiven Verbisses ist also deutlich ersichtlich (s. z.B. [Gill, 1992b](#); [Kupferschmid, 2018](#)).

Unter den numerischen erklärenden Variablen stechen insbesondere der Euklidische Abstand zu Wanderwegen sowie die kumulative Schneehöhe im Winter vor der Datenaufnahme als höchst signifikante, verbissbeeinflussende Koeffizienten hervor (s. Tab. 3.2 und Abb. 3.7). Nahe der stark frequentierten Wanderwege des Nationalparks wird das Wild durch den Besucherstrom gestört und zieht sich zum Ruhen und Äsen in weniger erschlossene Bereiche des BFNP zurück (vgl. auch [Mols et al., 2022](#); [Möst et al., 2015](#)). Der Schnee akkumuliert sich vorwiegend in den niederschlagsreichen, kalten Hochlagen des BFNP (s. Kapitel 2.1) bis ins späte Frühjahr und schützt dort die Leittriebe der Jungbäume durch eine hohe Schneedecke bzw. zwingt das Wild in die Tallagen, wo das Äsungsangebot vorteilhafter wird ([Gerner et al., 2011](#); [Heurich et al., 2011](#)).

Die beschriebenen Trends der Abb. 3.7 werden zudem nach den Baumarten Fichte, Tanne und Vogelbeere aufgeschlüsselt. Während alle Baumarten die gleichen Trends im Verlauf der jeweiligen Erklärungsvariablen aufweisen, zeigen insbesondere die seltenen Baumarten Tanne und Vogelbeere, deren Seltenheit sich auch in ihren Konfidenzintervallen widerspiegelt, einen wesentlich deutlicheren Trendverlauf. So reagiert die vom Schalenwild gemiedene Fichte mit einer Verbissamplitude von 2 PP auf die akkumulierte Schneehöhe, während sich die Amplitude der selektiv verbissenen Vogelbeere über 40 PP entlang des Schneegradienten erstreckt – eine wichtige Voraussetzung eines potenziellen Verbiss-Phytoindikators. Phytoindikatoren sollten nach [Anderson \(1994\)](#), [Carignan und Villard \(2002\)](#) und [Williams et al. \(2002\)](#) folgende Merkmale aufweisen, die von [Bödeker et al. \(2021\)](#) für die Wildverbiss-Problematik modifiziert wurden: Eine Indikatorart sollte ...

- den Einfluss des Schalenwildverbisses bei sich und für andere Baumarten frühzeitig widerspiegeln;
- vom Schalenwild bevorzugt verbissen werden, so dass die Indikatorart empfindlich auf Veränderungen hinweist (große Amplitude) oder in ihrer Abundanz reduziert wird;
- kosteneffizient überwacht werden können; eine ideale Verbiss-Indikatorart erreicht aufgrund einer hohen Abundanz und gleichmäßigen Verteilung im Untersuchungsgebiet eine hohe Schätzpräzision bei der Datenerhebung.

Alle genannten drei Bedingungen erfüllt die Vogelbeere im BFNP. Mit dem bayerischen Vegetationsgutachten ist sie nicht nur mit einer statistisch-aussreichenden Abundanz in den meisten Plots des BFNP (flächige Verteilung) erhoben worden, sondern sie zeigt auch im Vergleich zu den anderen Baumarten besonders sensitiv Verbissveränderungen entlang für das Wildtiermanagement relevanter Parameter, wie Störungen durch Waldbesucher oder Wolfsbeobachtungen (s. Tab. 3.2, an. Insgesamt lassen sich im BFNP bei der Vogelbeere Aussagen zum Leittriebverbiss bis zu einer $VW \leq 60\%$ treffen; Aussagen zur Verbissituation aufgrund von Absterben oder Fehlen dieser Baumart können mit dem Bayerischen Vegetationsgutachten jedoch nicht abgeleitet werden. [D’Aprile et al.](#)

Tabelle 3.2: Modellzusammenfassung der gemischt-logistischen Regression zur Schätzung der Verbisswahrscheinlichkeit aller Bauarten im BFNP. Die Verbisswahrscheinlichkeit ist in Logits angegeben. Die jeweiligen Standardabweichungen sind in Klammern dahinter aufgeführt.

	Verbisswahrscheinlichkeit
Interzept	−5,127*** (0,189)
BFNP Subregion: „Falkenstein-Rachel“	−0,572*** (0,200)
Baumart: Buche	2,259*** (0,140)
Baumart: Vogelbeere	4,532*** (0,146)
Baumart: Tanne	3,101*** (0,153)
Baumart: Bergahorn	3,981*** (0,344)
Baumart: Birke	3,745*** (0,224)
NDVI	−0,011 (0,129)
Anzahl der Fichten je Clusterplot	0,016 (0,098)
Bewaldungsgrad (LIDAR Scan 2017)	0,111 (0,139)
Luchs Maxent Habitattauglichkeit	0,008 (0,103)
Rotwild Maxent Habitattauglichkeit	0,085 (0,132)
Rehwild Maxent Habitattauglichkeit	0,282* (0,145)
Dichte der Wolfsbeobachtungen (KernelID)	−0,451** (0,181)
Euklidischer Abstand zu Wanderwegen	0,453*** (0,157)
Euklidischer Abstand zu Siedlungen	0,099 (0,139)
Rotwilddichte nach SECR	0,313** (0,138)
Euklidischer Abstand zu Rotwild-Wintergattern	−0,210** (0,105)
Höhenklasse „Mitte“ (80-139 cm)	0,687*** (0,082)
Höhenklasse „Groß“ (140-200 cm)	−0,048 (0,162)
Akkumulierte Schneehöhe im Winter	−0,508*** (0,157)
Interaktion: Höhenklasse „Mitte“ und Schneehöhe	−0,135* (0,079)
Interaktion: Höhenklasse „Groß“ und Schneehöhe	0,015 (0,156)
Anzahl der Plots (zufälliger Effekt)	223
Standardabweichung des zufälligen Plot-Effekts	1,062
Anzahl der Beobachtungen	17.439
Log Likelihood	−3.275,243
Akaike-Informationskriterium	6.598,486
Bayes'sches Informationskriterium	6.784,881
<i>Signifikanz</i>	*p<0,1; **p<0,05; ***p<0,01

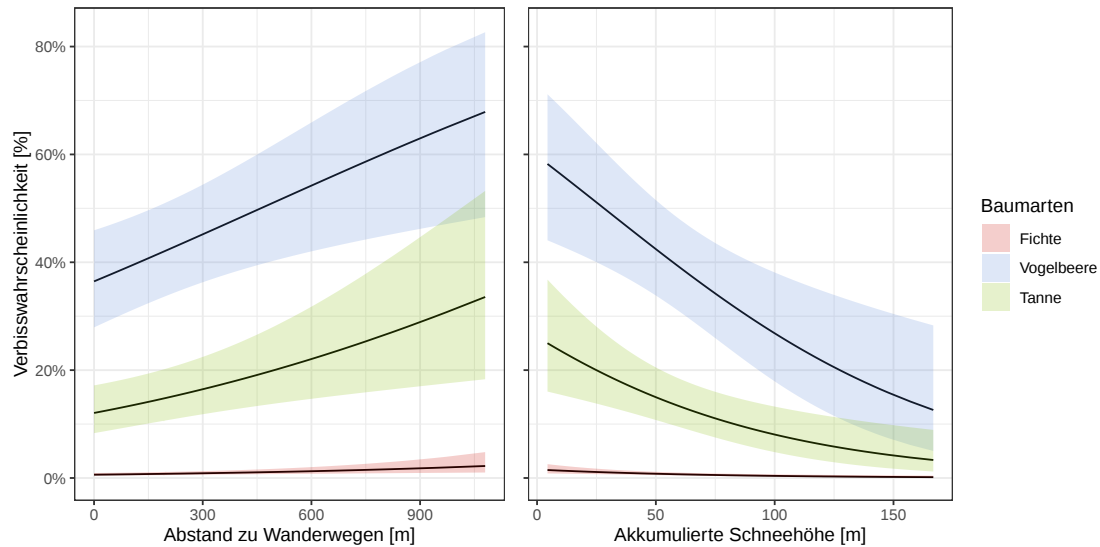


Abbildung 3.7: Marginale Effekte der Abstände zu den Wanderwegen [m] (links) und dem akkumulierten Schneefall im Winter [m] (rechts) auf die Verbisswahrscheinlichkeit [%], untergliedert nach Baumarten.

(2020) oder [Motta \(2003\)](#) beschreiben jedoch die Absterbeerscheinungen der Vogelbeere unter zu hohem Verbissdruck.

Allerdings kann die Verwendung eines Phytoindikators (im Wildtiermanagement) zu einer Verzerrung zu Gunsten dieser Art und zu Lasten anderer unterrepräsentierter Arten führen ([Kremen, 1992](#)). Insbesondere auf Forstbetriebsebene, auf der individuelle Bewirtschaftungsziele verfolgt werden, darf eine einzelne Indikatorart den Zielen nicht widersprechen ([Bödeker et al., 2021](#)). Aus diesen Gründen ist es nicht ratsam, die Vogelbeere als universellen Verbissindikator zu bewerben. [Nykytiuk \(2020\)](#) empfiehlt, um einer Verzerrung zugunsten der verwendeten Indikatorart entgegenzuwirken, mehrere Arten zu gruppieren, die zusammen die Gesamtmenge eines (Verbiss-)Zustandes widerspiegeln; eine Gruppierung erhöht zudem ihren Stichprobenumfang. Eine mögliche, betriebliche Zielsetzungen übergreifende Verbiss-Phytoindikatorartengruppe könnten dementsprechend Pionierbaumarten bilden, zu denen auch die Vogelbeere zählt.

Pionierbaumarten gelten als robuste Biodiversitätsträger ([Brändle und Brandl, 2001](#); [Edenius und Ericsson, 2015](#)), die ein sehr breites Spektrum an potenziellen Standorten besiedeln können und auch im Klimawandel Stabilität versprechen ([Grundmann und Roloff, 2009](#); [Rothkegel et al., 2020](#)). Durch ihre anemochor oder zoochor verbreiteten Samen, die als Samenbank über Jahre im Boden überdauern können ([Tiebel et al., 2018](#)), sind Pionierbaumarten die Ersten, die bei einer Öffnung des Kronendachs oder nach einer Großkalamität aufkeimen ([Rozman et al., 2015](#)). Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass Pionierbaumarten auf den meisten Standorten mit ausreichenden Keimbedingungen zu finden sind bzw. auch nach dem Klimawandel zu finden sein werden. Darüber

hinaus belegen zahlreiche Beispiele aus der Literatur, dass Pionierbaumarten mit am stärksten vom Wild verbissen werden und ihr Fehlen ein sicherer Indikator für überhöhte Wildbestände ist (Beschta und Ripple, 2016; Fujiki und Sakata, 2021; Hegland et al., 2021; Motta, 2003; Myking et al., 2013). Aber auch außerhalb des BFNPs konnte in dieser Doktorarbeit gezeigt werden, dass die Verbissschwellen der Baumartengruppe „aLn“, die hauptsächlich durch Pionierbaumarten repräsentiert wird (s. Bödeker et al., 2023), auf verschiedenen Standorten in Deutschland und unter unterschiedlichen waldbaulichen Zielsetzungen sensitiv auf verbißsregulierende Maßnahmen reagieren.

Pionierbaumarten sind zwar nur selten Bestandteil betrieblicher Zielsetzungen, ihr Verbiß steht jedoch stellvertretend für den Verbiß vieler selektiv verbißener, weniger verbißresistenter Arten (Bödeker et al., 2021; D’Aprile et al., 2020), die z.B. als Mischbaumarten zur Erhöhung der Bestandesstabilität gefragt sind (Clasen et al., 2011; Roessiger et al., 2013). Folglich sind Pionierbaumarten, insbesondere in Zeiten zunehmender Waldstörungen, unerlässliche Verbiß-Phytoindikatoren, deren Monitoring auf Landschaftsebene eine Schlüsselrolle bei der Evaluierung und Optimierung adaptiver Wildtiermanagementmaßnahmen spielt. Bei einer Verjüngungsinventur auf Forstbetriebsebene ist jedoch im Einzelfall zu prüfen, ob die Ausrichtung des Wildtiermanagements am Verbiß der Pionierbaumarten mit den individuellen Zielen vereinbar ist.

3.6 Wissenschaftlicher Ausblick

Die im Kapitel 3.1 beobachteten Verbißsschwellenwerte gelten zwar für wichtige in Deutschland vorherrschende Mischbaumarten, bilden allerdings lediglich einen Mittelwert aller Standorte und Wuchsbedingungen des BioWild-Projektes ab; insbesondere die Variable Konkurrenz wurde in Bödeker et al. (2023) nur rudimentär implementiert. Wie in diesem Kapitel diskutiert, ist es wahrscheinlich, dass sich diese Schwellenwerte unter günstigen Wuchsbedingungen erhöhen und vice versa. Für die Verjüngungsplanung bleibt jedoch die Frage offen, inwieweit die das Primärwachstum beeinflussenden Faktoren die Verbißsschwellen verändern. Mit einer Antwort auf diese Frage wäre es möglich, lokale Verbißsschwellen sowie lokale Überlebenswahrscheinlichkeiten für bestimmte Baumartenmischungen unter Verbiß zu berechnen.

Ein Modell, das zur Herleitung von lokalen Verbißsschwellen herangezogen werden könnte, müsste insbesondere die durch selektiven Verbiß hervorgerufenen, zugunsten der weniger verbißenen Baumart verschobenen Konkurrenzverhältnisse detaillierter berücksichtigen (Connell, 1990; De Jager et al., 2017; Seagle und Liang, 2001). Für die Erhebung der notwendigen Daten ist eine räumliche Erfassung der Probestämmchen in den Plots erforderlich. Nur so ist es möglich, die Probestämmchen in Bezug zur jeweiligen Baumart und deren Höhe zu setzen und die Konkurrenz zwischen den Individuen zu beurteilen. Da diese Datenerhebung über eine längere Zeitperiode bei unterschiedlichen Standort-, Mischungs- und Konkurrenzverhältnissen sehr umfangreich und damit teuer wäre, könnten bestehende Waldwachstumsmodelle, die das Verjüngungswachstum und die Konkurrenz auf Individuenbasis bereits implementiert haben, verwendet werden. Erste Erfolge konnten Holzer et al. (2024) mittels des Waldwachstumsmodells „iLand“ (s.

Seidl et al., 2012) erarbeiten: In einem Beispielsbestand konnten erstmals durch selektiven Verbiss hervorgerufene Konkurrenzverschiebungen und mittelfristig einhergehende Entmischung modelliert werden. Der Wildverbiss ist in iLand jedoch nur auf der Basis einer Vielzahl von Vereinfachungen und Annahmen über das Verjüngungswachstum implementiert und es werden keine Schwellenwerte abgeleitet. Mit einer Weiterentwicklung des Modells hinsichtlich Habitatwahl und Verbissverhalten des Wildes, z.B. mit einem agentenbasierten Verbissmodul (vgl. Clemen et al., 2021; Topping et al., 2003), könnten lokale Schwellenwerte ableitbar werden.

Eine realistischere Abbildung des Wildverbisses und der dadurch ausgelösten Konkurrenzverschiebungen in den Waldwachstumsmodellen würde der forstlichen Planung auch unter anderen Gesichtspunkten zugutekommen. Zum einen wäre der Effekt von verbissbedingter Entmischung auf verschiedene Waldökosystemleistungen (z.B. Holzerlöse oder Kohlenstoffbindung) sowie dadurch entstehende (soziale) Kosten einfacher ableitbar. Ein denkbarer Ansatz wäre, ausgehend von der inventarisierten Verjüngung, die Bestandesentwicklung unter Verbiss über Jahrzehnte zu simulieren. Anschließend können die erzielten Erträge mit einem mittels multikriterieller robuster Optimierung (vgl. Bödeker und Knoke, 2021; Husmann et al., 2022; Knoke et al., 2020) generierten Referenzbestand verglichen, der die gewünschten Ökosystemleistungen auf einem optimierten Niveau erbringt. Zum anderen können in Waldwachstumssimulationen durch die Berücksichtigung von Verbissklumpungen (s. Kuijper et al., 2009; Wallgren et al., 2013) oder des nur lokalen Vorkommens der Baumarten, die für die Erhebung von besonderem betrieblichem Interesse sind, die notwendigen Stichprobenumfänge für betriebsinterne Verjüngungsinventuren für eine gewünschte statistische Präzision optimiert werden. Auf diese Weise ist eine Vorausplanung des Plotdesigns möglich und Verjüngungshotspots mit hoher Verbissbelastung können für die Zukunft identifiziert werden.

4 Schlussfolgerungen

Die Verjüngungsphase bietet für Waldbesitzende ein beträchtliches Potenzial, die Wälder der Zukunft nach ihren jeweiligen Bewirtschaftungszielen und Stabilitätspräferenzen zu gestalten. Um dieses Gestaltungspotenzial zu erschließen bzw. bei Fehlentwicklungen frühzeitig gegensteuern zu können, müssen mittels Verjüngungsinventuren bewirtschaftungsrelevante Informationen über Abundanz, Mischungsanteile und Wachstum der Verjüngungsbaumarten sowie über deren Vitalität, die vielerorts durch überhöhte Schalenwildbestände stark beeinträchtigt wird, erhoben werden.

Aufgrund des konfliktträchtigen Reibungsfeldes zwischen forstlichen und jagdlichen Nutzungsinteressen sowie der Seltenheit von Verjüngungsinventuren und der daraus resultierenden geringen Erfahrungsgrundlage bei der Interpretation der Inventurdaten werden die Inventuren von Kritikern immer wieder infrage gestellt. Im Rahmen dieser Dissertation wurden daher statistische Werkzeuge entwickelt sowie empirische Nachweise und Kennzahlen erarbeitet, die die Diskussion um Verjüngungsinventuren versachlichen und die Durchführung und Auswertung von Verjüngungsinventuren erleichtern können.

Das Wachstum der Waldverjüngung wird maßgeblich von zahlreichen „Bottom-up“-wirkenden Umweltfaktoren wie Licht- und Nährstoffverfügbarkeit beeinflusst. Diese wachstumsfördernden Faktoren sind zum Teil mit waldbaulichen Mitteln beeinflussbar – ein häufig angeführtes Argument, wenn sich die Verjüngung entgegen der waldbaulichen Zielsetzung entwickelt. Allerdings sind die „Bottom-up“-Effekte auf das Wachstum begrenzt (Sättigungseffekt) und werden in Deutschland vielfach von der „Top-down“-Kraft des Wildverbisses überlagert. Zu hoher Wildverbiss zeigt sich dann in einem abrupten Einbruch des Höhenwachstums, was ein guter Frühindikator für die Mortalität der Bäumchen ist. Die Verbißsschwellen, die durch den Wachstumseinbruch definiert sind, sollten von Forst- und Wildtiermanagern genutzt werden, um im Rahmen einer Verjüngungsinventur einen zu hohen Wildverbiss anzusprechen und verbisspräventive Maßnahmen einzuleiten. Insbesondere die Jagd, wenn sie räumlich und zeitlich eng auf waldbauliche Zielsetzungen abgestimmt wurde, ist ein probates Mittel den Verbißsdruck auf einer Verjüngungsfläche signifikant zu senken. Dabei sollte der kommunikative Aspekt der Jagd nicht unterschätzt werden. Es bedarf einer engen Zusammenarbeit zwischen Waldbesitzern und Jägern, bei der beispielsweise Verjüngungs- und damit Bejagungsschwerpunkte festgelegt werden und gleichzeitig motivierende finanzielle Anreize für jagdlich bedingte waldbauliche Erfolge angeboten werden könnten.

Verbisspräventiven Maßnahmen sowie deren Erfolge sollten jedoch in regelmäßigen Abständen mittels Verjüngungsinventur evaluiert und adaptiv an die Evaluationsergebnisse angepasst werden. Als zentrale Einheit zur Quantifizierung des Wildverbisses in einer solchen Bewertung bietet sich die Verbißswahrscheinlichkeit an, die mit logistisch-gemischten Modellen berechnet wird. Wie in dieser Arbeit, aber auch in anderen forst-

wissenschaftlichen Publikationen betont wird, bietet die Verbisswahrscheinlichkeit eine Reihe von statischen Vorteilen gegenüber dem Verbissprozent. Ein entscheidender Vorteil ist, dass die Verbisswahrscheinlichkeitsmodelle um simultan prüfbare Nullhypothesen erweitert werden können, so dass signifikante Verbissänderungen erkannt werden können. Insbesondere beim oben geforderten Abgleich mit Verbisschwellenwerten ist mit statistischer Sicherheit zu prüfen, ob der Verbiss signifikant zu- oder abgenommen hat; gerade der Verbiss seltener Baumarten kann sprunghaft, wenn auch nicht signifikant zwischen den Jahren schwanken.

Im Hinblick auf die kollidierenden Waldnutzungsinteressen und die öffentliche Akzeptanz von Verjüngungsinventuren ist ein hohes Maß an statistischer Validität und Glaubwürdigkeit sowie Transparenz bei der Auswertung von Verjüngungsinventuren unabdingbar. Schalenwild, das auf der Grundlage dieser Inventuren bejagt wird, ist ein natürlicher Bestandteil der Waldökosysteme und der Wald seine Lebensgrundlage. Eine Verjüngungsinventur muss hinreichend genau sein, um ein Gleichgewicht zwischen Waldverjüngung und Schalenwild zu finden. Nur so kann der Lebensraum des Wildes in unseren Wäldern verbessert werden, ohne die waldbaulichen und/oder naturschutzfachlichen Ziele zu kompromittieren.

Die Glaubwürdigkeit und Schätzpräzision einer Verjüngungsinventur hängt jedoch nicht nur von der Auswertungsmethode ab, sondern insbesondere auch von dem erhobenen Stichprobenumfang. Bei einer systematischen Stichprobeninventur wie dem Bayerischen Vegetationsgutachten liegt eine kritische, kosteneffiziente Mindeststichprobe einer selektiv verbissenen, flächig auftretenden Baumart(-engruppe) innerhalb einer Verwaltungseinheit bei ca. 350 Beobachtungen vor. Mit dem im Rahmen dieser Dissertation zur Verfügung gestellten Tool können selbstverständlich auch die Stichprobenumfänge anderer Inventuren optimiert bzw. Inventurdatensätze einem statistischen Stresstest unterzogen werden.

Bei überbetrieblichen Verjüngungsinventuren, in denen individuelle waldbauliche Zielsetzungen nicht berücksichtigt werden können, ist es schwierig zu bestimmen, welche Baumarten und Schwellenwerte – von denen es allgemein nur wenige gibt – als Grundlage für die Ableitung von Wildtiermanagementmaßnahmen dienen sollen. Ohne diese Grundlage muss der Verbiss durch Erfahrungswissen bewertet werden, was für Außenstehende wiederum als subjektiv wahrgenommen wird. Bei solchen Inventuren lohnt sich deshalb die Beobachtung der Pionierbaumarten. Diese selektiv verbissene Baumartengruppe kann auf den meisten Standorten in Deutschland keimen, wo ihre Samen oft schon durch Wind oder Vögel im Oberboden eingebracht sind, während ihr Verbiss sensibel den Einfluss verbisssteuernder Faktoren widerspiegelt. Als Verbisschwelle können die für die von Pionierbaumarten geprägte Baumartengruppe aLn modellierten 40 % herangezogen werden, ab der das Höhenwachstum einbricht. Auch auf Betriebsebene kann das Monitoring der Verbissentwicklung von Pionierbaumarten hilfreich sein, wobei sich hier eine genauere Beobachtung der Baumarten empfiehlt, die den jeweiligen betrieblichen Zielen entsprechen.

Der Mensch spielt durch die Jagd nebst Waldbau und Steuerung der Baumartenzusammensetzung eine zentrale Rolle im Ökosystem Wald. Obwohl vielerorts überhöhte

4 Schlussfolgerungen

Wildbestände die Verjüngungsflächen homogenisieren, hat der Mensch durch sein Handeln die Möglichkeit, die Wälder der Zukunft nach seinen Zielen zu gestalten – nicht das Wild. Mit dem innovativen Instrumentarium dieser Arbeit kann das menschliche Handeln im Wald mittels Verjüngungsinventuren evaluiert und auf eine objektivere und empirisch fundierte Ebene gehoben werden. Diese Werkzeuge können auch auf der Betriebsebene Forst- und Wildmanager bei der adaptiven und effizienten Umsetzung ihrer waldbaulichen Ziele unterstützen, sofern letztere klar formuliert und kommuniziert sind. Letztlich kommt es aber nicht nur darauf an, mit dem geeigneten Verfahren die richtigen Schlüsse zu ziehen, sondern die gewonnenen Erkenntnisse auch konsequent umzusetzen.

Literaturverzeichnis

- Agresti, A. und Coull, B. A. (1998). Approximate Is Better than “Exact” for Interval Estimation of Binomial Proportions. *The American Statistician*, 52(2):119–126.
- Alves, P. L., Magalhães, A. C. N., und Barja, P. R. (2002). The Phenomenon of Photoinhibition of Photosynthesis and Its Importance in Reforestation. *The Botanical Review*, 68(2):193–208.
- Ammer, C. (1996). Impact of Ungulates on Structure and Dynamics of Natural Regeneration of Mixed Mountain Forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88(1):43–53.
- Ammer, C. (2003). Growth and Biomass Partitioning of *Fagus Sylvatica* L. and *Quercus Robur* L. Seedlings in Response to Shading and Small Changes in the R/FR-ratio of Radiation. *Annals of Forest Science*, 60(2):163–171.
- Ammer, C., Stimm, B., und Mosandl, R. (2008). Ontogenetic Variation in the Relative Influence of Light and Belowground Resources on European Beech Seedling Growth. *Tree Physiology*, 28(5):721–728.
- Ammer, C., Vor, T., Knoke, T., und Wagner, S. (2010). *Der Wald-Wild-Konflikt: Analyse Und Lösungsansätze Vor Dem Hintergrund Rechtlicher, Ökologischer Und Ökonomischer Zusammenhänge*, Band 5 in *Göttinger Forstwissenschaften*. Niedersächsische Staats- und Universitätsbibliothek and Univ.-Verl. Göttingen, Göttingen.
- Anderson, R. C. (1994). Height of White-Flowered Trillium (*Trillium Grandiflorum*) as an Index of Deer Browsing Intensity. *Ecological Applications*, 4(1):104–109.
- Andrus, R. A., Hart, S. J., und Veblen, T. T. (2020). Forest Recovery Following Synchronous Outbreaks of Spruce and Western Balsam Bark Beetle Is Slowed by Ungulate Browsing. *Ecology*, 101(5).
- Angelstam, P. und Kuuluvainen, T. (2004). Boreal Forest Disturbance Regimes, Successional Dynamics and Landscape Structures: A European Perspective. *Ecological Bulletins*, 51:117–136.
- Angst, J. K. und Kupferschmid, A. D. (2023). Assessing Browsing Impact in Beech Forests: The Importance of Tree Responses after Browsing. *Diversity*, 15(2):262.
- Annighöfer, P., Seidel, D., Ammer, C., Stephens, S. L., und York, R. A. (2019). Silvicultural Implications from Analyzing Light Induced Height Growth Development of

- Eight North American Juvenile Tree Species in Mixed-Conifer Forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 92(5):616–626.
- Apollonio, M., Andersen, R., und Putman, R., Herausgeber (2010). *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press, Cambridge, UK ; New York.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., und Tabarelli, M. (2017). Multiple Successional Pathways in Human-Modified Tropical Landscapes: New Insights from Forest Succession, Forest Fragmentation and Landscape Ecology Research: Multiple Successional Pathways. *Biological Reviews*, 92(1):326–340.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., und Červenka, J. (2012). Natural Regeneration in Central-European Subalpine Spruce Forests: Which Logs Are Suitable for Seedling Recruitment? *Forest Ecology and Management*, 266:254–262.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., und Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1).
- Bayerische Forstverwaltung (2009). *Anweisung Für Das Stichprobenverfahren Zur Erfassung Der Seltenen Baumarten Und Erstellung Der Revierweisen Aussagen Zur Verbisssituation*. Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, München.
- Bayerische Forstverwaltung (2021). *Anweisung Für Die Erstellung Forstliches Gutachten Zur Situation Der Waldverjüngung 2021*. Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, München.
- Bebre, I., Riebl, H., und Annighöfer, P. (2021). Seedling Growth and Biomass Production under Different Light Availability Levels and Competition Types. *Forests*, 12(10):1376.
- Beck, J. L., Peek, J. M., und Strand, E. K. (2006). Estimates of Elk Summer Range Nutritional Carrying Capacity Constrained by Probabilities of Habitat Selection. *Journal of Wildlife Management*, 70(1):283–294.
- Bergquist, J., Löf, M., und Örlander, G. (2009). Effects of Roe Deer Browsing and Site Preparation on Performance of Planted Broadleaved and Conifer Seedlings When Using Temporary Fences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24(4):308–317.
- Berkowitz, A. R., Canham, C. D., und Kelly, V. R. (1995). Competition vs. Facilitation of Tree Seedling Growth and Survival in Early Successional Communities. *Ecology*, 76(4):1156–1168.
- Beschta, R. L. und Ripple, W. J. (2016). Riparian Vegetation Recovery in Yellowstone: The First Two Decades after Wolf Reintroduction. *Biological Conservation*, 198:93–103.

- Blossey, B., Dávalos, A., und Nuzzo, V. (2017). An Indicator Approach to Capture Impacts of White-Tailed Deer and Other Ungulates in the Presence of Multiple Associated Stressors. *AoB PLANTS*, 9(5).
- Bödeker, K. (2024). Methodenübersicht. BioRender.com/e24j182.
- Bödeker, K., Ammer, C., Knoke, T., und Heurich, M. (2021). Determining Statistically Robust Changes in Ungulate Browsing Pressure as a Basis for Adaptive Wildlife Management. *Forests*, 12(8):1030.
- Bödeker, K., Jordan-Fragstein, C., Vor, T., Ammer, C., und Knoke, T. (2023). Abrupt Height Growth Setbacks Show Overbrowsing of Tree Saplings, Which Can Be Reduced by Raising Deer Harvest. *Scientific Reports*, 13(1):12021.
- Bödeker, K. und Knoke, T. (2021). Wie Bedeutend Ist Wildverbiss Für Den Höhenzuwachs Und Für Die Ökosystemleistungen Unserer Wälder? *Ökojagd*, 4.
- Bonfils, P., Rigling, A., Brändli, U.-B., Brang, P., Forster, B., Engesser, R., Gugerli, F., Junod, P., Müller, R., und Günthardt-Goerg, M. (2015). Die Eiche Im Klimawandel. Zukunftschancen Einer Baumart. *Merkblatt für die Praxis*, 55:1–12.
- Bradshaw, R. H., Hannon, G. E., und Lister, A. M. (2003). A Long-Term Perspective on Ungulate–Vegetation Interactions. *Forest Ecology and Management*, 181(1):267–280.
- Brändle, M. und Brandl, R. (2001). Species Richness of Insects and Mites on Trees: Expanding Southwood. *Journal of Animal Ecology*, 70(3):491–504.
- Breiman, L. (2001). Random Forest. *Machine Learning*, 45(1):5–32.
- Bretz, F., Hothorn, T., und Westfall, P. (2008). Multiple Comparison Procedures in Linear Models. In Brito, P., Herausgeber, *COMPSTAT 2008*, Seiten 423–431. Physica-Verlag HD, Heidelberg.
- Bretz, F., Hothorn, T., und Westfall, P. H. (2011). *Multiple Comparisons Using R*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Burschel, P. (1975). Schalenwildbestände Und Leistungsfähigkeit Des Waldes Als Problem Der Forst-und Holzwirtschaft Aus Der Sicht Des Waldbaus. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 30(11):214–221.
- Carignan, V. und Villard, M.-A. (2002). Selecting Indicator Species to Monitor Ecological Integrity: A Review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 78(1):45–61.
- Carpio, A. J., Apollonio, M., und Acevedo, P. (2021). Wild Ungulate Overabundance in Europe: Contexts, Causes, Monitoring and Management Recommendations. *Mammal Review*, 51(1):95–108.
- CDC (2021). Jahresmittel der Raster der monatlich gemittelten Lufttemperatur (2m) für Deutschland.

- Cederlund, G., Bergqvist, J., Kjellander, P., Gill, R., Gaillard, J., Boisaubert, B., Ballon, P., und Duncan, P. (1998). Managing Roe Deer and Their Impact on the Environment: Maximising the Net Benefits to Society. In *The European Roe Deer: The Biology of Success*, Band 376, Seiten 337–372. Scandinavian university press, Oslo.
- Chevrier, T., Saïd, S., Widmer, O., Hamard, J.-P., Saint-Andrieux, C., und Gaillard, J.-M. (2012). The Oak Browsing Index Correlates Linearly with Roe Deer Density: A New Indicator for Deer Management? *European Journal of Wildlife Research*, 58(1):17–22.
- Christensen, N. L. (2014). An Historical Perspective on Forest Succession and Its Relevance to Ecosystem Restoration and Conservation Practice in North America. *Forest Ecology and Management*, 330:312–322.
- Clasen, C., Griess, V. C., und Knoke, T. (2011). Financial Consequences of Losing Admixed Tree Species: A New Approach to Value Increased Financial Risks by Ungulate Browsing. *Forest Policy and Economics*, 13(6):503–511.
- Clasen, C., Heurich, M., Glaesener, L., Kennel, E., und Knoke, T. (2015). What Factors Affect the Survival of Tree Saplings under Browsing, and How Can a Loss of Admixed Tree Species Be Forecast? *Ecological Modelling*, 305:1–9.
- Clemen, T., Lenfers, U. A., Dybulla, J., Ferreira, S. M., Kiker, G. A., Martens, C., und Scheiter, S. (2021). A Cross-Scale Modeling Framework for Decision Support on Elephant Management in Kruger National Park, South Africa. *Ecological Informatics*, 62:101266.
- Cochran, W. G. (1977). *Sampling Techniques*. Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics. Wiley, New York, 3d ed. Auflage.
- Connell, J. H. (1990). Apparent versus “Real” Competition in Plants. In *Perspectives on Plant Competition*, Seiten 9–26. Academic Press.
- Cromsigt, J. P., Kuijper, D. P., Adam, M., Beschta, R. L., Churski, M., Eycott, A., Kerley, G. I., Mysterud, A., Schmidt, K., und West, K. (2013). Hunting for Fear: Innovating Management of Human-Wildlife Conflicts. *Journal of Applied Ecology*, 50(3):544–549.
- Csilléry, K., Buchmann, N., Brendel, O., Gessler, A., Glauser, A., und Doris Kupferschmid, A. (2022). Recovery of Silver Fir (*Abies Alba* Mill.) Seedlings from Ungulate Browsing Mirrors Soil Nitrogen Availability. *Tree Physiology*, 42(2):273–288.
- Czaplewski, R. L. (2003). Can a Sample of Landsat Sensor Scenes Reliably Estimate the Global Extent of Tropical Deforestation? *International Journal of Remote Sensing*, 24(6):1409–1412.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., Simberloff, D., Swanson, F. J., Stocks, B. J., und Michael Wotton, B. (2001). Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience*, 51(9):723.

- Dănescu, A., Albrecht, A. T., und Bauhus, J. (2016). Structural Diversity Promotes Productivity of Mixed, Uneven-Aged Forests in Southwestern Germany. *Oecologia*, 182(2):319–333.
- D’Aprile, D., Vacchiano, G., Meloni, F., Garbarino, M., Motta, R., Ducoli, V., und Partel, P. (2020). Effects of Twenty Years of Ungulate Browsing on Forest Regeneration at Paneveggio Reserve, Italy. *Forests*, 11(6):612.
- De Jager, N. R., Drohan, P. J., Miranda, B. M., Sturtevant, B. R., Stout, S. L., Royo, A. A., Gustafson, E. J., und Romanski, M. C. (2017). Simulating Ungulate Herbivory across Forest Landscapes: A Browsing Extension for LANDIS-II. *Ecological Modelling*, 350:11–29.
- Decker, D. J. und Connelly, N. A. (1989). Motivations for Deer Hunting: Implications for Antlerless Deer Harvest as a Management Tool. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 17(4):455–463.
- Dieler, J., Uhl, E., Biber, P., Müller, J., Rötzer, T., und Pretzsch, H. (2017). Effect of Forest Stand Management on Species Composition, Structural Diversity, and Productivity in the Temperate Zone of Europe. *European Journal of Forest Research*, 136(4):739–766.
- Donini, V., Corlatti, L., Ferretti, F., Carmignola, G., und Pedrotti, L. (2024). Browsing Intensity as an Index of Ungulate Density across Multiple Spatial Scales. *Ecological Indicators*, 163:112131.
- Drever, C. R. und Lertzman, K. P. (2001). Light-Growth Responses of Coastal Douglas-fir and Western Redcedar Saplings under Different Regimes of Soil Moisture and Nutrients. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(12):2124–2133.
- Duvemo, K. und Lämås, T. (2006). The Influence of Forest Data Quality on Planning Processes in Forestry. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21(4):327–339.
- Duveneck, M. J. und Scheller, R. M. (2015). Climate-suitable Planting as a Strategy for Maintaining Forest Productivity and Functional Diversity. *Ecological Applications*, 25(6):1653–1668.
- Edenius, L. und Ericsson, G. (2015). Effects of Ungulate Browsing on Recruitment of Aspen and Rowan: A Demographic Approach. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Seiten 1–6.
- Efford, M. G. und Fewster, R. M. (2013). Estimating Population Size by Spatially Explicit Capture–Recapture. *Oikos*, 122(6):918–928.
- Eiberle, K. (1975). Ergebnisse Einer Simulation Des Wildverbisses Durch Den Trieb-schnitt. *J For Suisse*.
- Eiberle, K. und Nigg, H. (1987a). Criteria for Permissible Browse Impact on Sycamore Maple (*Acer Pseudoplatanus*) in Mountain Forests. *Experientia*, 43(2):127–133.

- Eiberle, K. und Nigg, H. (1987b). Grundlagen Zur Beurteilung Des Wildverbisses Im Gebirgswald. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 138(9):747–785.
- Ewald, J., Braun, L., Zeppenfeld, T., Jehl, H., und Heurich, M. (2014). Estimating the Distribution of Forage Mass for Ungulates from Vegetation Plots in Bavarian Forest National Park. *Tuexenia*, 34:53–70.
- Ficko, A., Roessiger, J., und Bončina, A. (2016). Can the Use of Continuous Cover Forestry Alone Maintain Silver Fir (*Abies Alba* Mill.) in Central European Mountain Forests? *Forestry*, 89(4):412–421.
- Ficko, A., Roessiger, J., und Bončina, A. (2018). Optimizing Silviculture in Mixed Uneven-Aged Forests to Increase the Recruitment of Browse-Sensitive Tree Species without Intervening in Ungulate Population. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 11(2):227–236.
- Fox, J. und Monette, G. (1992). Generalized Collinearity Diagnostics. *Journal of the American Statistical Association*, 87(417):178–183.
- Fox, J. und Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks CA, 3. Auflage.
- Friedrich, S., Hilmer, T., Chreptun, C., Gosling, E., Jarisch, I., Pretzsch, H., und Knoke, T. (2021). The Cost of Risk Management and Multifunctionality in Forestry: A Simulation Approach for a Case Study Area in Southeast Germany. *European Journal of Forest Research*, 140(5):1127–1146.
- Fujiki, D. und Sakata, H. (2021). Effect of Sika Deer on Forest Recovery after Clear-Cutting Conifer Plantations in Warm Temperate Regions of Western Japan: From a Field Experiment of Deer Exclosure and Planting of *Quercus Acutissima*. *Journal of Forest Research*, 26(5):367–376.
- Gaillard, J.-M., Duncan, P., van Wieren, S. E., Loison, A., Klein, F., und Maillard, D. (2008). Managing Large Herbivores in Theory and Practice: Is the Game the Same for Browsing and Grazing Species. In Heldmaier, G., Jackson, R. B., Lange, O. L., Mooney, H. A., Schulze, E. D., Sommer, U., Caldwell, M. M., Gordon, I. J., und Prins, H. H. T., Herausgeber, *The Ecology of Browsing and Grazing*, Band 195, Seiten 293–307. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., und Brashares, J. S. (2019). Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(4):355–368.
- Genuer, R., Poggi, J.-M., und Tuleau-Malot, C. (2010). Variable Selection Using Random Forests. *Pattern Recognition Letters*, 31(14):2225–2236.
- Gerner, J., Heurich, M., Günther, S., und Schraml, U. (2011). Red Deer at a Crossroads—An Analysis of Communication Strategies Concerning Wildlife Management in the

- ‘Bayerischer Wald’ National Park, Germany. *Journal for Nature Conservation*, 19(5):319–326.
- Gill, R. M. A. (1992a). A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 1. Deer. *Forestry*, 65(2):145–169.
- Gill, R. M. A. (1992b). A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 3. Impact on Trees and Forests. *Forestry*, 65(4):363–388.
- Grundmann, B. M. und Roloff, A. (2009). Use of Forest Tree Species under Climate Change. In *Crop Plant Resistance to Biotic and Abiotic Factors: Current Potential and Future Demands: Proceedings of the International Symposium on Plant Protection and Plant Health in Europe, Held at the Julius Kühn-Institut, in Berlin-Dahlem, Germany, 14-16 May 2009*, Seiten 53–65. DPG Selbstverlag, Braunschweig.
- Grussu, G., Testolin, R., Saulei, S., Farcomeni, A., Yosi, C. K., De Sanctis, M., und Attorre, F. (2016). Optimum Plot and Sample Sizes for Carbon Stock and Biodiversity Estimation in the Lowland Tropical Forests of Papua New Guinea. *Forestry*, 89(2):150–158.
- Hagen, R., Kühl, N., Hanewinkel, M., und Suchant, R. (2021). Number and Height of Unbrowsed Saplings Are More Appropriate than the Proportion of Browsed Saplings for Predicting Silvicultural Regeneration Success. *Annals of Forest Science*, 78(1):21.
- Hahn, C. und Vospernik, S. (2024). Stand-Level Sampling Designs for Bark Stripping Caused by Red Deer (*Cervus Elaphus* L.): Simulation Studies Based on Nine Fully Censused Stands. *European Journal of Forest Research*.
- Harmer, R. (2001). The Effect of Plant Competition and Simulated Summer Browsing by Deer on Tree Regeneration. *Journal of Applied Ecology*, 38(5):1094–1103.
- Hegland, S. J., Rydgren, K., Lilleeng, M. S., Moe, S. R., und Gillespie, M. A. (2021). Junipers Enable Heavily Browsed Rowan Saplings to Escape Ungulates in Boreal Forest. *Forest Ecology and Management*, 500:119651.
- Helluy, M., Gavinet, J., Prévosto, B., und Fernandez, C. (2021). Influence of Light, Water Stress and Shrub Cover on Sapling Survival and Height Growth: The Case of *A. Unedo*, *F. Ornus* and *S. Domestica* under Mediterranean Climate. *European Journal of Forest Research*, 140(3):635–647.
- Heurich, M., Baierl, F., Günther, S., und Sinner, K. F. (2011). Management and Conservation of Large Mammals in the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 17(1):1–18.
- Heurich, M., Brand, T. T. G., Kaandorp, M. Y., Šustr, P., Müller, J., und Reineking, B. (2015). Country, Cover or Protection: What Shapes the Distribution of Red Deer and Roe Deer in the Bohemian Forest Ecosystem? *PloS one*, 10(3):e0120960.

- Heurich, M. und Englmaier, K. H. (2010). The Development of Tree Species Composition in the Rachel–Lusen Region of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 16(3):165–186.
- Heurich, M. und Neufanger, M. (2005). *Die Wälder Des Nationalparks Bayerischer Wald: Ergebnisse Der Waldinventur 2002/2003 Im Geschichtlichen Und Waldökologischen Kontext*, Band 16 in *Nationalpark Bayerischer Wald*. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, Grafenau.
- Heurich, M., Reinelt, A., und Fahse, L. (2001). Waldentwicklung Im Bergwald Nach Windwurf Und Borkenkäferbefall: Die Buchdruckermassenvermehrung Im Nationalpark Bayerischer Wald. *Wissenschaftliche Reihe Bayrischen Staatsforstverwaltung*, 14:9–48.
- Hijmans, R. J. (2021). Raster: Geographic Data Analysis and Modeling.
- Hollister, J., Shah, T., Robitaille, A. L., Beck, M. W., und Johnson, M. (2021). Elevatr: Access Elevation Data from Various APIs.
- Holmström, H., Kallur, H., und Ståhl, G. (2003). Cost-plus-Loss Analyses of Forest Inventory Strategies Based on kNN-assigned Reference Sample Plot Data. *Silva Fennica*, 37(3).
- Holzer, D., Bödeker, K., Rammer, W., und Knoke, T. (2024). Evaluating Dynamic Tree-Species-Shifting and Height Development Caused by Ungulate Browsing in Forest Regeneration Using a Process-Based Modeling Approach. *Ecological Modelling*, 493:110741.
- Horváth, C. V., Kovács, B., Tinya, F., Schadeck Locatelli, J., Németh, C., Crecco, L., Illés, G., Csépanyi, P., und Ódor, P. (2023). A Matter of Size and Shape: Microclimatic Changes Induced by Experimental Gap Openings in a Sessile Oak–Hornbeam Forest. *Science of The Total Environment*, 873:162302.
- Hosmer, D. W., Lemeshow, S., und Sturdivant, R. X. (2013). *Applied Logistic Regression*. Wiley Series in Probability and Statistics. Wiley, 1. Auflage.
- Hothorn, T., Bretz, F., und Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3):346–363.
- Hothorn, T. und Müller, J. (2010). Large-Scale Reduction of Ungulate Browsing by Managed Sport Hunting. *Forest Ecology and Management*, 260(9):1416–1423.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O’Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J., und de Lao, S. L. (1999). Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotropical Forest. *Science*, 283(5401):554–557.
- Husmann, K., von Groß, V., Bödeker, K., Fuchs, J. M., Paul, C., und Knoke, T. (2022). *OPTIMLANDUSE* : A Package for Multiobjective Land-cover Composition Optimization under Uncertainty. *Methods in Ecology and Evolution*, Seiten 2041–210X.14000.

- Janová, J., Hampel, D., Kadlec, J., und Vrška, T. (2022). Motivations behind the Forest Managers' Decision Making about Mixed Forests in the Czech Republic. *Forest Policy and Economics*, 144:102841.
- Jenkins, M. A. und Howard, B. S. (2021). Forest Vegetation Response to White-Tailed Deer Population Reductions in a Large Urban Park. *Natural Areas Journal*, 41(2).
- Johnson, B. L. (1999). The Role of Adaptive Management as an Operational Approach for Resource Management Agencies. *Conservation Ecology*, 3(2).
- Kahlert, J., Fox, A. D., Heldbjerg, H., Asferg, T., und Sunde, P. (2015). Functional Responses of Human Hunters to Their Prey — Why Harvest Statistics May Not Always Reflect Changes in Prey Population Abundance. *Wildlife Biology*, 21(6):294–302.
- Kamler, J., Homolka, M., Barančková, M., und Krojerová-Prokešová, J. (2010). Reduction of Herbivore Density as a Tool for Reduction of Herbivore Browsing on Palatable Tree Species. *European Journal of Forest Research*, 129(2):155–162.
- Kangas, A. S., Horne, P., und Leskinen, P. (2010). Measuring the Value of Information in Multicriteria Decisionmaking. *Forest Science*, 56(6):558–566.
- Kaspar, F., Müller-Westermeier, G., Penda, E., Mächel, H., Zimmermann, K., Kaiser-Weiss, A., und Deutschländer, T. (2013). Monitoring of Climate Change in Germany – Data, Products and Services of Germany's National Climate Data Centre. *Advances in Science and Research*, 10(1):99–106.
- Kennel, E. (1989). Folgerungen Aus Den Ergebnissen Der Verbissinventur in Bayern 1989. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 44:1100–1101.
- Killip, S., Mahfoud, Z., und Pearce, K. (2004). What Is an Intraclass Correlation Coefficient? Crucial Concepts for Primary Care Researchers. *Annals of family medicine*, 2(3):204–208.
- Killmaster, C. H., Osborn, D. A., Warren, R. J., und Miller, K. V. (2007). Deer and Understory Plant Responses to a Large-Scale Herd Reduction on a Georgia State Park. *Natural Areas Journal*, 27(2):161–168.
- Knoke, T. (2019). Entscheidungsorientierte Waldinventuren—Eine Utopie? *AFZ-Der Wald*, 15:21–23.
- Knoke, T., Hothorn, T., Mosandl, R., und Kennel, E. (2008). Verbissgutachten Zeichnen Realistisches Bild. *LWF aktuell*, 62:50–52.
- Knoke, T., Kindu, M., Jarisch, I., Gosling, E., Friedrich, S., Bödeker, K., und Paul, C. (2020). How Considering Multiple Criteria, Uncertainty Scenarios and Biological Interactions May Influence the Optimal Silvicultural Strategy for a Mixed Forest. *Forest Policy and Economics*, 118:102239.

- Knoke, T., Paul, C., Gosling, E., Jarisch, I., Mohr, J., und Seidl, R. (2023). Assessing the Economic Resilience of Different Management Systems to Severe Forest Disturbance. *Environmental and Resource Economics*, 84(2):343–381.
- Kolo, H. und Knoke, T. (2017). Ökosystemleistungen: Nebenprodukt Oder Planungsziele? *AFZ-Der Wald*, 72(19):19–21.
- Kovács, B., Tinya, F., Németh, C., und Ódor, P. (2020). Unfolding the Effects of Different Forestry Treatments on Microclimate in Oak Forests: Results of a 4-yr Experiment. *Ecological Applications*, 30(2):e02043.
- Kremen, C. (1992). Assessing the Indicator Properties of Species Assemblages for Natural Areas Monitoring. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, 2(2):203–217.
- Kučeravá, B., Dobrovolný, L., und Remeš, J. (2012). Responses of Abies Alba Seedlings to Different Site Conditions in Picea Abies Plantations. *Dendrobiology*, 69:49–58.
- Kuijper, D., Cromsigt, J., Churski, M., Adam, B., Jędrzejewska, B., und Jędrzejewski, W. (2009). Do Ungulates Preferentially Feed in Forest Gaps in European Temperate Forest? *Forest Ecology and Management*, 258(7):1528–1535.
- Kuijper, D. P. J., Cromsigt, J. P. G. M., Jędrzejewska, B., Miścicki, S., Churski, M., Jędrzejewski, W., und Kweczlich, I. (2010). Bottom-up versus Top-down Control of Tree Regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Ecology*, 98(4):888–899.
- Kupferschmid, A. D. (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, A. D. und Bugmann, H. (2008). Ungulate Browsing in Winter Reduces the Growth of Fraxinus and Acer Saplings in Subsequent Unbrowsed Years. *Plant Ecology*, 198(1):121–134.
- Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A., und Brang, P. (2019). Quantifying the Relative Influence of Terminal Shoot Browsing by Ungulates on Tree Regeneration. *Forest Ecology and Management*, 446:331–344.
- Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A., und Brang, P. (2020). Ungulate Species and Abundance as Well as Environmental Factors Determine the Probability of Terminal Shoot Browsing on Temperate Forest Trees. *Forests*, 11(7):764.
- Kupferschmid, A. D., Wasem, U., und Bugmann, H. (2014). Light Availability and Ungulate Browsing Determine Growth, Height and Mortality of Abies Alba Saplings. *Forest Ecology and Management*, 318:359–369.

- Larsen, J. B., Angelstam, P., Bauhus, J., Carvalho, J. F., Diaci, J., Dobrowolska, D., Gazda, A., Gustafsson, L., Krumm, F., Knoke, T., Konczal, A., Kuuluvainen, T., Mason, B., Motta, R., Pötzelsberger, E., Rigling, A., und Schuck, A. (2022). Closer-to-Nature Forest Management. From Science to Policy, European Forest Institute.
- Liaw, A. und Wiener, M. (2002). Classification and Regression by randomForest. *R News*, 2(3):18–22.
- Linnell, J. D., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., und Kaltenborn, B. (2020). The Challenges and Opportunities of Coexisting with Wild Ungulates in the Human-Dominated Landscapes of Europe’s Anthropocene. *Biological Conservation*, 244:108500.
- Lorenz, M., Englert, H., und Dieter, M. (2018). The German Forest Strategy 2020: Target Achievement Control Using National Forest Inventory Results. *Annals of Forest Research*, 61(2):129.
- Lüdecke, D. (2018). Ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. *Journal of Open Source Software*, 3(26):772.
- McRoberts, R. E. und Tomppo, E. O. (2007). Remote Sensing Support for National Forest Inventories. *Remote Sensing of Environment*, 110(4):412–419.
- McShea, W. J. (2012). Ecology and Management of White-Tailed Deer in a Changing World: Deer and Eastern Forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249(1):45–56.
- Milner, J. M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csanyi, S., und Stenseth, N. C. (2006). Temporal and Spatial Development of Red Deer Harvesting in Europe: Biological and Cultural Factors. *Journal of Applied Ecology*, 43(4):721–734.
- Molmann, J. A., Junttila, O., Johnsen, O., und Olsen, J. E. (2006). Effects of Red, Far-Red and Blue Light in Maintaining Growth in Latitudinal Populations of Norway Spruce (*Picea Abies*). *Plant, Cell and Environment*, 29(2):166–172.
- Mols, B., Lambers, E., Cromsigt, J. P. G. M., Kuijper, D. P. J., und Smit, C. (2022). Recreation and Hunting Differentially Affect Deer Behaviour and Sapling Performance. *Oikos*, 2022(1):oik.08448.
- Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., und Maillard, D. (2007). Indicators of Ecological Change: New Tools for Managing Populations of Large Herbivores: Ecological Indicators for Large Herbivore Management. *Journal of Applied Ecology*, 44(3):634–643.
- Moser, B., Schütz, M., und Hindenlang, K. E. (2006). Importance of Alternative Food Resources for Browsing by Roe Deer on Deciduous Trees: The Role of Food Availability and Species Quality. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3):248–255.

- Möst, L., Hothorn, T., Müller, J., und Heurich, M. (2015). Creating a Landscape of Management: Unintended Effects on the Variation of Browsing Pressure in a National Park. *Forest Ecology and Management*, 338:46–56.
- Motta, R. (2003). Ungulate Impact on Rowan (*Sorbus Aucuparia* L.) and Norway Spruce (*Picea Abies* (L.) Karst.) Height Structure in Mountain Forests in the Eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):139–150.
- Myking, T., Solberg, E. J., Austrheim, G., Speed, J. D. M., Böhler, F., Astrup, R., und Eriksen, R. (2013). Browsing of Sallow (*Salix Caprea* L.) and Rowan (*Sorbus Aucuparia* L.) in the Context of Life History Strategies: A Literature Review. *European Journal of Forest Research*, 132(3):399–409.
- Mysterud, A., Meisingset, E. L., Veiberg, V., Langvatn, R., Solberg, E. J., Loe, L. E., und Stenseth, N. C. (2007). Monitoring Population Size of Red Deer *Cervus Elaphus*: An Evaluation of Two Types of Census Data from Norway. *Wildlife Biology*, 13(3):285–298.
- Nabuurs, G.-J., Verkerk, P. J., Schelhaas, M., González-Olabarria, JR., Trasobares, A., und Cienfiala, E. (2018). *Climate-Smart Forestry: Mitigation Impact in Three European Regions*, Band 6. European Forest Institute.
- Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (2017). *Jahresbericht 2017*. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, Grafenau.
- Nichols, J. und Williams, B. (2006). Monitoring for Conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(12):668–673.
- Nykytiuk, P. (2020). Phytoindication: Basic Diagnostic Characteristics and Approaches. *Danish Scientific Journal*, 35:5–9.
- Odum, E. P. (1969). The Strategy of Ecosystem Development: An Understanding of Ecological Succession Provides a Basis for Resolving Man’s Conflict with Nature. *Science*, 164(3877):262–270.
- Oeser, J., Heurich, M., Senf, C., Pflugmacher, D., und Kuemmerle, T. (2021). Satellite-based Habitat Monitoring Reveals Long-term Dynamics of Deer Habitat in Response to Forest Disturbances. *Ecological Applications*, 31(3):e2269.
- Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N. J., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C. D. L., Petchey, O. L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K. B., Mace, G. M., Martín-López, B., Woodcock, B. A., und Bullock, J. M. (2015). Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(11):673–684.
- Orman, O., Wrzesiński, P., Dobrowolska, D., und Szewczyk, J. (2021). Regeneration Growth and Crown Architecture of European Beech and Silver Fir Depend on Gap Characteristics and Light Gradient in the Mixed Montane Old-Growth Stands. *Forest Ecology and Management*, 482:118866.

- Paganová, V., Maceková, M., und Bakay, L. (2015). A Quantitative Analysis of Dendrometric Data on *Sorbus Domestica* L. Phenotypes for Urban Greenery. *Urban Forestry & Urban Greening*, 14(3):599–606.
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R. J., McInnes, P. F., und Cohen, Y. (1993). Moose Browsing and Soil Fertility in the Boreal Forests of Isle Royale National Park. *Ecology*, 74(2):467–480.
- Perkins, N. J. und Schisterman, E. F. (2006). The Inconsistency of “Optimal” Cutpoints Obtained Using Two Criteria Based on the Receiver Operating Characteristic Curve. *American Journal of Epidemiology*, 163(7):670–675.
- Pierson, T. G. und deCalesta, D. S. (2015). Methodology for Estimating Deer Browsing Impact. *Human-Wildlife Interactions*, 9(1):67–77.
- Pukkala, T. (2018). Effect of Species Composition on Ecosystem Services in European Boreal Forest. *Journal of Forestry Research*, 29(2):261–272.
- Ramirez, J. I., Jansen, P. A., Den Ouden, J., Goudzwaard, L., und Poorter, L. (2019). Long-Term Effects of Wild Ungulates on the Structure, Composition and Succession of Temperate Forests. *Forest Ecology and Management*, 432:478–488.
- Ramirez, J. I., Poorter, L., Jansen, P. A., Den Ouden, J., Siewert, M., und Olofsson, J. (2023). Top-down and Bottom-up Forces Explain Patch Utilization by Two Deer Species and Forest Recruitment. *Oecologia*, 201(1):229–240.
- Reimoser, F. und Gossow, H. (1996). Impact of Ungulates on Forest Vegetation and Its Dependence on the Silvicultural System. *Forest Ecology and Management*, 88(1-2):107–119.
- Richardson, S., Mill, A. C., Davis, D., Jam, D., und Ward, A. I. (2020). A Systematic Review of Adaptive Wildlife Management for the Control of Invasive, Non-native Mammals, and Other Human–Wildlife Conflicts. *Mammal Review*, 50(2):147–156.
- Ridout, M. S. und Linkie, M. (2009). Estimating Overlap of Daily Activity Patterns from Camera Trap Data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3):322–337.
- Ripple, W. J. und Beschta, R. L. (2012). Trophic Cascades in Yellowstone: The First 15years after Wolf Reintroduction. *Biological Conservation*, 145(1):205–213.
- Ristl, R., Götte, H., Schüler, A., Posch, M., und König, F. (2024). Simultaneous Inference Procedures for the Comparison of Multiple Characteristics of Two Survival Functions. *Statistical Methods in Medical Research*, 33(4):589–610.
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J.-C., und Müller, M. (2011). pROC: An Open-Source Package for R and S+ to Analyze and Compare ROC Curves. *BMC Bioinformatics*, 12:77.

- Roessiger, J., Griess, V. C., Härtl, F., Clasen, C., und Knoke, T. (2013). How Economic Performance of a Stand Increases Due to Decreased Failure Risk Associated with the Admixing of Species. *Ecological Modelling*, 255:58–69.
- Rothkegel, W., Ruppert, O., und Klemmt, H.-J. (2020). Pionierbaumarten Im Klimawandel – Standörtliche Und Waldbauliche Aspekte. *LWF aktuell*, 4:20–23.
- Royo, A. A. und Carson, W. P. (2006). On the Formation of Dense Understory Layers in Forests Worldwide: Consequences and Implications for Forest Dynamics, Biodiversity, and Succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6):1345–1362.
- Royo, A. A., Kramer, D. W., Miller, K. V., Nibbelink, N. P., und Stout, S. L. (2016). The Canary in the Coal Mine: Sprouts as a Rapid Indicator of Browse Impact in Managed Forests. *Ecological Indicators*, 69:269–275.
- Rozman, A., Diaci, J., Krese, A., Fidej, G., und Rozenbergar, D. (2015). Forest Regeneration Dynamics Following Bark Beetle Outbreak in Norway Spruce Stands: Influence of Meso-Relief, Forest Edge Distance and Deer Browsing. *Forest Ecology and Management*, 353:196–207.
- Rüegg, D. und Nigg, H. (2003). Mehrstufige Verjüngungskontrollen Und Grenzwerte Für Die Verbissintensität | Comparative Regeneration Control and Limiting Value of Browsing Damage Intensity. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 154(8):314–321.
- Saabas, A. (2014). Selecting Good Features – Part III: Random Forests.
- Schmid, U., Bigler, C., Frehner, M., und Bugmann, H. (2021). Abiotic and Biotic Determinants of Height Growth of Picea Abies Regeneration in Small Forest Gaps in the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 490:119076.
- Schneider, S., Vor, T., Kolo, H., und von der Goltz, H. (2017). BioWild-Projekt – Auswahl Geeigneter Weisergatter-Standorte. *AFZ-Der Wald*, 11:52–55.
- Schwegmann, S., Mörsdorf, M., Bhardwaj, M., und Storch, I. (2023). Effects of Understory Characteristics on Browsing Patterns of Roe Deer in Central European Mountain Forests. *Ecology and Evolution*, 13(8):e10431.
- Schweiger, J. und Sterba, H. (1997). A Model Describing Natural Regeneration Recruitment of Norway Spruce (Picea Abies (L.) Karst.) in Austria. *Forest Ecology and Management*, 97(2):107–118.
- Seagle, S. W. und Liang, S.-Y. (2001). Application of a Forest Gap Model for Prediction of Browsing Effects on Riparian Forest Succession. *Ecological Modelling*, 144(2-3):213–229.
- Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M., und Kautz, M. (2015). Small Beetle, Large-Scale Drivers: How Regional and Landscape Factors Affect Outbreaks of the European Spruce Bark Beetle. *The Journal of applied ecology*, 53(2):530–540.

- Seidl, R., Rammer, W., Scheller, R. M., und Spies, T. A. (2012). An Individual-Based Process Model to Simulate Landscape-Scale Forest Ecosystem Dynamics. *Ecological Modelling*, 231:87–100.
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A., und Reyer, C. P. O. (2017). Forest Disturbances under Climate Change. *Nature Climate Change*, 7(6):395–402.
- Senf, C. und Seidl, R. (2022). Post-disturbance Canopy Recovery and the Resilience of Europe’s Forests. *Global Ecology and Biogeography*, 31(1):25–36.
- Senn, J. und Suter, W. (2003). Ungulate Browsing on Silver Fir (*Abies Alba*) in the Swiss Alps: Beliefs in Search of Supporting Data. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2):151–164.
- Simard, M. A., Dussault, C., Huot, J., und Côté, S. D. (2013). Is Hunting an Effective Tool to Control Overabundant Deer? A Test Using an Experimental Approach. *The Journal of Wildlife Management*, 77(2):254–269.
- Sokal, Robert. und Oden, N. (1978). Spatial Autocorrelation in Biology: 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 10(2):199–228.
- Sommerfeld, A., Rammer, W., Heurich, M., Hilmers, T., Müller, J., und Seidl, R. (2020). Do Bark Beetle Outbreaks Amplify or Dampen Future Bark Beetle Disturbances in Central Europe? *Journal of Ecology*, Seiten 1365–2745.13502.
- Stalling, H. (1987). *Untersuchungen Zur Spät- Und Postglazialen Vegetationsgeschichte Im Bayerischen Wald*. Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen.
- Staupendahl, K. (1997). Ein Neues Stichprobenverfahren Zur Erfassung Und Beschreibung von Naturverjüngung. *Grüne Reihe*, 24(9):97.
- Stockmann, J., Franz, K., Seintsch, B., und Neitzel, C. (2024). Factors Explaining the Willingness of Small-Scale Private Forest Owners to Engage in Forestry—A German Case Study. *Forests*, 15(2):319.
- Terborgh, J. (2001). Ecological Meltdown in Predator-Free Forest Fragments. *Science*, 294(5548):1923–1926.
- Thom, D. (2023). Natural Disturbances as Drivers of Tipping Points in Forest Ecosystems under Climate Change – Implications for Adaptive Management. *Forestry*, 96(3):305–315.
- Thom, D., Ammer, C., Annighöfer, P., Aszalós, R., Dittrich, S., Hagge, J., Keeton, W. S., Kovacs, B., Krautkrämer, O., Müller, J., von Oheimb, G., und Seidl, R. (2022). Regeneration in European Beech Forests after Drought: The Effects of Microclimate, Deadwood and Browsing. *European Journal of Forest Research*.

- Thonfeld, F., Gessner, U., Holzwarth, S., Kriese, J., Da Ponte, E., Huth, J., und Kuenzer, C. (2022). A First Assessment of Canopy Cover Loss in Germany's Forests after the 2018–2020 Drought Years. *Remote Sensing*, 14(3):562.
- Thünen-Institut (2012). Waldfläche (Gemäß Standflächenanteil) [Ha] Nach Land Und Baumaltersklasse (Rechnerischer Reinbestand).
- Tiebel, K., Huth, F., und Wagner, S. (2018). Soil Seed Banks of Pioneer Tree Species in European Temperate Forests: A Review. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 11(1):48–57.
- Topping, C. J., Hansen, T. S., Jensen, T. S., Jepsen, J. U., Nikolajsen, F., und Odderskær, P. (2003). ALMaSS, an Agent-Based Model for Animals in Temperate European Landscapes. *Ecological Modelling*, 167(1-2):65–82.
- Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., und Torres, R. T. (2020). Overabundant Wild Ungulate Populations in Europe: Management with Consideration of Socio-ecological Consequences. *Mammal Review*, 50(4):353–366.
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Deis, M. H., Oeser, J., Kuijper, D. P. J., und Heurich, M. (2022). Humans Rather than Eurasian Lynx Shape Ungulate Browsing Patterns in a Temperate Forest. *Ecosphere*, 13(2).
- van der Knaap, W. O., van Leeuwen, J. F. N., Fahse, L., Szidat, S., Studer, T., Baumann, J., Heurich, M., und Tinner, W. (2020). Vegetation and Disturbance History of the Bavarian Forest National Park, Germany. *Vegetation History and Archaeobotany*, 29(2):277–295.
- Vandenbergh, C., Freléchoux, F., und Buttler, A. (2008). The Influence of Competition from Herbaceous Vegetation and Shade on Simulated Browsing Tolerance of Coniferous and Deciduous Saplings. *Oikos*, 117(3):415–423.
- Vavra, M., Parks, C. G., und Wisdom, M. J. (2007). Biodiversity, Exotic Plant Species, and Herbivory: The Good, the Bad, and the Ungulate. *Forest Ecology and Management*, 246(1):66–72.
- von Gadow, K. (2005). *Forsteinrichtung: Analyse und Entwurf der Waldentwicklung*. Universitätsdrucke. Univ.-Verl. Göttingen, Göttingen.
- Wallgren, M., Bergström, R., Bergqvist, G., und Olsson, M. (2013). Spatial Distribution of Browsing and Tree Damage by Moose in Young Pine Forests, with Implications for the Forest Industry. *Forest Ecology and Management*, 305:229–238.
- Walters, M. B., Farinosi, E. J., und Willis, J. L. (2020). Deer Browsing and Shrub Competition Set Sapling Recruitment Height and Interact with Light to Shape Recruitment Niches for Temperate Forest Tree Species. *Forest Ecology and Management*, 467:118134.

- Wermelinger, B. (2004). Ecology and Management of the Spruce Bark Beetle Ips Typographus—a Review of Recent Research. *Forest Ecology and Management*, 202(1-3):67–82.
- Westfall, J. A. und McWilliams, W. H. (2012). Detecting Change in Advance Tree Regeneration Using Forest Inventory Data: The Implications of Type II Error. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184(9):5601–5611.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemond, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., und Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43):1686.
- Williams, B. K., Nichols, J. D., und Conroy, M. J. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations*. Elsevier Science, Burlington.
- Williams, B. K., Szaro, R. C., und Shapiro, C. D. (2009). Adaptive Management: The US Department of the Interior Technical Guide. Technischer bericht, US Department of the Interior.
- Wilmschurst, J. F. und Fryxell, J. M. (1995). Patch Selection by Red Deer in Relation to Energy and Protein Intake: A Re-Evaluation of Langvatn and Hanley’s (1993) Results. *Oecologia*, 104(3):297–300.
- Wilson, M. F. J., O’Connell, B., Brown, C., Guinan, J. C., und Grehan, A. J. (2007). Multiscale Terrain Analysis of Multibeam Bathymetry Data for Habitat Mapping on the Continental Slope. *Marine Geodesy*, 30(1-2):3–35.
- WMO (2011). *General Meteorological Standards and Recommended Practices*, Band 1 in *Technical Regulations: Basic Documents*. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland, updated 2012. Auflage.
- Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., und García, D. (2001). Effect of Browsing by Ungulates on Sapling Growth of Scots Pine in a Mediterranean Environment: Consequences for Forest Regeneration. *Forest Ecology and Management*, 144(1-3):33–42.
- Zilliox, C. und Gosselin, F. (2014). Tree Species Diversity and Abundance as Indicators of Understory Diversity in French Mountain Forests: Variations of the Relationship in Geographical and Ecological Space. *Forest Ecology and Management*, 321:105–116.

Publikationsliste

Während der Promotion sind folgende Publikationen erarbeitet worden:

Referiert

- **Bödeker, K.**, Ammer, C., Knoke, T., und Heurich, M. (2021). Determining Statistically Robust Changes in Ungulate Browsing Pressure as a Basis for Adaptive Wildlife Management. *Forests*, 12(8), 1030.
- **Bödeker, K.**, Jordan-Fragstein, C., Vor, T., Ammer, C., und Knoke, T. (2023). Abrupt Height Growth Setbacks Show Overbrowsing of Tree Saplings, Which Can Be Reduced by Raising Deer Harvest. *Scientific Reports*, 13(1):12021.
- Henrich, M., Franke, F., Tomáš Peterka, **Bödeker, K.**, Červenka, J., Ebert, C., Franke, U., Zenáhlíková, J., Starý, M., Peters, W., und Heurich, M. (2021). Future perspectives for the monitoring of red deer populations -a case study of a transboundary population in the Bohemian Forest ecosystem. *Silva Gabreta*, 27, 161–192.
- Holzer, D., **Bödeker, K.**, Rammer, W., und Knoke, T. (2024). Evaluating dynamic tree-species-shifting and height development caused by ungulate browsing in forest regeneration using a process-based modeling approach. *Ecological Modelling*, 493, 110741.
- Husmann, K.¹, von Groß, V.¹, **Bödeker, K.**¹, Fuchs, J. M., Paul, C., und Knoke, T. (2022). optimLanduse : A package for multiobjective land-cover composition optimization under uncertainty. *Methods in Ecology and Evolution*, 2041-210X.14000.
- Husmann, K., von Groß, V., Fuchs, J., und **Bödeker, K.** (2021). optimLanduse: Robust land-use optimization.²
Software: <https://CRAN.R-project.org/package=optimLanduse>
- Janová, J., **Bödeker, K.**, Bingham, L., Kindu, M., und Knoke, T. (2024). The role of validation in optimization models for forest management. *Annals of Forest Science*, 81(1), 19.

¹Geteilte Erstautorenschaft

²Das Softwarepaket selbst.

- Jarisch, I., **Bödeker, K.**, Bingham, L. R., Friedrich, S., Kindu, M., und Knoke, T. (2022). The influence of discounting ecosystem services in robust multi-objective optimization – An application to a forestry-avocado land-use portfolio. *Forest Policy and Economics*, 141, 102761.
- Knoke, T., Kindu, M., Jarisch, I., Gosling, E., Friedrich, S., **Bödeker, K.**, und Paul, C. (2020). How considering multiple criteria, uncertainty scenarios and biological interactions may influence the optimal silvicultural strategy for a mixed forest. *Forest Policy and Economics*, 118, 102239.
- Labarre, C., Domec, J.-C., Andes-Domenech, P., **Bödeker, K.**, Bingham, L., Loustau, D. (unveröffentlicht, under review). Improving Forest Decision-Making through Complex System Representation: A Viability Theory Perspective. *Forest Ecosystems*.

Nicht-referiert

- **Bödeker, K.**, und Knoke, T. (2020). Auswirkungen einer eingeschränkten Baumartenvielfalt. *AFZ-Der Wald*, 23, 39–41.
- **Bödeker, K.**, und Knoke, T. (2021). Wie bedeutend ist Wildverbiss für den Höhenzuwachs und für die Ökosystemleistungen unserer Wälder? *Ökojagd*, 4.
- **Bödeker, K.**, Ammer, C., und Knoke, T. (2024). Verjüngungsinventuren. *AFZ-Der Wald*, 3, 34–37.
- Döllner, M., **Bödeker, K.**, und Kienlein, S. „Ein virtuelles Labor (nicht nur) für die Forstwissenschaft.“ *AFZ-Der Wald* 19 (2021): 20-23.
- Fibich, J., Jarisch, I., **Bödeker, K.**, und Knoke, T. (2024). Zur zukünftigen Rolle naturnaher Bestandestypen in Waldlandschaften. *AFZ-Der Wald*, 17, 21–25.
- Friedrich, S., **Bödeker, K.**, und Knoke, T. (2020). Der Wert und Preis von Mischwäldern. *AFZ-Der Wald*, 17, 1–5.
- Holzer, D., Fibich, J., Rammer, W., **Bödeker, K.**, und Knoke, T. (2024). Dynamische Waldentwicklung bei verschiedenen Verbissintensitäten. *AFZ-Der Wald*, 17, 21–25.
- Knoke, T., Ertsey, C., **Bödeker, K.**, und Friedrich, S. (2019). Einfluss überhöhter Wildbestände auf das Waldvermögen. *AFZ-Der Wald*, 21, 26–30.

Danksagung

Zunächst möchte ich mich bei meinen Betreuern Thomas Knoke und Christian Ammer für die hervorragende Unterstützung und Begleitung meiner Dissertation bedanken. Euer Feedback und die bereichernden Diskussionen haben maßgeblich dazu beigetragen, einen roten Faden in meine Arbeit zu bekommen und somit meinen Platz in der Forstwissenschaft zu finden. Ob spontan in der Mittagspause oder kurzfristig anberaunt, Thomas ist immer für einen da. Danken möchte ich auch für die zahlreichen inspirierenden Möglichkeiten, mich in die Lehre und die internationalen Kooperationen des Fachgebietes einzubringen, sowie für Deine intensiven und erfolgreichen Bemühungen, Drittmittel für Folgeprojekte einzuwerben. Der Familie Ammer, die mich seit meiner Bachelorarbeit begleitet hat, insbesondere Christian, möchte ich für die erfolgreiche und stets herzliche Zusammenarbeit sowie die nahtlose Vermittlung an die TU München nach meiner Masterarbeit danken. Ich danke auch Peter Annighöfer als meinem Drittprüfer und Philipp Benz als Vorsitzender meines Prüfungsausschusses.

Mein Dank gilt außerdem dem gesamten IFM Team für eine familiäre und unterstützende Arbeitsatmosphäre und den vielen schönen gemeinsamen Erinnerungen. Herzlichen Dank auch an Torsten Vor, Claudia Jordan-Fragstein, Michael Müller und Hans von der Goltz. Als Projektpartner, die über die intensiven Jahre von BioWild/WiWaldI zu Freunden wurden, war es mir eine Freude, auch bei Gegenwind unsere wissenschaftlichen Erkenntnisse zum „Wald-Wild-Konflikt“ in die Praxis zu tragen. Den übrigen Beteiligten an diesen Projekten, die u.a. Daten erhoben, Veranstaltungen organisiert oder einem den Rücken freigehalten haben, sei an dieser Stelle herzlich gedankt. Dem Nationalpark Bayerischer Wald, insbesondere Marco Heurich, danke ich für die Daten und die anregende Zusammenarbeit.

Dank gilt zudem dem Bundesamt für Naturschutz für die Förderung des Projektes BioWild im Rahmen des Bundesprogramms „Biologische Vielfalt“ und der Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. für die Förderung des Projektes WiWaldI.

Das Schreiben einer Doktorarbeit kann zuweilen einer emotionalen Achterbahnfahrt gleichen. Deshalb ist nicht nur der fachliche, sondern auch der familiäre und freundschaftliche Rückhalt für das Gelingen der Arbeit entscheidend. Mein herzlichster Dank gilt daher meinen Eltern und meinem Bruder, die immer ein offenes Ohr für mich hatten und mich seit Kindertagen dazu inspiriert haben, den Dingen auf den Grund zu gehen. Außerdem möchte ich mich beim „Stemweder Kreis“ bedanken, der eine wichtige Stütze für mich ist und mit dem ich unzählige tolle Erinnerungen teile. Mein letzter Dank geht an den wichtigsten Menschen in meinem Leben: Zuzi hat mich bei allen Herausforderungen der Promotion begleitet und steht mir mit Rat und Tat stets zur Seite.

Abschließend möchte ich an dieser Stelle meines verstorbenen Kollegen Horst Kolo gedenken, den ich leider nur aus Erzählungen kennenlernen konnte.

Addendum

Bödeker et al., 2021

Bödeker, K., Ammer, C., Knoke, T., und Heurich, M. (2021). Determining Statistically Robust Changes in Ungulate Browsing Pressure as a Basis for Adaptive Wildlife Management. *Forests*, 12(8):1030.

MDPI verlangt von den Autoren keine formelle Genehmigung für die Wiederverwendung eines Artikels in einer Dissertation. Diese Publikation ist lizenziert unter der Creative Commons Attribution 4.0 International License:

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Die individuellen Leistungsbeträge der Autoren finden sich auf Seite 15 der Publikation.

Article

Determining Statistically Robust Changes in Ungulate Browsing Pressure as a Basis for Adaptive Wildlife Management

Kai Bödeker ^{1,*} , Christian Ammer ^{2,3} , Thomas Knoke ¹  and Marco Heurich ^{4,5,6} 

¹ Institute of Forest Management, TUM School of Life Sciences Weihenstephan, Department of Life Science Systems, Technical University of Munich, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Germany; knoke@tum.de

² Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, University of Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany; christian.ammer@forst.uni-goettingen.de

³ Centre of Biodiversity and Sustainable Land Use (CBL), University of Göttingen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen, Germany

⁴ Department of Visitor Management and National Park Monitoring, Head Bavarian Forest National Park, Freyunger Straße 2, 94481 Grafenau, Germany; marco.heurich@npv-bw.bayern.de

⁵ Faculty of Environment and Natural Resources, University of Freiburg, Tennenbacher Straße 4, 79106 Freiburg, Germany

⁶ Institute for Forest and Wildlife Management, Campus Evenstad, Inland Norway University of Applied Science, NO-2480 Koppang, Norway

* Correspondence: kai.boedeker@tum.de; Tel.: +49-8161-71-4907



Citation: Bödeker, K.; Ammer, C.; Knoke, T.; Heurich, M. Determining Statistically Robust Changes in Ungulate Browsing Pressure as a Basis for Adaptive Wildlife Management. *Forests* **2021**, *12*, 1030. <https://doi.org/10.3390/f12081030>

Academic Editors: Cate Macinnis-Ng and Todd S. Fredericksen

Received: 12 May 2021

Accepted: 27 July 2021

Published: 3 August 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Abstract: Ungulate browsing has a major impact on the composition and structure of forests. Repeatedly conducted, large-scale regeneration inventories can monitor the extent of browsing pressure and its impacts on forest regeneration development. Based on the respective results, the necessity and extent of wildlife management activities such as hunting, fencing, etc., can be identified at a landscape scale. However, such inventories have rarely been integrated into wildlife management decision making. In this article, we evaluate a regeneration inventory method which was carried out in the Bavarian Forest National Park between 2007 and 2018. We predict the browsing impact by calculating browsing probabilities using a logistic mixed effect model. To provide wildlife managers with feedback on their activities, we developed a test which can assess significant changes in browsing probability between different inventory periods. To find the minimum observable browsing probability change, we simulated ungulate browsing based on the data of a potential browsing indicator species (*Sorbus aucuparia*) in the National Park. *Sorbus aucuparia* is evenly distributed, commonly found, selectively browsed and meets the ecosystem development objectives in our study area. We were able to verify a browsing probability change down to ± 5 percentage points with a sample size of about 1,000 observations per inventory run. In view of the size of the National Park and the annual fluctuations in browsing pressure, this estimation accuracy seems sufficient. In seeking the maximal cost-efficiency, we were able to reduce this sample size in a sensitivity analysis by about two thirds without severe loss of information for wildlife management. Based on our findings, the presented inventory method combined with our evaluation tool has the potential to be a robust and efficient instrument to assess the impact of herbivores that are in the National Park and other regions.

Keywords: ungulates; browsing; browsing probability; sensitivity analysis; mixed effect model; regeneration; change; inventory; adaptive wildlife management; sample size

1. Introduction

One of the most important processes in terrestrial ecosystems is the interaction between herbivores and vegetation [1]. Herbivores can influence vegetation at the individual, population and landscape scales [2–6]. In particular, large herbivore species such as ungu-

lates (Ungulata) are influential driving forces that determine the structure, composition and development of terrestrial ecosystems [3,4,7–9].

The continuously rising impact of humans on natural ecosystems and the extermination of predators in Europe over the past 5000 years has reduced predation pressure on ungulates [10–14]. High ungulate densities and the resulting browsing impact on vegetation are fueling a serious debate in the forestry sector and in academia [7,8,15–19]. Extensive browsing by ungulates reduces plant biomass [20]. Biomass reduction is strongly linked with a reduced vitality of the browsed seedling, which decreases its growth and competitive strength [21–24]. Gill [20] and Kuijper et al. [24] found a strong relationship between ungulate density, browsing incidence and regeneration success. Selective browsing on forest regeneration of palatable species that is driven by their vitality and nutrient content can significantly reduce their share in future forest generations [3,8,25–27]. Not only are the plants affected by browsing, but animals may also be affected indirectly by the loss of certain host tree species [2,7,15,28,29]. Even substantial changes in soil chemistry due to high ungulate populations have been reported [30–32]. This poses major problems for forest and wildlife managers in terms of conserving the multi-functionality of forest ecosystems (e.g., carbon sequestration or preserving high levels of biodiversity) [6,15,21,33–35]. Forest ecosystems with a heterogeneous structure and tree species mixture are more capable of mitigating the risks of increasingly frequent large-scale ecosystem disturbances caused by climate change [34,36–41]. Thus, they can better meet their multi-functional demands [34,35].

Large predators are mostly absent in the multi-use landscapes of Central Europe [4,6]. Ungulate populations can often only be regulated by hunting [4,6,42] or costly habitat-restricting protective measures, such as fencing, which can render the investment of establishing young trees unprofitable [15,41]. In managed forests, economic interests are often of special importance and browsing is mainly seen as a financial loss [41,43,44]. Inside protected areas, such as in our study site, the primary objectives are to restore or preserve natural processes, as well as to promote species conservation [45]. Therefore, ungulate browsing is not necessarily categorized as positive or negative, but it is monitored for research purposes and to attain these objectives [46,47]. Despite the different foci in managed and unmanaged forests, their managers need accurate information about the ungulate populations and their effects on the ecosystem so that they can adapt to a changing browsing impact [48–50].

Since quantifying browsing marks of ungulates on forest regeneration is more efficient than counting free ranging animals, and provides a higher information value of the ungulate impact on vegetation, this method is commonly used to assess ungulate browsing in forestry studies [6,51–54]. However, the correct method to measure ungulate impact is still under debate (e.g., [26,53,55–57]). While local scattered measurements such as wildlife enclosures are often used [8,53], periodic and systematic large-scale regeneration inventories are still rare due to their time-intensive and costly nature [6,52,58,59].

Regularly conducted browsing inventories serve as a monitoring and planning tool for adaptive wildlife management. Browsing impact is usually depicted by using a relative scale (e.g., [22,56]), such as the browsing percentage or intensity. Browsing intensity describes the relation of seedlings that have been browsed on their leader shoot to the total observations [23]. In contrast to defining fixed stem numbers which should survive the juvenile stage of plant growth (e.g., [36,60–62]), relative values provide an easily assessed temporal reference point (time of inventory) independent of the regeneration density [56]. The browsing intensity became increasingly favored with the rising popularity of continuous cover forestry and natural regeneration; fixed stem numbers could not do justice to the increasing diversity of forest types and the ongoing succession of regeneration [56]. Moreover, browsing has a lasting negative effect on the height development of seedlings [3]. The time a seedling remains at a browsable height is decisive for the frequency a seedling can be browsed and, therefore, the probability of its death [63,64]. Periodically assessing the browsing intensity, therefore, provides information about the frequency and temporal

change of browsing and, consequently, the expected mortality of the seedlings. In view of these correlations, Eiberle and Nigg [65] developed thresholds for permitted browsing intensity for common tree species in Swiss mountain forests. In general, these thresholds correspond to the previous average browsing intensity of a species within a height class in ungulate reach and the time that the seedlings take to cross this height class [17,60,65,66]. If the annually determined browsing intensity is exceeded on a long-term basis, the survival of this species is no longer assured. Shifts in the tree species composition in the subsequent stand can then be expected. Therefore, a time series analysis on browsing intensity, in alignment with browsing thresholds, indicates whether current wildlife management strategies have been successful according to set objectives (control function). Furthermore, they allow forecasting of the browsing development in the near future (planning function) [67,68]. Moreover, the continuous flow of information sensitizes the adaptive management about their impact, which mitigates the uncertainty of their future actions [48–50,69]. Nonetheless, according to Eibeles and Nigg, “An undifferentiated assessment of browsing damage without checking its accuracy [...] can easily lead to wrong conclusions” [65] (p. 776). The importance of this statement becomes especially clear in conditions with very low stem numbers or, rather, sample size. The browsing intensity does not provide confidence intervals to validate the quality and the descriptive power of the browsing information. In summary, large-scale forest regeneration inventories have the potential to draw statistically robust landscape-scaled results of ungulate impact. National forest inventories, such as those described by Polley [70] or McWilliams et al. [71], take forest regeneration into account. However, either their temporal and/or spatial resolution are insufficient to allow wildlife management decisions to be made at a landscape or enterprise scale. With the exception of the inventory presented in this study, there is, to the best of our knowledge, no large-scale repeatedly executed regeneration inventory for monitoring landscape-scaled or enterprise-scaled ungulate impact. There also does not appear to be an instrument for displaying the inventory’s accuracy.

The objective of this study is to identify a method for drawing statistically sound landscape-scaled wildlife management decisions based on large-scale regeneration inventories. The main focus will be on how inventory results can be placed into context with previous inventories to allow wildlife managers to adapt. We develop our statistical method in the context of the large-scale regeneration inventory applied in the Bavarian Forest National Park. Moreover, to be accepted and trusted by as many stakeholders as possible, we evaluate the inventory method applied in our study area. For the evaluation, we want to consider multiple aspects: First, the regeneration inventory method must be able to fulfill the inventory’s purpose. Second, the implementation effort should be cost efficient [56,72]. A key factor in achieving a high level of cost-efficiency is having an optimal sample size to meet the inventory’s purpose [73–77]. Third, the inventory design and data structure must be conceived in a comprehensible manner so that its results are independently reproducible to ensure comparability with other assessments [56]. It must also be repeatable so that trends can be identified through follow-up assessments to guarantee success controls [56]. To achieve our goals, we want to address the following questions:

- (i) How can the variability of browsing impact and its change over time be predicted and tested for statistical significance?
- (ii) Can the sample size of the established regeneration inventory be reduced and still serve wildlife managers as a valuable information source?
- (iii) What is the minimum observable significant change with respect to browsing impact in the Bavarian Forest National Park in applying its current forest inventory method?

2. Methods

2.1. Study Area

The data used in this analysis is based on a long term forest regeneration inventory in the Bavarian Forest National Park (BFNP). The national park covers 24,222 ha and connects with the adjacent Šumava National Park (68,064 ha) in Czech Republic to form

the largest cohesive forest area in Central Europe—the Bohemian Forest Ecosystem [37,78]. Characterized by mountainous temperate forest ecosystems with Norway spruce (*Picea abies*) and European beech (*Fagus sylvatica*) as the most common tree species, the national park (NP) was established in 1970 and extended in 1997 [37]. The delayed amendment divides the BFNP into two large administrative zones: The “Rachel-Lusen” region (RLG), the initial area at establishment of the BFNP and the 10,903 ha large “Falkenstein-Rachel” region (FRG), which was used for forestry until 1997.

Despite anthropogenic influences on BFNP forests, forest communities are zoned by interactions of various site factors, such as height above sea level, climate and soil. Higher altitudes (above 1050 m) have shaped natural Mountain Spruce Forest Communities with over 90% Norway spruce. At the hillsides between 700 and 1250 m, the milder climate allows for mixed mountainous forest stands that are dominated by spruce (58%), beech (35%) and silver fir (*Abies alba*) (2%). Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) and Norway maple (*Acer platanoides*), witch elm (*Ulmus glabra*), winter (*Tilia cordata*) and summer lime (*Tilia platyphyllos*), rowan (*Prunus avium*) and yew (*Taxus baccata*) are common secondary tree species. In valley areas (600–800 m) where cold and humid air accumulates and soils are waterlogged, the potential forest communities are limited to alluvial spruce forests. Norway spruce (83%) dominates the forest stands, followed by silver fir, beech and different birch species (*Betula pendula* and *B. pubescens*) [52,78–83]. The areas of the high altitudes and valleys each account for 16% of the BFNP area and the hillsides for 68%.

While the proportion of spruce in the high altitudes and valley locations is quite natural due to the local site conditions, it was artificially increased over centuries by humankind, especially on the hillsides [78,81,83]. In particular, the share of silver fir, which naturally comprises one third of the forest in this ecological altitude level, was reduced [81]. The reduced diversity of forest composition, three storm events (1999, 2004 and 2007) and lack of human intervention due to the NP conventions incentivized a large-scale biotic ecosystem disturbance. In the two major outbreaks (1996–2000 and 2005–2009) of European spruce bark beetle (*Ips typographus*), over 6500 ha of spruce forest was infested [37,84]. It was shown that the die back of the mature spruce stands in the BFNP by bark beetle resulted in a fast onset of natural regeneration in areas of high density—especially the natural regeneration of the predominant spruce [85,86].

2.2. Wildlife Management

It is not only the forests but also the fauna of the BFNP that has been significantly changed by humankind until the establishment of the NP. Bison (*Bison bonasus*), moose (*Alces alces*), brown bears (*Ursus arctos*), lynxes (*Lynx lynx*) and wolves (*Canis lupus*) were exterminated, while roe deer (*Capreolus capreolus*), red deer (*Cervus elaphus*) and wild boar (*Sus scrofa*) populations increased through gamekeeping, improved living conditions and the lack of predation [87,88]. Since the 1990s, the lynx resettled in the BFNP from the Czech Republic and supported the regulation of ungulates, in particular, roe deer. In 2016, there was also evidence that a pair of wolves has returned to the BFNP [47,89]. Nevertheless, there is no evidence that the populations of red deer and wild boar are regulated by predators [52].

As the ungulates migrate in the winter months to areas with more favorable conditions (for example, less snow) which are partly outside of the BFNP’s boundaries in managed forests, the BFNP administration is forced to regulate the ungulate populations within the NP to prevent browsing damage in their winter retreats [6,47,90]. The BFNP’s wildlife management focuses on red deer and, in the past, also focused on roe deer [47]. Roe deer hunting was discontinued in RLG in 2007 to monitor roe deer population dynamics and to leave the deer population to its natural predation pressure. In 2012, roe deer hunting was also halted in FRG. The long-term inventory of ungulate browsing on the forest regeneration is an integral part of the NP’s adaptive wildlife management. Conclusions about the state of regeneration and the development of the ungulate densities can be drawn from the browsing changes over time [52].

2.3. Inventory Method

Annual monitoring of the regeneration and the ungulate browsing inventories has taken place in RLG since 2007. Since 2008, the FRG was also included in the regeneration inventory. In 2012, the inventory frequency was reduced to a 3 year interval.

The inventory method, including sampling design, is based on the Bavarian regeneration inventory [91–93]. The Bavarian regeneration inventory is designed to monitor the seedling state on forest regeneration sites so that silvicultural regeneration objectives can be achieved [91,92]. Only regeneration sites within forests (natural regeneration as well as artificially established seedlings) are recorded during the inventory process.

An 800×800 m (64 ha) mesh grid spanned across the entire BFNP area (see Figures 1 and A9). Starting from the grid point, the closest regeneration area is identified. To avoid double counting, the regeneration area size should be at least 50 m in diameter and should have a regeneration density of more than $1300 \text{ plants ha}^{-1} \geq 20 \text{ cm}$. It was ensured that the leading shoots of the observed seedlings are still within reach of the locally occurring herbivores. In the BFNP, the maximal possible browsing height (considering the snow conditions in winter) is set at 200 cm. Measurements only take place on regeneration areas that meet these criteria. There is no grid where, due to the aforementioned requirements, no regeneration information is available.

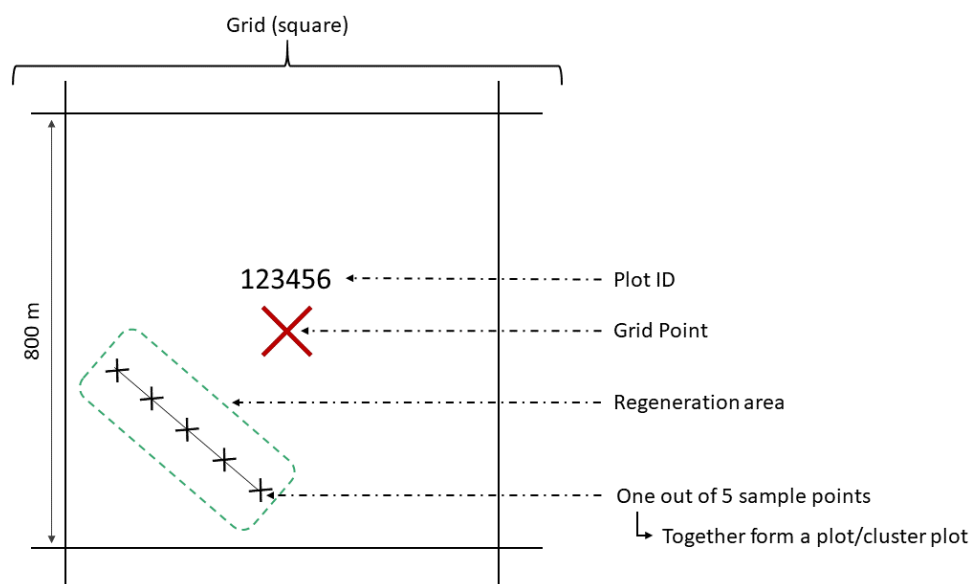


Figure 1. Overview of the regeneration inventory and its terms.

To cover spatial browsing variation inside a regeneration area, a transect of at least 40 m (maximum 100 m) length is laid through the widest section of the regeneration area. Five sample points are mapped on the straight transect at intervals each corresponding to a quarter of the transect length. The first and the last sample points have to be at least 5 m away from the edge of the regeneration area. The coordinates in the center of the first sample point are recorded. Together, all sample points of a regeneration area form a (cluster) plot (see Figure 1). Each cluster plot is individualized by a plot ID [52,93]. Starting from the center of each sample point, the 15 closest individual seedlings are examined, which fulfill the height requirements (20–200 cm). The distance of the 15th recorded regeneration plant to the center of the sample point corresponds to the sample points' radius. On each seedling inventoried, tree species and height are determined. To monitor the browsing injuries on the terminal shoot that occurred since the beginning of the last vegetation period, binary notation was used.

This standard procedure was extended by a separated regeneration inventory to increase the number of samples of rare tree species [94]. Tree species are classified as “rare” if they account for less than 5% of the total regeneration. In the BFNP, these are all of

the tree species present with the exception of the Norway spruce and European beech species. At the centers of the sample points 2 and 4 of each transect, up to five of the closest “rare seedlings”, which are ≥ 20 cm and smaller than the maximum browsing height, are mapped at a maximum possible sample radius of 5 m.

Until 2010, about 400 plots per inventory were recorded. However, under the consideration of the inventory extension for rare tree species, the plot quantity was reduced to ca. 250 from 2011 onward [95].

2.4. Data Set

The data set contains the year of the respective inventory, the section of the BFNP, plot ID, consecutive number of sample points (1–5), consecutive number of observations (1–15), tree species, seedlings’ height and terminal shoot browsing (TRUE/FALSE).

We merged the data set of the standard regeneration inventories with the inventory extension. We took care to exclude double counting of rare tree species at the plot’s sample points 2 and 4. Therefore, we removed the rare tree species (all except spruce and beech) at the above-mentioned sample points from the standard inventory in all years from 2010 onward before merging the extended data. In total, there are 183,452 observations in our data set.

We took all tree species with a relative proportion of more than 0.5% in the data set (incorporating the inventory extension) into account in our analysis (compare, Appendix A.1). The tree species range includes Norway spruce, European beech, rowan, silver fir, birch (*Betula* spp.) and sycamore maple. Below this threshold, the quantity of seedlings was not sufficient to reliably determine browsing changes over a longer period of time.

2.5. Data Analysis

2.5.1. Browsing Probability and Its Change

Ungulate impact was predicted by estimating the odd-ratios of a single tree being browsed by using a generalized logistic mixed effect regression model (GLMM)—the browsing probability (BP) (*question i*) [6,26,96]. The logistic model used was chosen due to the binary nature of the single-tree browsing observations and to ensure that the resulting model estimates values between 0 and 1. We decided to apply a mixed model since the browsing observations clustered by every plot over time are expected to be stochastically dependent. As a fixed effect, we included year (of inventory) as a categorical variable (factor) with a fixed intercept and set a random intercept for the plot ID (see (1)). The random intercept enhances the logistic model by adding a measurement repetition factor [97–99]. Furthermore, the random intercept serves as a surrogate for the possible effects of covariates that were not considered during data acquisition and, thus, not measured [97,98,100]. For example, browsing might depend on the altitude level and a plot can only be assigned to exactly one ecological altitude level. Such unobserved heterogeneity is therefore taken into account in our GLMM. In a previous model, we tried to account for possible BP variability between sample points nested in a plot in the random intercept. However, since this resulted in a decrease in model quality (Akaike information criterion) and since no or only a little variability was shown between sample points for many tree species, we have not pursued random intercept modification any further.

$$\eta_{ij} = \beta_0 + \beta_1 t_{ij} + u_i + \epsilon_{ij} \quad (1)$$

$$P(y_{ij} = 1) = \frac{\exp(\eta_{ij})}{1 + \exp(\eta_{ij})} \quad (2)$$

where

η_{ij} = linear predictor for the browsing probability;
 β_0 = fixed intercept (the origin in our model);
 u_i = cluster-specific (random) deviation from the fixed intercept;
 $\beta_0 + u_i$ = random intercept for cluster (plot) i ;
 β_1 = fixed slope parameter of covariate t_j (year);
 ϵ_{ij} = error term;
 $P(y_{ij} = 1)$ = browsing probability.

We estimated the BP for every tree species with the data set of the whole area of the BFNP and with the data set divided into its two management sections (FRG and RLG). Plot-level estimates are also potentially possible. Nonetheless, our analyses are carried out for the landscape and management unit scale since wildlife management decision making at the plot level would be impractical.

Subsequently, we formulated linear hypotheses for a simultaneous ANOVA procedure for each regression coefficient of the year j (see Equation (3)), tested them for significance and computed their 95% confidence intervals [96,101].

$$H_0 : \beta_j = 0; H_1 : \beta_j \neq 0 \quad (3)$$

To estimate the changes in the BP based on the GLMM (*question i*), we modified the linear hypotheses (see Equation (4)). For each hypothesis, we took the difference between the regression parameters of the year j and the previous year of inventory $j - 1$. Testing the BP change over other time periods is, of course, also possible.

$$H_0 : \beta_j - \beta_{j-1} = 0; H_1 : \beta_j - \beta_{j-1} \neq 0 \quad (4)$$

However, since the regression parameters are subtracted as logits, converting the BP change into a response (percentage) value afterwards is not possible.

2.5.2. Sensitivity Analysis

In seeking cost efficiency for the inventory method (*question ii*), we first determined the least number of observations of a tree species that must be present in the data set to maintain a significant change of BP between two years. This requires that a change was classified as significant in previous calculations. First, we divided the data set into two years in which the significant change was observed. Then, we ran a sensitivity analysis by using a Monte Carlo simulation, which iteratively reduced the total number of all seedlings across tree species. To achieve this, we simultaneously removed 20 random sample points in each iteration step from the data set between the years to be compared. Afterwards, we estimated the BP change with its confidence intervals for the respective tree species. We repeated this operation 1000 times for each step, to ensure that the estimations were based on different sample point combinations. For evaluation and graphical representation of the simulated values, we took the means of the logarithmic BP change in each iteration step (and their confidence intervals). The resulting minimum sample size marks the point at which the browsing change was last classified as significant. Between two data acquisition periods, the quantity of observed seedlings usually fluctuates. This difference between two years cannot be compensated by the simultaneous reduction in the samples. The minimum sample size always corresponds to the smallest sample size between each year.

In the results and appendix, only the tree species that represent more than 0.5% of the data set and that possess a significant BP change between the two most recent pairs of inventory years can be found (2012–2015 and 2015–2018). Assuming that the browsing probability estimates are more accurate due to a larger sample size, we used the data set of the BFNP as a whole.

2.5.3. Simulation of Ungulate Browsing

In the sensitivity analysis, we only worked with the assessed inventory data. Finding the minimum sample size for a significant BP change of a tree species was, therefore,

limited to the actual observed browsing change. Theoretically, it could be possible that the applied inventory method is capable of detecting even smaller BP changes than observed in nature. To address *question iii*—to determine whether, for example, an increase in BP of exactly 2 percentage points (PP) for a tree species would represent a significant change—we generated data sets by simulating ungulate browsing that exactly reflect a certain change.

For this simulation we selected rowan because of its even distribution in the NP (throughout all altitude levels), its high amplitudes of BP and because it has the largest sample size among the rare tree species (compare Sections 3.1 and 4.4). We used the most recent data from 2015 and 2018 for the simulation, as it represents the latest spatial distribution and abundance of rowan.

We left the browsing impact of the 2015 data set unchanged. For the year 2018, however, we set all browsing observations to “FALSE” to obtain a BP of 0%. In each simulation step, the simulation process randomly selects from the rowan 2018 data pool of five individuals. The selected individuals are then “browsed” by assigning the logic value “TRUE”. We then estimated the BP. As soon as the BP increased by $\geq 1PP$ compared to 2015, the data set, with the individuals browsed by the simulation, was extracted and saved. This simulation sequence repeated for a BP increase of +1 to +15 PP in single absolute steps. The same sequence was modified to simulate a decrease in BP of -1 to -15 PP. Afterwards, we checked the change of BP for significance based on the generated data. The smallest and still significant change then equals the estimation accuracy for rowan of the currently applied inventory method in the BFNP. Finally, we applied the sensitivity analysis of Section 2.5.2 to the extracted data sets which were tested as significant. We could then examine the minimum number of observations needed for different estimation accuracies.

2.5.4. Computational Details

All calculations and simulations were executed by using R version 3.5.3 [102]. For the GLMM executions, we used the “lme4” package [98]. For testing the multiple linear hypothesis in consideration of simultaneous interference, we used the “multcomp” package [96]. All necessary editing of data structures and the graphical evaluation of all results of this work were performed with the package “tidyverse” [103].

3. Results

3.1. Browsing Probability Time Series

The detailed results of the BP and the BP change of the logistic mixed model of the respective tree species and NP region can be found in the Appendix A. To focus this work on the evaluation tool, only the highlights of the BFNP’s browsing probability times series are presented.

The BP levels between data acquisition years and tree species differ substantially. While the BP of the most frequent tree species (Norway spruce) never exceeded 1.1% (see Figure 2A), much higher BP levels and also BP amplitudes were found for rare broad-leaved tree species (see Appendix A). For instance the BPs of rowan berry fluctuate between 10.5% (2009) and 34.9% (2015) (see Figure 2A). Furthermore, we noted a trend that the rarer a tree species occurs in the NP (or the smaller the sample size), the less accurate the BP estimates become (or the wider the confidence intervals) (see Figure A4A). With few exceptions in tree species with a sparse sample size, the categorical expressions of variable year had a significant effect on the BP estimates (see Table A1).

To raise certainty that a BP change happened on the population level, we tested the logarithmic change of BP for significance (see Figures 2B and A4). We found that the larger the sample size and the greater the BP change between years, the more likely a significant BP change could be detected (see Appendix A and Table A2). For instance, the lowest observed but still significant BP change in the entire NP is for rowan, which had an increase of +4.8 PP. For silver fir, although its sample size is slightly smaller than rowan, a BP change of +4.2% was observed (see Figure 2B). However, silver fir (ca. 8.5 obs. per plot with fir

in 2018) is spatially more clumped compared to rowan (ca. 8 obs. per plot with rowan in 2018), which could explain the described phenomenon (compare Figure A10).

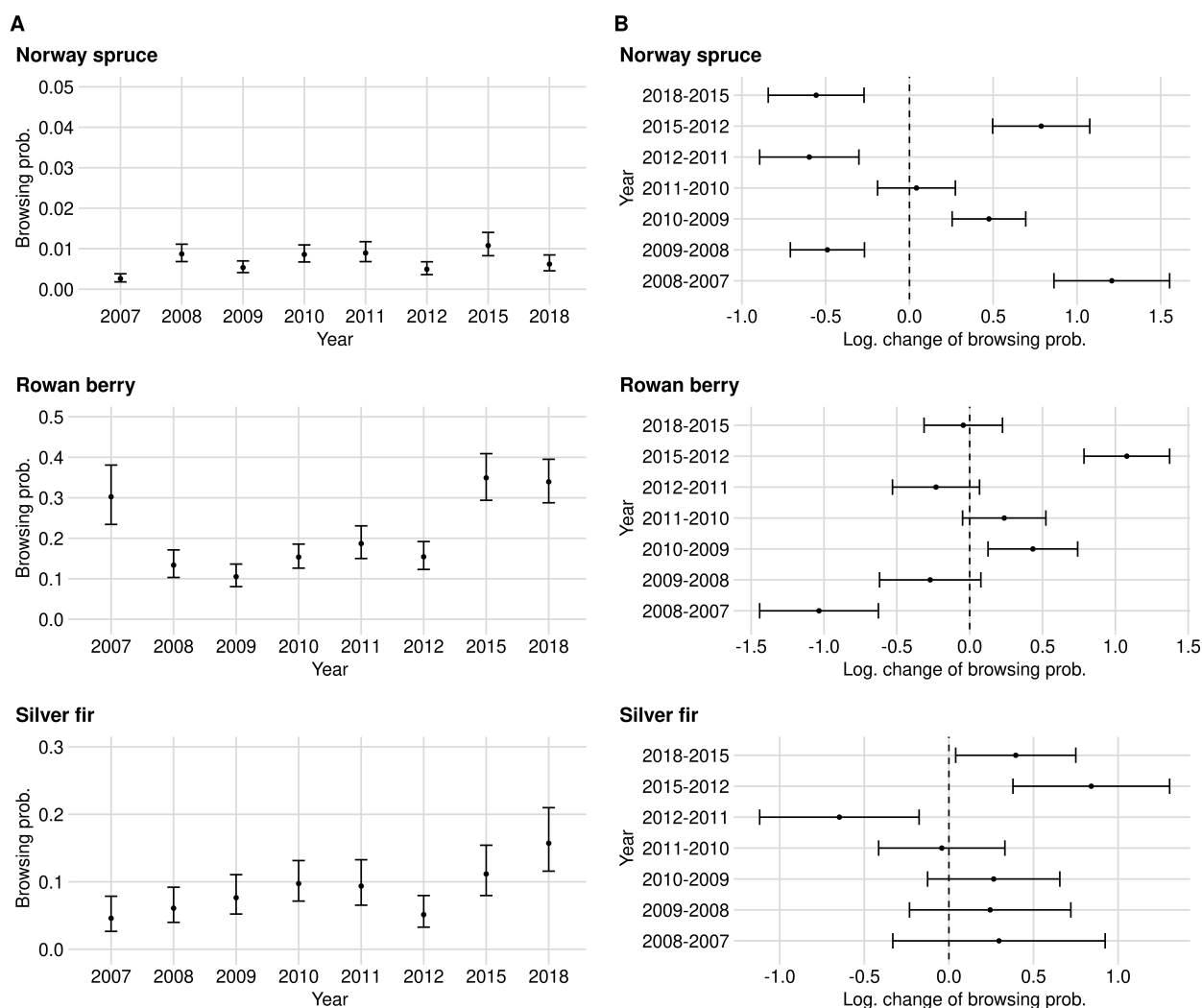


Figure 2. Time series and confidence intervals of the BP (A) and the corresponding logarithmic change of the BP between two consecutive acquisition years (B). The estimated logarithmic change of BP (black point inside the confidence intervals) is positive if BP increased compared to the previous year and the change is negative if it decreased. If either the upper or the lower end of the confidence intervals completely crossed the zero on the x-axis, the change of the BP is not significant. The estimates are related to the data set of the entire NP.

3.2. Significance of Changes and Sample Sizes

The simultaneous sample size reduction process demonstrated its flawless functionality. The smaller a sample size of a tree species became between two years, the more likely the once significant BP change became insignificant. We can reemphasize that the larger the sample size and the larger the observed significant BP change, the more observations could be removed from the sample size (see Appendix A.2). For example, we were able to reduce the sample size of Norway spruce by over 50% of its recorded sample size without losing significance for a BP change of +0.5 PP between 2015 and 2018 (see Figure A8). For the rare rowan berry tree species, we were able to reduce the sample size by ca. 80% for a BP change of +19.5 PP between 2012 and 2015 (see Figure A7).

3.3. Simulation of Ungulate Browsing on Rowan

We applied the browsing simulation on rowan only. Rowan is the most common rare tree species in the BFNP that sensitively reflects changes in ungulate browsing and it is

spatially evenly distributed with a sufficient sample size (see Sections 2.5.3 and 4.4.1 and Figure A10).

By increasing step-wise the BP of rowan in the 2018 data set by one percentage point each, starting from 34.9% (2015), we found a significant change starting from an increase of +5 PP (see Figure 3). The same BP change also results in a significant difference when we lowered the BP. We saved and provided data sets with the increased or decreased sample size for the following sensitivity analysis. The data sets contained the significant changes between ± 5 PP and ± 15 PP.

We were able to reduce the sample size for a significant increase in BP of +5 PP from 1007 to a minimum of 757 observations. A significant BP decrease of -5 PP required at least 882 observations. A minimum sample size of 399 (increase) or 382 (decrease) was required to observe a BP change by ± 8 PP. For a significant BP change of ± 15 PP, 192 observations (increase) or 191 (decrease) were required (see Figure 3).

The initially rapidly decreasing minimum sample size with increasing BP change must be emphasized. From a change of about ± 9 PP, the decrease in the minimum sample size mitigates and remains relatively constant at a level above 200 observations. We were able to fit an exponential function from the minimum required sample sizes per BP change with a coefficient of determination of over 90% (see Figure 3). The estimated graphs of Figure 3 reflect their inflection point at a minimum sample size of ca. 350 observations. The exponential function for a significant BP decrease is listed in Equation (5) and for a BP increase in Equation (6).

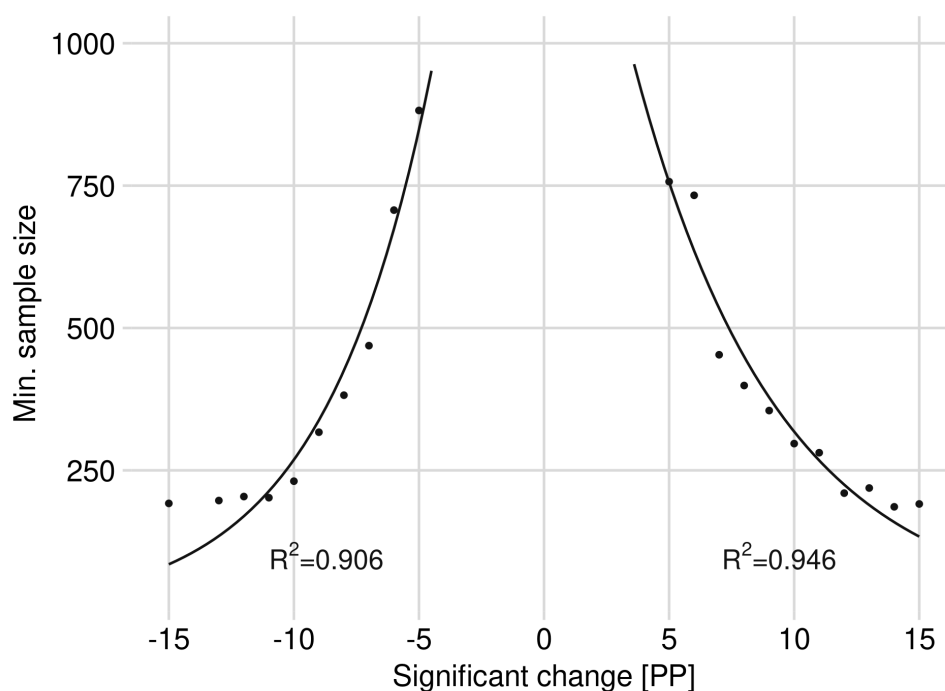


Figure 3. Minimum required sample sizes to achieve a significant BP change based on the data from 2015 to 2018 for rowan; fitted by exponential functions with coefficient of determination (R^2).

$$f(x) = 2680 * \exp(0.23 * x) \quad (5)$$

$$f(x) = 1797 * \exp(-0.173 * x) \quad (6)$$

4. Discussion

4.1. Evaluating Ungulate Browsing Impact (Question I)

The results show that calculating the BP with confidence intervals instead of the browsing intensity provides adaptive wildlife management with a better understanding of

the accuracy of browsing predictions. Similar but rare approaches can be found by Kupferschmid et al. [26] and Hothorn et al. [96]. Morellet et al. [54] or Cederlund et al. [104], however, pointed out the importance of observing ecological changes for managing herbivore populations. A population level BP change, though, cannot be detected with certainty just by confidence interval widths of estimated BPs. Certainty about change is crucial when evaluating the success of wildlife management activities, e.g., with browsing thresholds [49,65,69].

Our example data set consists of 65% spruce observations. The estimates of BP and BP changes are correspondingly precise. Considering the low spruce BP compared to their browsing threshold of 12% [65], the estimation accuracy of the BP change is disproportionate to the effect it has on the spruce population. However, the closer a tree species reaches its respective browsing threshold, the more important it becomes to determine with certainty whether it exceeds it. For instance, we can observe in Figure 2A that the confidence intervals for the BP predictions of silver fir for the years 2011 and 2012 overlap. However, the significance test (Figure 2B) of the logarithmic change detects a significant reduction. While the 2011 BP estimate for silver fir exceeds the fir's critical browsing threshold (of 9%), the 2012 estimate is below it. The silver fir example underlines the importance of a differentiated evaluation of statistically significant ungulate browsing changes to prevent false conclusions, enabling adaptive wildlife management.

4.2. The Ideal Sample Size and Cost Efficiency (Question II and III)

An ideal sample size depends on the resources of the organization conducting the inventory [105,106], the spatial distribution of the object of observation [107,108], the BP level [109] and the inventory objective. The sample size possesses indispensable information for the purposeful planning of sample-based inventory procedures [77], as it is decisive for the accuracy of an estimate. We measured the estimation accuracy in our results by the possibility of identifying a change of BP as significant. Our results outline that a higher sample size does not generally equal a higher estimation accuracy. For the spatially clumped silver fir, which has a slightly lower sample size than rowan and considerably lower BPs, we observed a significant BP change earlier than for rowan (see Sections 3.3 and Appendix A.2.2, Figure A10).

As the estimation accuracy is altered by the site conditions in the inventoried area, the inventory method has to be designed so that an accuracy can be reached, which is suitable for the inventory's objective—in our example, the state of forest regeneration [93]. The estimates must be precise enough to match browsing predictions and changes with the browsing thresholds of the tree species in focus [54]. Furthermore, a sufficient degree of estimation accuracy, especially for more rare tree species, is commonly counteracted by the limited resources of the inventory taker [105,106]. Therefore, inventory planning should always aim to achieve the maximum possible cost efficiency [105]. This can be accomplished either by achieving the highest possible accuracy with a fixed budget or by reducing the effort to the lowest possible level with fixed accuracy (compare [105,106,110,111]). Accordingly, we strive to find an ideal minimum sample size (as a guideline) for a desired level of accuracy based on the natural distribution of a species in our study site the BFNP.

Considering that the selectively browsed rowan could be a suitable browsing indicator tree species reflecting the management objectives of the BFNP (see Section 4.4.1), we based our browsing simulations and sensitivity analysis on its data set [68,112]. The results should provide an example of application of the simulation tool by using the most recent data from 2015 to 2018. We found the most cost-efficient minimum sample size of rowan to be ca. 350 observations for the BFNP with an accuracy for detecting changes between $[-9;-8]$ and $[8;9]$ (see Figure 3): Within this range, the minimum sample size decreases most effectively compared to the estimation accuracy since it marks the graph's inflection point. In view of the annual BP fluctuations of rowan, the estimation accuracy of this cost-efficient sample size still seems sufficient.

However, as the ideal sample size is influenced by several conditions depending on the inventoried area, we recommend defining an inventory objective to which a desired estimation accuracy is linked. In the long term, the sample size could then be optimized to reach cost-efficiency and to define an ideal sample size with a comparable sensitivity analysis.

4.3. Inventory Design and Further Improvements

The data acquisition method used in the context of our study is based on the widely applied point-to-tree distance sampling technique (also known as k -tree or fixed count sampling) by Hothorn and Müller [6], Prodan [113], Kleinn and Vilčko [114], Staupendahl [115], Lynch and Rusydi [116], Picard et al. [117]. Distance sampling is known for its ease of application in the field; the amount of work remains constant at high stand densities, which are common on regeneration sites [115–117].

However, when working on distance sampled data, statistical challenges arise. Unbiased estimates of stand or regeneration densities require that the selection probability of all surveyed population elements in a plot design to be known [114,118]. The selection probability of an individual, using a distance sampling technique, depends on knowing the spatial distribution of its surrounding individuals [114,119]. Efforts required for calculating density-dependent selection probabilities of every acquired individual would make distance techniques impractical and are not usually provided [114,119]. Without incorporating selection-probabilities, absolute stand densities will be overestimated [114]. Relative browsing impact estimates are unlikely to be affected by sampling design bias. Nevertheless, the larger k is, the smaller the bias of estimates based on distance sampled data [114]. Therefore, a bias caused by distance sampling with $k = 15$, as in our case, is presumably not relevant and is outweighed by the ease of sampling.

However, the inventory method applied excludes all regeneration sites with a density lower than 1300 seedlings ha^{-1} . This sets the selection probability of individuals occurring in areas with low regeneration density to zero. Kuijper et al. [120] and Churski et al. [121] both observed that ungulate browsing is clustered on high density regeneration sites in forest gaps. Consequently, the ungulate impact on the total regeneration of the BFNP might be overestimated with the current regeneration site selection rule. At the same time, the seedling selection is limited to individuals above 20 cm. The browsing pressure and the shift of competitive conditions of selectively browsed species starts from a seedling's germination [6,122–125]. Therefore, the BP estimates could be left truncated. Moreover, the variable transect size (which varies between 40–100 m) alters the selection probability of seedlings again. Furthermore, the inventory method excludes the edges of regeneration sites due to its 5 m wide buffer zone (compare [93]). Clustered browsing on the edge of regeneration sites with a high density, such as observed by Čermák et al. [126], cannot be captured. The selection probabilities of rare tree species are further increased by the inventory extension. Hence the selection probability of a seedling, which is already hard to grasp when using a distance sampling technique, is further modified by multiple additional constraints which have only minimal practical advantages. In addition, the inventory extension falsifies statements about the relative species composition by increasing the sample size of rare tree species. Therefore, we could not consider the selection probability for the purposes of the application of our evaluation tool, for estimating BPs or their change applied in the BFNP example.

It is likely that our relative BP predictions are not biased by the applied distance sampling technique itself. Nevertheless, the inventory design is limited by the summed constraints. These constraints result in an unpredictable bias, reduces the comprehensibility of the inventory method and, therefore, reduce its acceptance. These issues could be easily resolved by fewer or no constraints on the inventory method. We want to highlight that the inventory method is only suitable to monitor ungulate browsing pressure; unbiased regeneration densities cannot be predicted, it only provides an impression about the proportions of the species composition and wildlife management must interpret the BPs as the upper limit of the observed area, as browsing pressure is likely to be higher on

denser regeneration areas. Despite this criticism, regeneration inventories supporting landscape-scaled or enterprise-scaled wildlife management remain a rarity. In most cases, wildlife managers cannot refer to any data basis. Even if, from a statistical perspective, the inventory method requires improvement, it was sufficient from a practical stand-point for evaluating the ungulate impact on denser forest regeneration sites, thus, supporting adaptive wildlife management.

4.4. Opportunities for Future Research

4.4.1. Which Tree Species Must Undergo a Browsing Change to Trigger an Intervention in the Wildlife Population?

The results of the BP time series evaluation show how diversely individual tree species are affected by browsing (see Section 3.1 and Appendix A). Therefore, it is advisable that wildlife management decisions are based on browsing information of tree species that meet the overall management objectives of the considered forest area. These objectives may, for example, reflect forest owner-specific management interests [35,127] or be legally required, as in the BFNP. The most precise BP estimates in the BFNP example were obtained from spruce, which accounts for 65% of the observations in 2018. Due to its low palatability [19], spruce is not selectively browsed and, therefore, does not reflect the current browsing situation in the NP in terms of the total regeneration. For an inventory that aims for cost-efficiency, the high data acquisition effort cannot be justified for the evaluation of the browsing impact on spruce. Sycamore maple, on the other hand, is a selectively browsed tree species [125,128] and cannot provide reliable browsing results in the NP due to its low abundance of less than 1% in the data set. Alternatively, instead of increasing the global sample size, species could be identified that are selectively browsed and meet the inventory objective. In other words, browsing indicator species could be determined.

Even though an indicator species analysis is a common feature of ecological research (e.g., [129,130]), we were able to find just a few examples in forestry literature within the browsing context. For instance, Anderson [131] used *Trillium grandiflorum* as an indicator species to show the browsing intensity of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). Chevrier et al. [51] have observed how browsing intensity in young selectively browsed oak species (*Quercus* spp.) is related to the roe deer density in a 10 year series of experiments in France. From their observations they established an “oak browsing index”, which increased linearly with a high correlation to increasing roe deer densities. Furthermore, Morellet et al. [54] identified several indicator species to infer the size and performance of roe deer populations and their impact on the habitat to support an adaptive wildlife management.

However, using indicator species may result in a bias in favor of them, at the expense of other under-represented species [132]. To counteract this phenomenon, multiple requirements must be met to generate valuable information for adaptive wildlife management from indicator species. The following characteristics, which are modified and applied to wildlife management purposes according to Anderson [131], Carignan and Villard [106] and Williams et al. [133], stand out. The indicator species should:

- Act as an “early warning system” that reflects the influence of ungulate browsing of other tree species or, rather, a development of the ungulate densities in time;
- Be preferred by ungulates so that the indicator species sensitively indicates changes (large amplitude) rather than just indicating a change. Ideally, the species should be so sensitive that strong browsing quickly reduces its abundance;
- Be able to be monitored cost-efficiently; due to a high abundance and uniform distribution in the study area, an ideal browsing indicator species achieves a high estimation accuracy in data collection without great effort.

For the BFNP, rowan could be used as a well-fitting indicator species. Not only is a sufficient number of rowan available in the NP, but this species is also distributed evenly throughout the park to representatively observe browsing changes (see Figure A10). Rowan also seems to show changes of the browsing impact in the BFNP sensitively, which can

be observed on its broad browsing amplitude (see Appendix A.1). Furthermore, rowan is considered a pioneer tree species and a biodiversity carrier [68,134] and, thus, it could meet the management objectives of the BFNP [46].

However, further application studies are needed to investigate the effect of adaptive wildlife management based on an indicator tree species on wildlife populations and forest regeneration. Moreover, inventory methods could be sought to efficiently study a indicator tree species.

4.4.2. From Which Browsing Probability or Threshold Does the Population of a Tree Species Decrease in the Long Run?

The correlation between browsing, loss of height increment and mortality has already resulted in the development of thresholds for the long-term permissible browsing intensity. These thresholds serve as a reference value for the respective tree species for wildlife management and are, therefore, of major importance (e.g., in the BFNP). However, the thresholds of Eiberle and Nigg [65,128] were determined based on 1363 observations in total, recorded at 23 different sites of the montane vegetation zone in the Swiss Alps. Accordingly, the estimated thresholds are only valid for this habitat and are not universally applicable without restriction. Additionally, they are limited to a small tree species spectrum. To the best of our knowledge, there is no further research to extend or update these thresholds. Only Kupferschmid et al. [25] recently documented a significant reduction in seedling stem numbers from a browsing probability between 5–10%. These observations relate to a wide range of different tree species that are also grown in Swiss mountain forests. Without comprehensive reference values, a regeneration inventory generates data without being able to evaluate it.

Light is often the most limited resource on the forest ground [39,135]. Compared to light, soil nutrients as well as water play a less important role for the growth of seedlings and saplings in most cases and in later stages in the temperate zone [3,136]. Under low light conditions and when the seedlings are already stressed, it is often not the one-time browsing that results in death but the repeated removal of the terminal shoot [19,65,137–139]. Non-selectively browsed seedlings gain an advantage in the competition for scarce light and can outcompete the browsed individuals—the so-called apparent competition [140]. Even if the primary shoot of a successively browsed tree grows out of ungulate reach, the competitive shift renders a subsequent death more likely [140,141]. These deer-plant, plant-environment interactions and tree-population dynamics should be taken into account when creating new browsing thresholds [60,64,135,142]. For this purpose, the development of sample trees, which forms the basis for the calculation of thresholds, has to be recorded spatially. The sample trees have to be placed into relation to the respective tree species and their height [64,135,142]. Such data acquisition, however, requires very high levels of effort since a very large spectrum of naturally growing species and mixture ratios has to be recorded over years. New three-dimensional forest development modeling approaches could help to better understand the tree population dynamics in combination with ungulate browsing (e.g., [135,141–145]). Individual survival probabilities (the likelihood to grow to an adult height) could then be calculated for specific tree species, affected by certain browsing probabilities and species constellations on a regeneration site.

5. Conclusions

Large-scale regeneration inventories have rarely been implemented in local adaptive wildlife management concepts and have seldom been the subject of research up to now. The Bavarian regeneration inventory, which was with minor modifications executed in the BFNP, is one of the first of its kind. Although it has room for methodical improvement, after little methodical adjustments of the inventory procedure, we can recommend the applied regeneration inventory as a base for adaptive wildlife management.

Browsing probabilities (BP) and their change computed by a generalized mixed effect model from periodically acquired regeneration data provide valuable information for wildlife management and underline the necessity of such inventories. Furthermore,

estimating BPs instead of calculating the browsing intensity can significantly increase the credibility of regeneration inventories. Confidence intervals, which are mostly affected by the sample size and the local variability of the browsing impact, can be calculated, which further allows the detection of significant changes over time. BP changes can then be compared to browsing thresholds to estimate the effect of the change on the population of the tree species in focus. Our browsing time series clearly shows how much and how rapidly the ungulate impact can fluctuate. It also demonstrates how estimation accuracies can differ between tree species. A high degree of validity and credibility of the regeneration inventories are essential for wildlife management and for its public acceptance. Ungulates, which are managed based on such inventory reports, are a natural component of forest ecosystems; the forest is their livelihood. A regeneration inventory should be sufficiently precise to find a balance between forest regeneration and ungulates, improving the living conditions of the animals without compromising the objectives of silviculture and/or nature conservation.

The sensitivity analyses and the browsing simulations applied on a potential browsing indicator species show, that sample size could be reduced in favor of cost-efficiency and are still able to retrieve robust statements about the current browsing situation and its development. The analyses not only proved its high potential as a tool for saving inventory costs in the long term, but also demonstrated that an ideal sample size depends on several site dependent factors. Therefore, instead of defining an ideal or minimum sample size for targeted species, which is variable in every use case, we suggest determining a minimum estimation accuracy. A minimum estimation accuracy combined with an unambiguously formulated inventory aim would significantly increase the information value of a regeneration inventory and serve adaptive wildlife management as a reliable resource.

Author Contributions: Conceptualization, K.B. and M.H.; methodology, K.B.; software, K.B.; formal analysis, K.B.; investigation, K.B.; data curation, M.H.; writing—original draft preparation, K.B.; writing—review and editing, M.H., C.A. and T.K.; visualization, K.B.; supervision, M.H. and C.A.; project administration, M.H. and T.K.; funding acquisition, M.H. and T.K. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: The research was funded by the program “Ziel ETZ Free State of Bavaria—Czech Republic 2014–2020 (INTERREG V)” and the German Federal Program “Biologische Vielfalt” by the German Federal Agency for Nature Conservation.

Acknowledgments: We thank the program Ziel ETZ Free State of Bavaria—Czech Republic 2014–2020 (INTERREG V) and the program “Biologische Vielfalt” for funding the present research. We would also like to thank Sennhenn-Reulen, who advised us and provided valuable tips with statistically driven questions. We are grateful to all the participants who acquired the browsing data in the Bavarian Forest National Park. Finally, we thank Alena Anderson Chilian and Juanita I. Schmidhammer for language editing and the anonymous reviewers for their valuable suggestions.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest and the funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses or interpretation of data; in the writing of the manuscript or in the decision to publish the results.

Abbreviations

The following abbreviations are used in this manuscript:

BP	Browsing probability;
BFNP	Bavarian Forest National Park;
RLG	Rachel-Lusen region (in the Bavarian Forest National Park);
FRG	Falkenstein-Rachel region (in the Bavarian Forest National Park);
NP	National park;
Obs.	Observation;
PP	Percentage point.

Appendix A. Detailed Browsing Evaluation of the BFN

Appendix A.1. Browsing Probability Time Series

Appendix A.1.1. Norway Spruce

Norway spruce is the most common tree species in the regeneration data set. In the most recent regeneration inventory from 2018, 10,774 individuals were recorded throughout the NP (see Figure A1). Between 2010 and 2011, we observed a strong decrease in spruce individuals in both NP areas in our data set. This change is due to the optimization and thus reduction in the plot number in the regeneration inventory (see Section 2.3). However, the relative shares of spruce in relation to the total amount of regeneration in the NP in the respective year decreased from about 69% (2008) to 58% (2018).

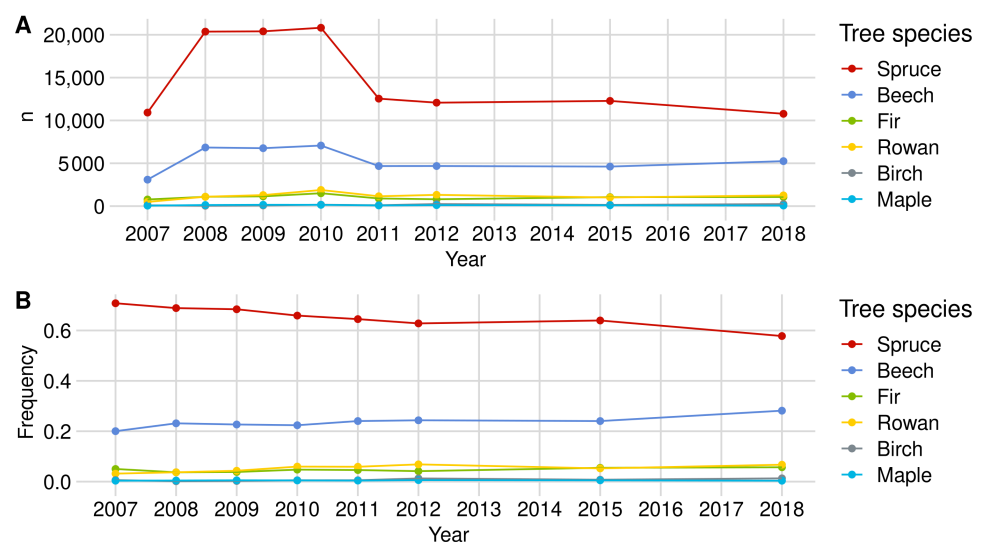


Figure A1. Sample size development of the main tree species over time in the NP in (A) total numbers (n) and (B) relative frequency.

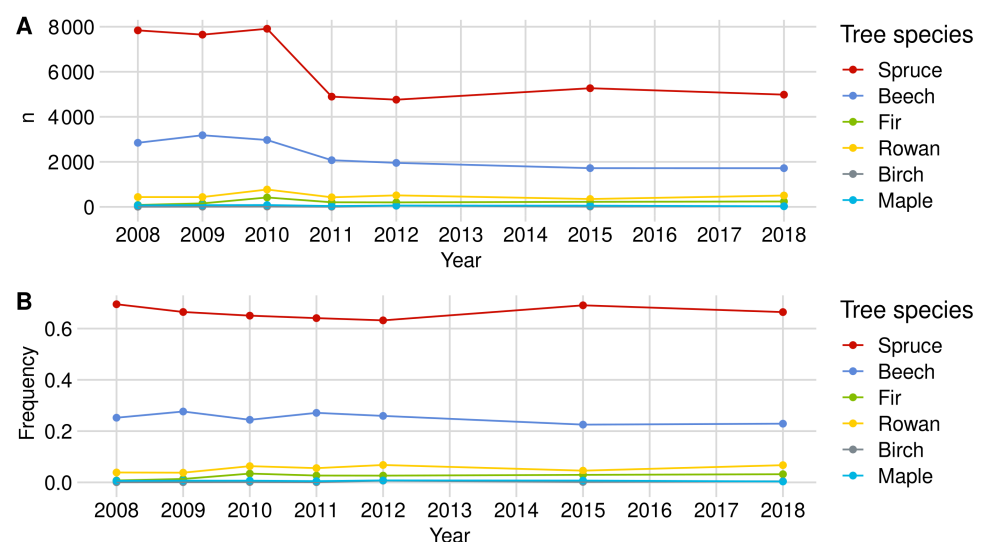


Figure A2. Sample size development of the main tree species over time in the FRG in (A) total numbers (n) and (B) relative frequency.

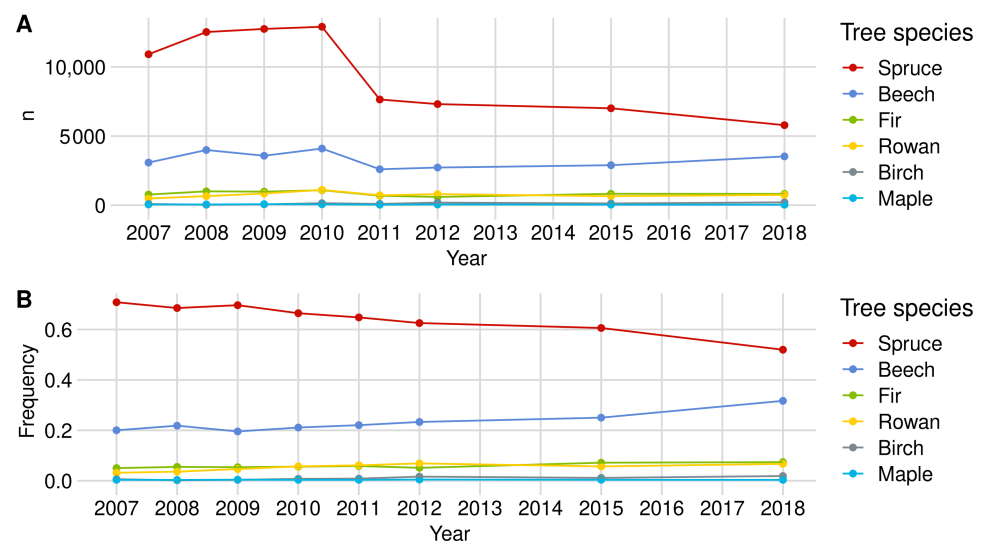


Figure A3. Sample size development of the main tree species over time in the RLG in (A) total numbers (n) and (B) relative frequency.

The BP over the entire NP corresponds to the average BP of RLG and FRG (see Figures A4A, A5A and A6A), although the RLG is slightly more dominant due to its sample size (see Figures A1 and A3). The time series starts with a 0.3% BP identical to RLG since no inventory data were available for FRG in 2007 and remained relatively constant from 2008 onwards at about 0.9%. The strong increase in browsing probability in 2015 in FRG was also reflected in the evaluations of the entire NP. In 2015, spruce browsing culminated at approximately 1.1%. Moreover, the confidence interval width increased to ± 0.3 PP, while the average width of all years was ± 0.2 PP. In the most recent year, spruce BP was 0.6% with a 95%-confidence interval width of ± 0.2 PP. Compared to all other tree species, spruce had the lowest browsing probability.

To raise certainty that a BP change happened on the population level, we tested the logarithmic change of BP for significance (Figure A4B). For spruce, all changes of the BP are significant apart from the difference between the years 2010 and 2011. The smallest significant change for the whole NP was +0.3 PP from 2009 to 2010.

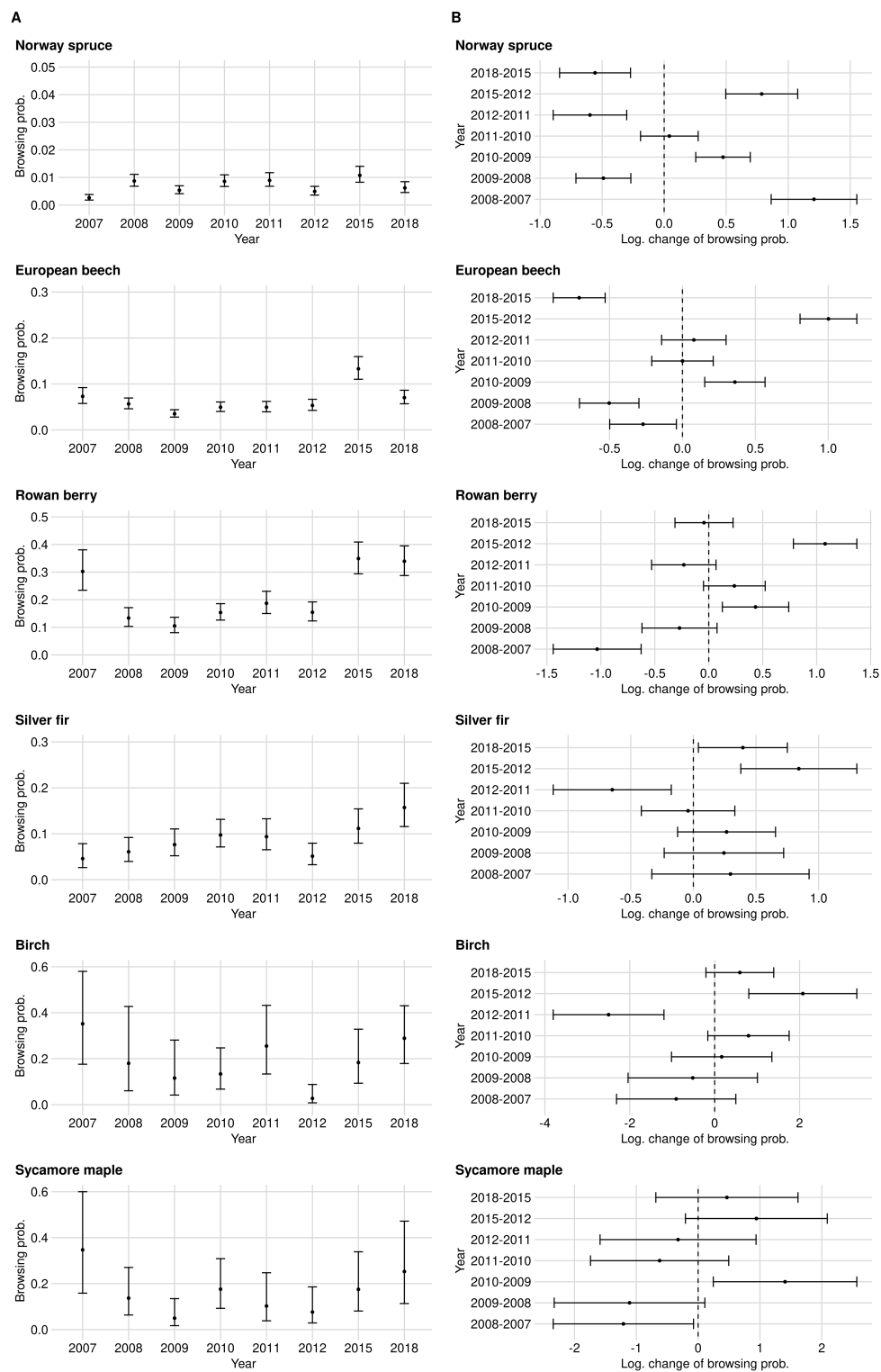


Figure A4. Time series and confidence intervals of the BP (A) and the corresponding logarithmic change of the BP between two consecutive acquisition years (B). The estimated logarithmic change of BP (black point inside the confidence intervals) is positive if BP increased compared to the previous year, and is negative if it decreased. If either the upper or the lower end of the confidence intervals completely crossed the zero on the x-axis, the change of the BP is not significant. The estimates are related to the data set of the entire NP.

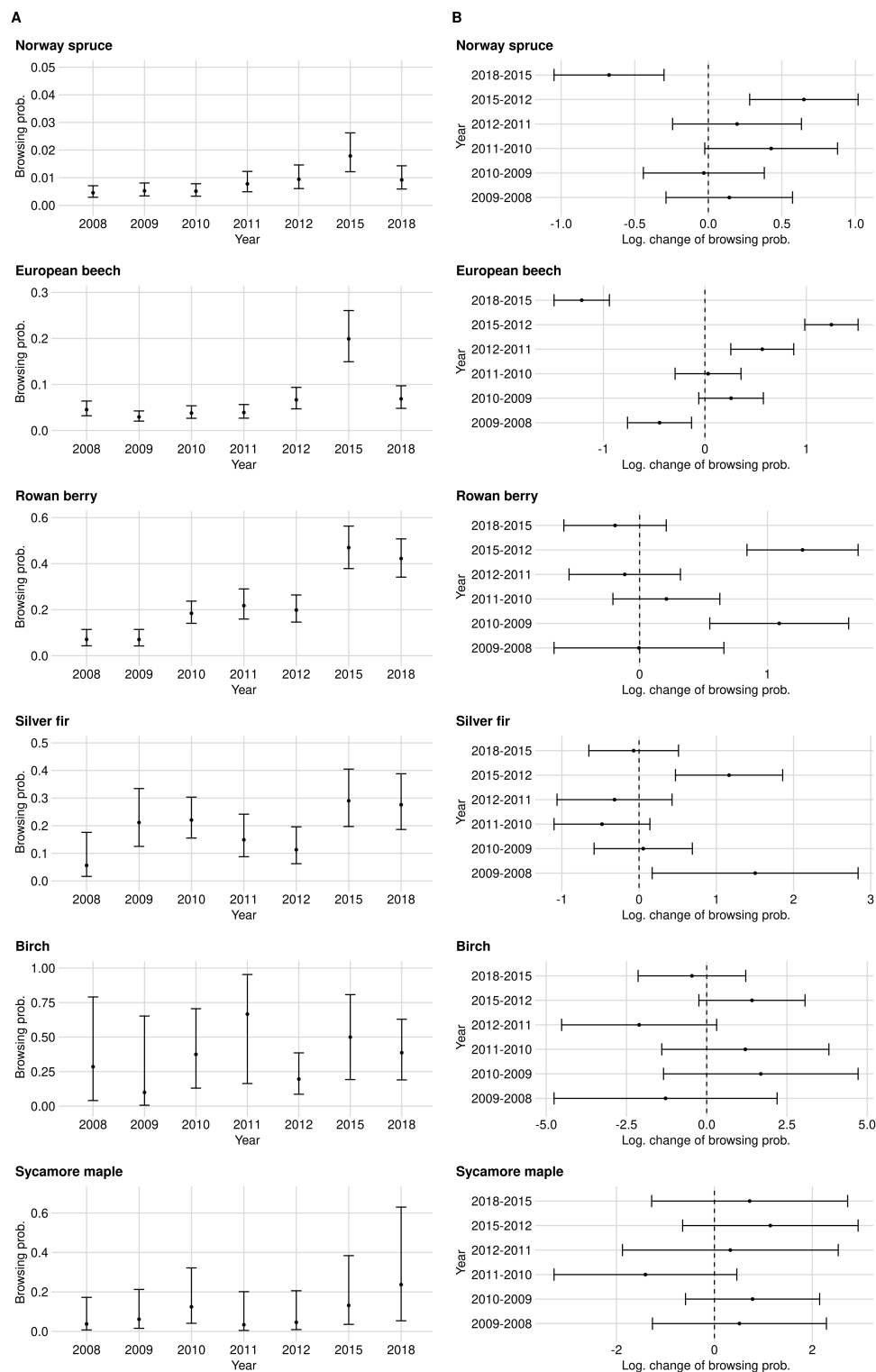


Figure A5. Time series and confidence intervals of the BP (A) and the corresponding logarithmic change of the BP between two consecutive acquisition years (B). The estimated logarithmic change of BP (black point inside the confidence intervals) is positive if BP increased compared to the previous year, and is negative if it decreased. If either the upper or the lower end of the confidence intervals completely crossed the zero on the x-axis, the change of the BP is not significant. The estimates are related to the FRG data set.

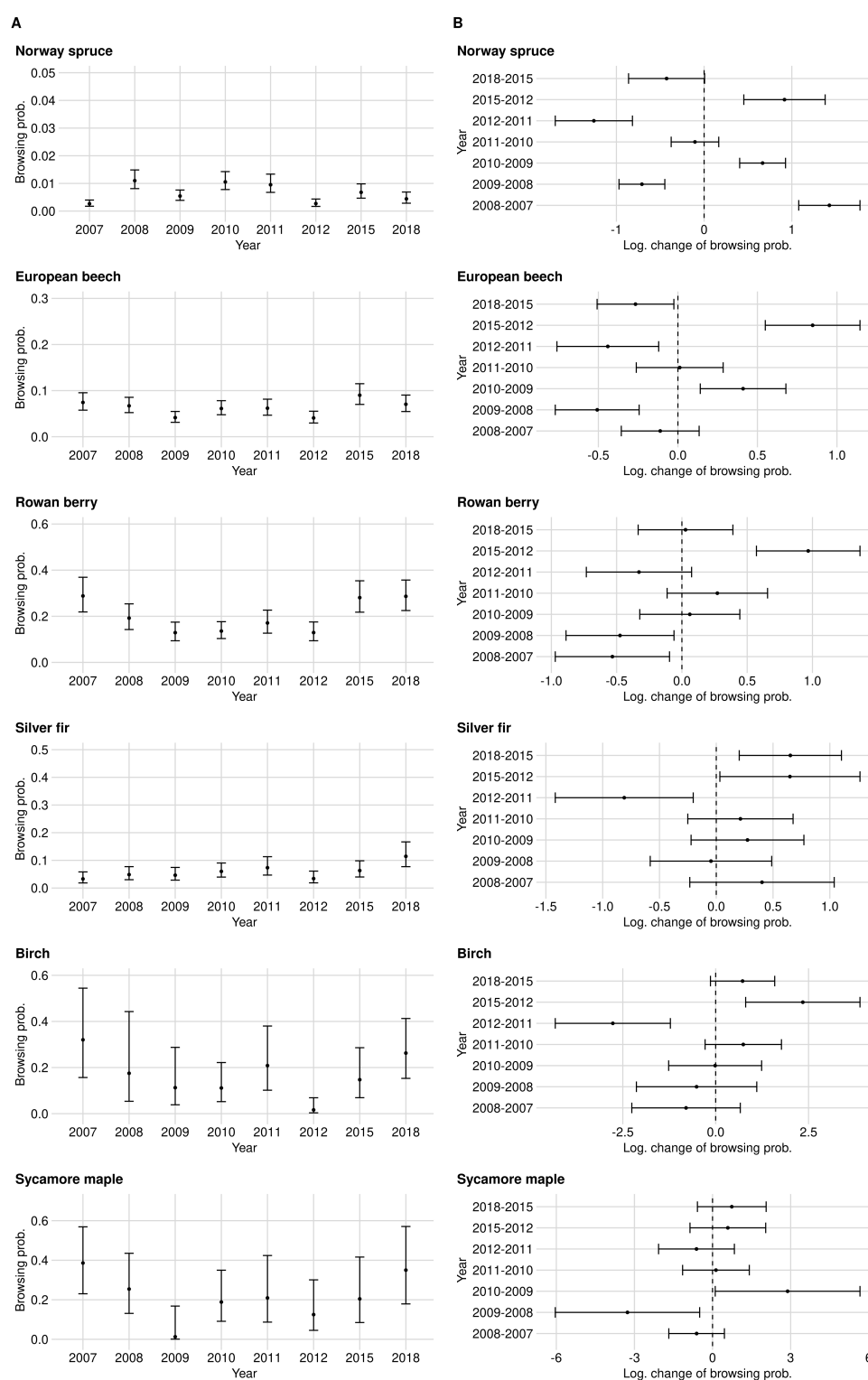


Figure A6. Time series and confidence intervals of the BP (A) and the corresponding logarithmic change of the BP between two consecutive acquisition years (B). The estimated logarithmic change of BP (black point inside the confidence intervals) is positive if BP increased compared to the previous year, and is negative if it decreased. If either the upper or the lower end of the confidence intervals completely crossed the zero on the x-axis, the change of the BP is not significant. The estimates are related to the RLG data set.

Table A1. Summary statistics of all logistic mixed effect models for the respective tree species. Next to each categorical time step, logarithmic coefficients and the standard error (in parentheses) can be found.

	Norway Spruce	European Beech	Rowan Berry	Silver Fir	Birch	Sycamore Maple
2007	−5.94 *** (0.14)	−2.54 *** (0.10)	−0.84 *** (0.13)	−3.03 *** (0.21)	−0.61 (0.34)	−0.63 (0.38)
2008	−4.73 *** (0.09)	−2.81 *** (0.08)	−1.87 *** (0.11)	−2.74 *** (0.17)	−1.52 *** (0.45)	−1.84 *** (0.31)
2009	−5.22 *** (0.10)	−3.31 *** (0.09)	−2.14 *** (0.11)	−2.49 *** (0.15)	−2.03 *** (0.40)	−2.95 *** (0.40)
2010	−4.75 *** (0.09)	−2.95 *** (0.08)	−1.71 *** (0.08)	−2.23 *** (0.13)	−1.87 *** (0.28)	−1.54 *** (0.27)
2011	−4.71 *** (0.10)	−2.95 *** (0.09)	−1.47 *** (0.10)	−2.27 *** (0.15)	−1.07 *** (0.29)	−2.17 *** (0.39)
2012	−5.31 *** (0.12)	−2.88 *** (0.09)	−1.70 *** (0.10)	−2.92 *** (0.17)	−3.57 *** (0.45)	−2.49 *** (0.37)
2015	−4.52 *** (0.10)	−1.87 *** (0.08)	−0.62 *** (0.09)	−2.07 *** (0.14)	−1.49 *** (0.29)	−1.55 *** (0.32)
2018	−5.08 *** (0.12)	−2.58 *** (0.09)	−0.67 *** (0.09)	−1.68 *** (0.13)	−0.90 *** (0.23)	−1.08 *** (0.36)
AIC	16,925.02	21,784.74	8843.43	4960.29	981.75	725.74
BIC	17,012.29	21,862.76	8907.84	5023.52	1026.91	768.45
Log Likelihood	−8453.51	−10,883.37	−4412.72	−2471.14	−481.87	−353.87
Num. obs.	120,164	42,979	9474	8313	1117	850
Num. groups:	412	343	370	254	132	76
PlotID						
Var: PlotID (Intercept)	1.70	1.05	0.69	1.35	1.11	0.68

*** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$.**Table A2.** Summary statistics of the multiple comparisons of means between year levels for the respective tree species. Next to each categorical time step, logarithmic coefficients and the standard error (in parentheses) can be found.

	Norway Spruce	European Beech	Rowan Berry	Silver Fir	Birch	Sycamore Maple
2008–2007	1.208 *** (0.13)	−0.27 * (0.09)	−1.034 *** (0.15)	0.296 (0.24)	−0.907 (0.53)	−1.209 * (0.43)
2009–2008	−0.49 *** (0.08)	−0.503 *** (0.08)	−0.271 (0.13)	0.244 (0.18)	−0.516 (0.57)	−1.11 (0.46)
2010–2009	0.474 *** (0.08)	0.36 *** (0.08)	0.434 ** (0.12)	0.265 (0.15)	0.166 (0.45)	1.406 ** (0.44)
2011–2010	0.042 (0.09)	0.0004 (0.08)	−1.71 (0.11)	−0.042 (0.14)	0.796 (0.36)	−0.623 (0.42)
2012–2011	−0.598 *** (0.11)	0.078 (0.08)	−1.47 (0.11)	−0.647 ** (0.18)	−2.499 *** (0.49)	−0.324 (0.48)
2015–2012	0.786 *** (0.11)	1.001 *** (0.07)	1.079 *** (0.11)	0.842 *** (0.17)	2.077 *** (0.48)	0.942 (0.43)
2018–2015	−0.557 *** (0.11)	−0.708 *** (0.07)	−0.044 (0.10)	0.395 * (0.13)	0.593 (0.30)	0.466 (0.43)
2018–2008	−0.342 ** (0.1)	0.229 * (0.07)	1.203 *** (0.12)	1.056 *** (0.17)	0.616 (0.48)	0.757 (0.44)

*** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$.

Appendix A.1.2. European Beech

With a share of 24%, beech is the second most common tree species in the regeneration data set (see Figure A1). The evaluations from 2018 were based on 5250 beech seedlings and seedlings of which about one-third were in FRG and two-thirds in RLG (see Figures A2 and A3). As in the case of spruce, a lower number of beech trees were observed from 2010 onward due to the reduction in the plot numbers (see Figure A1).

The estimated BP of beech is considerably higher compared to spruce. BP had its minimum of 3.5% in 2009 and its maximum of 13.3% in 2015. While the confidence intervals in 2015 ranged around the estimate by ± 2.7 PP, they were ± 1.5 PP wide on average (see Figure A4A). From 2010 to 2011 (+1.4 PP) and from 2011 to 2012 (± 0.0 PP), we could not detect any significant browsing changes in the entire NP area. The lowest observed and still significant change of BP was found between 2009 and 2010 with an increase of +1.4 PP (see Figure A4B).

Appendix A.1.3. Rowan Berry

The rowan is the most frequently observed rare tree species over all years. Observations numbering 1251 were available in 2018, which make up 6.7% of the data set. Only in 2007 and 2015 was silver fir the more frequent rare tree species in the NP (see Figure A1). In 2018, the rowan had about the same share in the regeneration data set in both NP subregions (see Figures A5 and A6). The inventory extension for rare tree species from 2010 onward (see Section 2.5.1) and the optimization of the plot number are quantitatively noticeable in the rowan data set. Due to the inventory extension, the share of rare tree species in the total regeneration data is distorted so that we cannot observe any trends here.

Rowan was browsed significantly more than spruce or beech. Between 2007 and 2012, the BP fluctuated between 10.5% (2009) and 18.7% (see Figure A4A). From 2010 onward, we noticed a continuous increase in BP, culminating in 2015 with 34.9%. Here, the relatively low BP of 28.1% in RLG in 2015 could compensate for the high BP in FRG of approximately 47% (see Figures A5 and A6). In 2018, we estimated the probability of a rowan to be browsed at 33.9%. At about ± 4.1 PP, the confidence intervals ranged around the estimates.

In between the years of 2007–2008, 2009–2010 and 2012–2015, we measured a significant change in BP. The lowest observed but still significant BP change in the NP was shown between 2009 and 2010 with an increase of +4.8 PP (see Figure A4B).

Appendix A.1.4. Silver Fir

With around 1062 observations in 2018, silver fir is the second most common rare tree species in the data set (inventory extension included (see Figure A1). The relative share of fir in the regeneration data set has constantly been rising from 2010. Nevertheless, it does not correspond to the share of actual regeneration since the inventory extension raises the fir sample size (see Section 2.5.1). In direct comparison, significantly more fir trees were mapped in RLG in 2018 than in FRG—823 (77.5%) to 239 (22.5%) (see Figures A2 and A3).

Up to and including 2012, the BP of fir in the entire NP remained below 10%. The BP more than doubled from 5.1% to 11.2% only from 2012 to 2015. Due to the increase in BP in RLG towards 2018 (11.5%) and the already high values in FRG (27.6%), a further increase to 15.7% was observed in the entire area from 2015 to 2018 (see Figures A5 and A6). On average, the confidence intervals surround the BP estimate $\pm 2.6\%$ (see Figure A4A).

From 2011 on, we were able to address all BP changes with a safe 95% confidence interval for the entire NP as well as for the RLG. The smallest and still significant BP change is +4.2% (from 2012 to 2015), while in the RLG, a change of +2.9% (from 2012 to 2015) is still significant despite a smaller sample size (see Figures A4B, A5 and A6).

Appendix A.1.5. Birch

Birch trees are the third most common rare tree species group (including the inventory extension) in the NP's data set. Observations numbering 241, which correspond to a share of 1.3% in our data set, are included for our BP estimation in 2018. Of the 241 seedlings (2018), 210 (87%) were in RLG and 31 (13%) in FRG (see Figures A1–A3). Due to the spatial dominance of birch in RLG, the BP estimates for the total NP largely correspond to those of the RLG. For the same reason, it is not possible to make any statements about the development of browsing in FRG.

Ungulate browsing on birch was strongly fluctuating over time in RLG. In 2007, the time series started with the maximum BP value of 32% and decreased to 11.1% in 2010 but doubled in 2011. In 2012, we observed a strong decrease in the browsing probability to 1.6% and an increase in 2018 to 26.3%. Similar to the fluctuating BP, the confidence interval widths were also fluctuating between ± 3.3 PP (2012) and ± 19 PP (2008) (see Figures A4A, A5 and A6).

The determined logarithmic BP changes in the RLG and the entire NP show that only the changes from 2011 to 2012 (-19.2 PP) and the increase in ungulate browsing by +13.1 PP from 2012 to 2015 are significant (see Figures A4B, A5 and A6).

Appendix A.1.6. Sycamore Maple

Sycamore maple is the fourth rarest tree species in the NP (with inventory extension). With 67 observations, the tree species accounts for about 0.4% of the examined regeneration in 2018. The number as well as the percentage of observed sycamore trees seemed to decrease until 2012. In contrast to the rare tree species described above, the share of sycamore maple in the regeneration data set of the respective sub-area is balanced at approximately 0.4% in RLG and FRG in 2018 (see Figures A1–A3).

Between 2008 and 2018, we estimated sycamore maple probabilities of BP in the NP area between 5% (2009) and 25.3% (2018). From 2012 onward, we identified a steadily increasing BP. On average, the confidence interval width was about ± 12.3 PP wide (see Figure A4A). Only the increase in BP in the entire NP by +12 PP from 2009 to 2010 was significant. While we also measured the change between 2008 and 2009 in the RLG as significant, we did not observe any significant change in the FRG (see Figures A4B, A5 and A6).

Appendix A.2. Significance of Changes and Sample Sizes

Appendix A.2.1. Significant Changes of BP between 2012 and 2015

We confirmed the increase in spruce's BP of +0.6 PP in Appendix A.1.1 as significant. The estimation was based on 12,073 seedling observations in 2012 and 12,280 in 2015. We were able to reduce the sample size down to 5008 individuals without losing significance once, which was observed at the excess of the zero threshold of the confidence interval boundaries. Below 5008 observations, we sometimes observed a loss of significance. From approximately less than 3600 individuals, the significance loss incidence becomes regular (see Figure A7).

Between 2012 (4680 observations) and 2015 (4615 observations), the BP of beech rose significantly by +8 PP (see Appendix A.1.2). The observed change was so distinct that the sample size reduction was not able to break the significance. If we reduced the sample size below 992 beech seedlings, the sensitivity analysis was terminated by multiple error messages, which implied that the sample size per plot was too low (see Figure A7).

Between 2012 (1315 observations) and 2015 (1007 observations), we observed a change of BP of rowan by +19.5 PP (Appendix A.1.3). Within the sensitivity analysis, we were able to reduce the minimum sample size to 198 without losing significance until the analysis process was aborted by the same error messages as mentioned above (see Figure A7).

For silver fir, BP doubled from 2012 (799 observations) and 2015 (1053 observations) by +6.1 PP (see Appendix A.1.4). We were able to observe this significant change until a minimum sample size of 189 seedlings (see Figure A7).

Between 2012 and 2015, the estimated BP of birch increased six-fold from 2.7% (based on 243 observations) to 18.3% (based on 146 observations) (see Appendix A.1.5). After reducing the sample size to approximately 95 (0.4 birch trees per plot), BP lost significance (see Figure A7).

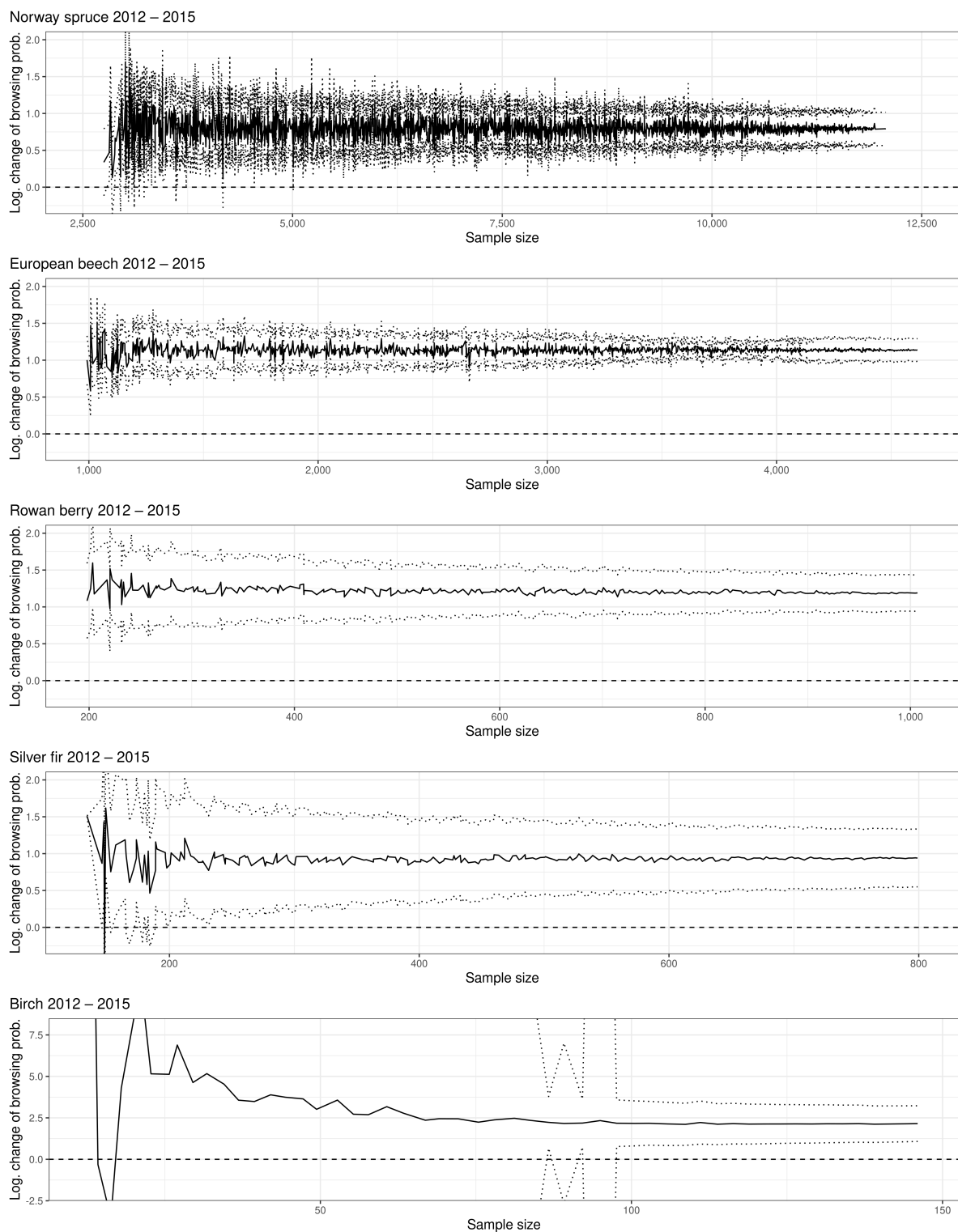


Figure A7. The results of the sensitivity analysis for the BP change of all tree species for which its change was as significant between 2012 and 2015. On the x-axis, the sample size and the estimates of the confidence intervals (dashed) of the logarithmic BP change on the y-axis.

Appendix A.2.2. Significant Changes of BP between 2015 and 2018

The BP of spruce regeneration decreased from 2015 (12,280 observations) to 2018 (10,774 observations) by -0.5 PP (see Appendix A.1.1). We were able to eliminate observations to a sample size of 5020 without losing significance (see Figure A8).

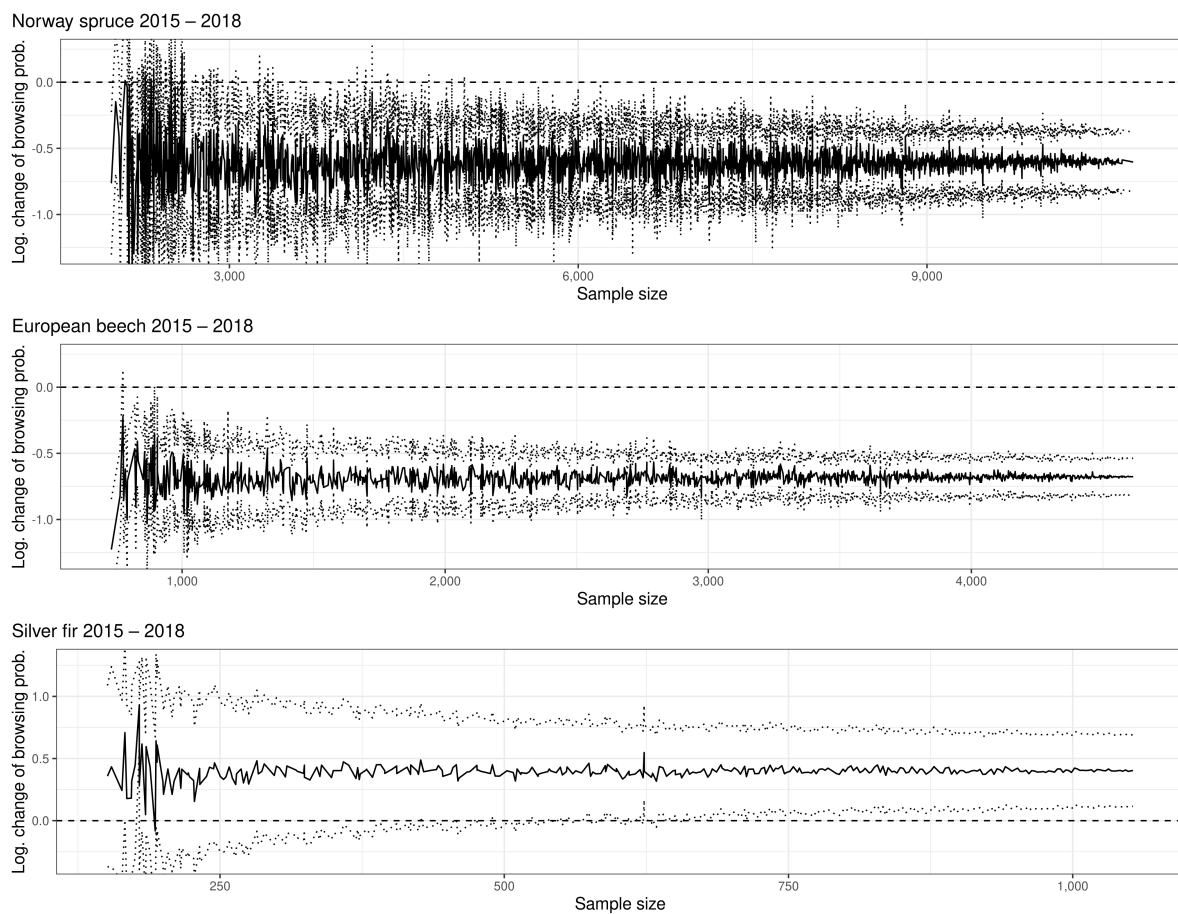


Figure A8. The results of the sensitivity analysis for the BP change of all tree species for which its change was tested as significant between 2015 and 2018. The sample size is on the x -axis and the estimates of the confidence intervals (dashed) of the logarithmic BP change is on the y -axis.

The change of BP of beech (-6.3 PP between 2015 (4615 seedlings) and 2018 (5250 seedlings)) was measured as significant (Appendix A.1.1). With our sample size reduction, it was only possible to lose significance twice; significance was lost once with a sample size of 895 and once with a sample size of 775 before aborting our computing processes after the error messages reported above (see Figure A8). The occurrence of the two significance losses can be explained by a random combination of the removed sample points and can be interpreted as outliers.

Moreover, for silver fir, we found a significant BP change of $+4.6$ PP between 2015 (1053 individuals) and 2018 (1062 individuals) (see Appendix A.1.4). The significance remained at a sample size for 679 observations. Thereafter, the lower half of the confidence interval regularly crosses the significance boundary (see Figure A8).

Appendix B. Figures

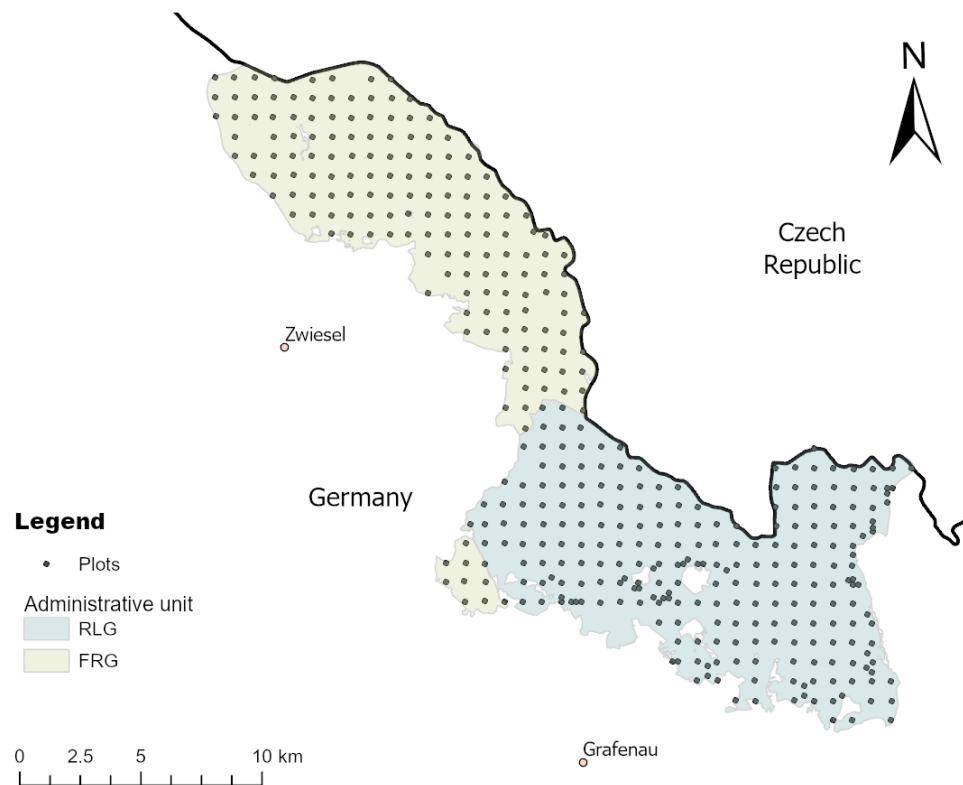


Figure A9. Overview of the administrative organization of the study area (Bavarian Forest National Park); RLG = Rachel-Lusen-Region (light blue); FRG = Falkenstein-Rachel-Region (light green); systematic distributed plots of the regeneration inventory. The few plots which fall out of that grid near the NP's borders are not incorporated in our analysis.

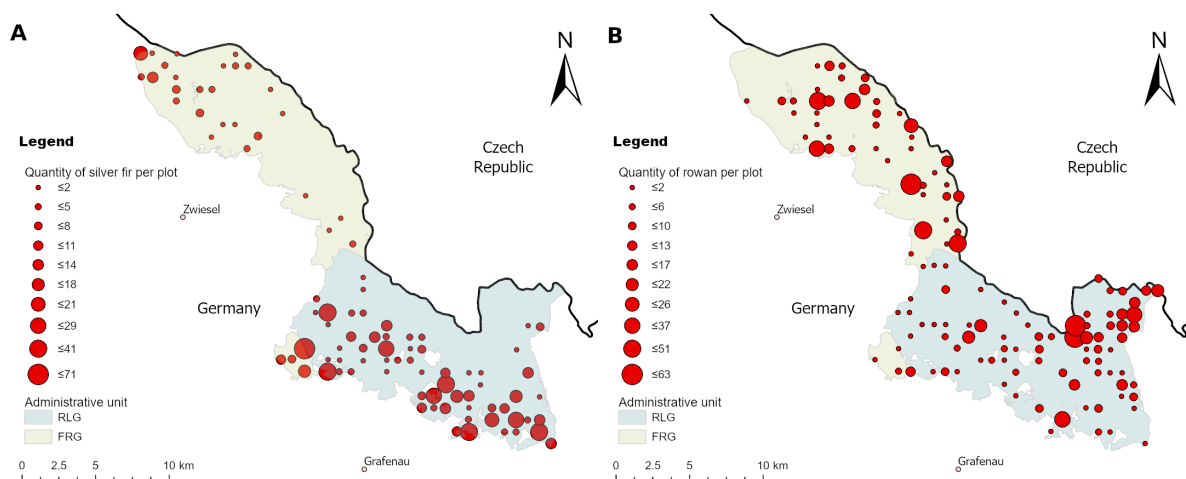


Figure A10. Spatial distribution of the silver fir (A) and the rowan (B) in our study area.

References

1. Terborgh, J. Ecological Meltdown in Predator-Free Forest Fragments. *Science* **2001**, *294*, 1923–1926. [[CrossRef](#)]
2. Pastor, J.; Cohen, Y. Herbivores, the Functional Diversity of Plants Species, and the Cycling of Nutrients in Ecosystems. *Theor. Popul. Biol.* **1997**, *51*, 165–179. [[CrossRef](#)]
3. Gill, R.M.A. A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 3. Impact on Trees and Forests. *Forestry* **1992**, *65*, 363–388. [[CrossRef](#)]
4. Möst, L.; Hothorn, T.; Müller, J.; Heurich, M. Creating a Landscape of Management: Unintended Effects on the Variation of Browsing Pressure in a National Park. *For. Ecol. Manag.* **2015**, *338*, 46–56. [[CrossRef](#)]

5. Peringer, A.; Schulze, K.A.; Stupariu, I.; Stupariu, M.S.; Rosenthal, G.; Buttler, A.; Gillet, F. Multi-Scale Feedbacks between Tree Regeneration Traits and Herbivore Behavior Explain the Structure of Pasture-Woodland Mosaics. *Landsc. Ecol.* **2016**, *31*, 913–927. [\[CrossRef\]](#)
6. Hothorn, T.; Müller, J. Large-Scale Reduction of Ungulate Browsing by Managed Sport Hunting. *For. Ecol. Manag.* **2010**, *260*, 1416–1423. [\[CrossRef\]](#)
7. Fuller, R.J. Responses of Woodland Birds to Increasing Numbers of Deer: A Review of Evidence and Mechanisms. *Forestry* **2001**, *74*, 289–298. [\[CrossRef\]](#)
8. Ammer, C. Impact of Ungulates on Structure and Dynamics of Natural Regeneration of Mixed Mountain Forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manag.* **1996**, *88*, 43–53. [\[CrossRef\]](#)
9. Ripple, W.J.; Newsome, T.M.; Wolf, C.; Dirzo, R.; Everatt, K.T.; Galetti, M.; Hayward, M.W.; Kerley, G.I.H.; Levi, T.; Lindsey, P.A.; et al. Collapse of the World's Largest Herbivores. *Sci. Adv.* **2015**, *1*, e1400103. [\[CrossRef\]](#)
10. Apollonio, M.; Andersen, R.; Putman, R. (Eds.) *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*; Cambridge University Press: Cambridge, UK; New York, NY, USA, 2010.
11. Bradshaw, R.H.; Hannon, G.E.; Lister, A.M. A Long-Term Perspective on Ungulate–Vegetation Interactions. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *181*, 267–280. [\[CrossRef\]](#)
12. Milner, J.M.; Bonenfant, C.; Mysterud, A.; Gaillard, J.M.; Csanyi, S.; Stenseth, N.C. Temporal and Spatial Development of Red Deer Harvesting in Europe: Biological and Cultural Factors. *J. Appl. Ecol.* **2006**, *43*, 721–734. [\[CrossRef\]](#)
13. Linnell, J.D.; Cretois, B.; Nilssen, E.B.; Rolandsen, C.M.; Solberg, E.J.; Veiberg, V.; Kaczensky, P.; Van Moorter, B.; Panzacchi, M.; Rauset, G.R.; et al. The Challenges and Opportunities of Coexisting with Wild Ungulates in the Human-Dominated Landscapes of Europe's Anthropocene. *Biol. Conserv.* **2020**, *244*, 108500. [\[CrossRef\]](#)
14. Ripple, W.J.; Estes, J.A.; Beschta, R.L.; Wilmers, C.C.; Ritchie, E.G.; Hebblewhite, M.; Berger, J.; Elmhagen, B.; Letnic, M.; Nelson, M.P.; et al. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* **2014**, *343*. [\[CrossRef\]](#)
15. Ammer, C.; Vor, T.; Knoke, T.; Wagner, S. Der Wald-Wild-Konflikt: Analyse Und Lösungsansätze Vor Dem Hintergrund Rechtlicher, Ökologischer Und Ökonomischer Zusammenhänge. In *Göttinger Forstwissenschaften*; Niedersächsische Staats-und Universitätsbibliothek and Univ. Verl. Göttingen: Göttingen, Germany, 2010; Volume 5.
16. Boulanger, V.; Baltzinger, C.; Saïd, S.; Ballon, P.; Picard, J.F.; Dupouey, J.L. Ranking Temperate Woody Species along a Gradient of Browsing by Deer. *For. Ecol. Manag.* **2009**, *258*, 1397–1406. [\[CrossRef\]](#)
17. Eiberle, K. Über Den Einfluss Des Wildverbisses Auf Die Mortalität von Jungen Waldbäumen in Der Oberen Montanstufe. *Schweiz. Z. Forstwes* **1989**, *140*, 1031–1042.
18. Rooney, T.P. Deer Impacts on Forest Ecosystems: A North American Perspective. *Forestry* **2001**, *74*, 201–208. [\[CrossRef\]](#)
19. Vavra, M.; Parks, C.G.; Wisdom, M.J. Biodiversity, Exotic Plant Species, and Herbivory: The Good, the Bad, and the Ungulate. *For. Ecol. Manag.* **2007**, *246*, 66–72. [\[CrossRef\]](#)
20. Gill, R.M.A. A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests: 1. Deer. *Forestry* **1992**, *65*, 145–169. [\[CrossRef\]](#)
21. Bergquist, J.; Bergström, R.; Zakharenka, A. Responses of Young Norway Spruce (*Picea Abies*) to Winter Browsing by Roe Deer (*Capreolus Capreolus*): Effects on Height Growth and Stem Morphology. *Scand. J. For. Res.* **2003**, *18*, 368–376. [\[CrossRef\]](#)
22. Harmer, R. The Effect of Plant Competition and Simulated Summer Browsing by Deer on Tree Regeneration. *J. Appl. Ecol.* **2001**, *38*, 1094–1103. [\[CrossRef\]](#)
23. Kupferschmid, A.D.; Bugmann, H. Ungulate Browsing in Winter Reduces the Growth of *Fraxinus* and *Acer* Saplings in Subsequent Unbrowsed Years. *Plant Ecol.* **2008**, *198*, 121–134. [\[CrossRef\]](#)
24. Kuijper, D.P.J.; Jędrzejewska, B.; Brzeziecki, B.; Churski, M.; Jędrzejewski, W.; Żybura, H. Fluctuating Ungulate Density Shapes Tree Recruitment in Natural Stands of the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Veg. Sci.* **2010**, *21*, 1082–1098. [\[CrossRef\]](#)
25. Kupferschmid, A.D.; Bütikofer, L.; Hothorn, T.; Schwyzer, A.; Brang, P. Quantifying the Relative Influence of Terminal Shoot Browsing by Ungulates on Tree Regeneration. *For. Ecol. Manag.* **2019**, *446*, 331–344. [\[CrossRef\]](#)
26. Kupferschmid, A.D.; Bütikofer, L.; Hothorn, T.; Schwyzer, A.; Brang, P. Ungulate Species and Abundance as Well as Environmental Factors Determine the Probability of Terminal Shoot Browsing on Temperate Forest Trees. *Forests* **2020**, *11*, 764. [\[CrossRef\]](#)
27. Côté, S.D.; Rooney, T.P.; Tremblay, J.P.; Dussault, C.; Waller, D.M. Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **2004**, *35*, 113–147. [\[CrossRef\]](#)
28. Stockton, S.A.; Allombert, S.; Gaston, A.J.; Martin, J.L. A Natural Experiment on the Effects of High Deer Densities on the Native Flora of Coastal Temperate Rain Forests. *Biol. Conserv.* **2005**, *126*, 118–128. [\[CrossRef\]](#)
29. Allombert, S.; Gaston, A.J.; Martin, J.L. A Natural Experiment on the Impact of Overabundant Deer on Songbird Populations. *Biol. Conserv.* **2005**, *126*, 1–13. [\[CrossRef\]](#)
30. Popma, J.M.; Nadelhoffer, K.J. Deer Browsing Effects on Temperate Forest Soil Nitrogen Cycling Shift from Positive to Negative across Fertility Gradients. *Can. J. For. Res.* **2020**, *50*, 1281–1288. [\[CrossRef\]](#)
31. Prietzel, J.; Ammer, C. Montane Bergmischwälder Der Bayerischen Kalkalpen: Reduktion Der Schalenwildsdichte Steigert Nicht Nur Den Verjüngungserfolg, Sondern Auch Die Bodenfruchtbarkeit. *Allg. Forst-Und Jagdztg.* **2008**, *179*, 104–112.
32. Pastor, J.; Dewey, B.; Naiman, R.J.; McInnes, P.F.; Cohen, Y. Moose Browsing and Soil Fertility in the Boreal Forests of Isle Royale National Park. *Ecology* **1993**, *74*, 467–480. [\[CrossRef\]](#)
33. Garland, G.; Banerjee, S.; Edlinger, A.; Miranda Oliveira, E.; Herzog, C.; Wittwer, R.; Philippot, L.; Maestre, F.T.; Heijden, M.G.A. A Closer Look at the Functions behind Ecosystem Multifunctionality: A Review. *J. Ecol.* **2021**, *109*, 600–613. [\[CrossRef\]](#)

34. Knoke, T.; Messerer, K.; Paul, C. The Role of Economic Diversification in Forest Ecosystem Management. *Curr. For. Rep.* **2017**, *3*, 93–106. [\[CrossRef\]](#)
35. Knoke, T.; Kindu, M.; Jarisch, I.; Gosling, E.; Friedrich, S.; Bödeker, K.; Paul, C. How Considering Multiple Criteria, Uncertainty Scenarios and Biological Interactions May Influence the Optimal Silvicultural Strategy for a Mixed Forest. *For. Policy Econ.* **2020**, *118*, 102239. [\[CrossRef\]](#)
36. Andrus, R.A.; Hart, S.J.; Veblen, T.T. Forest Recovery Following Synchronous Outbreaks of Spruce and Western Balsam Bark Beetle Is Slowed by Ungulate Browsing. *Ecology* **2020**, *101*. [\[CrossRef\]](#)
37. Seidl, R.; Müller, J.; Hothorn, T.; Bässler, C.; Heurich, M.; Kautz, M. Small Beetle, Large-Scale Drivers: How Regional and Landscape Factors Affect Outbreaks of the European Spruce Bark Beetle. *J. Appl. Ecol.* **2015**, *53*, 530–540. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
38. Seidl, R.; Thom, D.; Kautz, M.; Martin-Benito, D.; Peltoniemi, M.; Vacchiano, G.; Wild, J.; Ascoli, D.; Petr, M.; Honkaniemi, J.; et al. Forest Disturbances under Climate Change. *Nat. Clim. Chang.* **2017**, *7*, 395–402. [\[CrossRef\]](#)
39. Thom, D.; Rammer, W.; Seidl, R. The Impact of Future Forest Dynamics on Climate: Interactive Effects of Changing Vegetation and Disturbance Regimes. *Ecol. Monogr.* **2017**, *87*, 665–684. [\[CrossRef\]](#)
40. Knoke, T.; Gosling, E.; Thom, D.; Chreptun, C.; Rammig, A.; Seidl, R. Economic Losses from Natural Disturbances in Norway Spruce Forests—A Quantification Using Monte-Carlo Simulations. *Ecol. Econ.* **2021**, *185*, 107046. [\[CrossRef\]](#)
41. Clasen, C.; Griess, V.C.; Knoke, T. Financial Consequences of Losing Admixed Tree Species: A New Approach to Value Increased Financial Risks by Ungulate Browsing. *For. Policy Econ.* **2011**, *13*, 503–511. [\[CrossRef\]](#)
42. Imperio, S.; Ferrante, M.; Grignetti, A.; Santini, G.; Focardi, S. Investigating Population Dynamics in Ungulates: Do Hunting Statistics Make up a Good Index of Population Abundance? *Wildl. Biol.* **2010**, *16*, 205–214. [\[CrossRef\]](#)
43. Clasen, C.; Knoke, T. Site Conditions Have an Impact on Compensation Payments for the Loss of Tree Species in Mixed Forests. *Forestry* **2013**, *86*, 533–542. [\[CrossRef\]](#)
44. Ward, A.I.; White, P.C.; Smith, A.; Critchley, C.H. Modelling the Cost of Roe Deer Browsing Damage to Forestry. *For. Ecol. Manag.* **2004**, *191*, 301–310. [\[CrossRef\]](#)
45. van Beeck Calkoen, S.T.; Mühlbauer, L.; Andrén, H.; Apollonio, M.; Balčiauskas, L.; Belotti, E.; Carranza, J.; Cottam, J.; Filli, F.; Gatiso, T.T.; et al. Ungulate Management in European National Parks: Why a More Integrated European Policy Is Needed. *J. Environ. Manag.* **2020**, *260*, 110068. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
46. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. *Nationalparkplan: Leitbild Und Ziele*; Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: Grafenau, Germany, 2010.
47. Heurich, M.; Baierl, F.; Günther, S.; Sinner, K.F. Management and Conservation of Large Mammals in the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta* **2011**, *17*, 1–18.
48. Nichols, J.; Williams, B. Monitoring for Conservation. *Trends Ecol. Evol.* **2006**, *21*, 668–673. [\[CrossRef\]](#)
49. Johnson, B.L. The Role of Adaptive Management as an Operational Approach for Resource Management Agencies. *Conserv. Ecol.* **1999**, *3*, 1–11. [\[CrossRef\]](#)
50. Williams, B.K.; Szaro, R.C.; Shapiro, C.D. *Adaptive Management: The US Department of the Interior Technical Guide*; Technical Report; US Department of the Interior: Washington, DC, USA, 2009.
51. Chevrier, T.; Said, S.; Widmer, O.; Hamard, J.P.; Saint-Andrieux, C.; Gaillard, J.M. The Oak Browsing Index Correlates Linearly with Roe Deer Density: A New Indicator for Deer Management? *Eur. J. Wildl. Res.* **2012**, *58*, 17–22. [\[CrossRef\]](#)
52. Heurich, M. *Ergebnisse der Verjüngungsinventur 2015*; Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: Grafenau, Germany, 2015.
53. Reimoser, F.; Armstrong, H.; Suchant, R. Measuring Forest Damage of Ungulates: What Should Be Considered. *For. Ecol. Manag.* **1999**, *120*, 47–58. [\[CrossRef\]](#)
54. Morellet, N.; Gaillard, J.M.; Hewison, A.J.M.; Ballon, P.; Boscardin, Y.; Duncan, P.; Klein, F.; Maillard, D. Indicators of Ecological Change: New Tools for Managing Populations of Large Herbivores: Ecological Indicators for Large Herbivore Management. *J. Appl. Ecol.* **2007**, *44*, 634–643. [\[CrossRef\]](#)
55. Moog, M. *Bewertung von Wildschäden im Wald: Modelle, Methoden, Bewertung*, 1st ed.; Neumann-Neudamm: Melsungen, Germany, 2008.
56. Rüegg, D.; Nigg, H. Mehrstufige Verjüngungskontrollen Und Grenzwerte Für Die Verbissintensität | Comparative Regeneration Control and Limiting Value of Browsing Damage Intensity. *Schweiz. Z. Forstwes.* **2003**, *154*, 314–321. [\[CrossRef\]](#)
57. Huber, M.O.; Schwyzer, A.; Kupferschmid, A.D. A Comparison Between Plot-Count and Nearest-Tree Method in Assessing Tree Regeneration Features. *Curr. Trends For. Res.* **2018**, *10*, 2638–0013.
58. Gaillard, J.M.; Duncan, P.; van Wieren, S.E.; Loison, A.; Klein, F.; Maillard, D. Managing Large Herbivores in Theory and Practice: Is the Game the Same for Browsing and Grazing Species. In *The Ecology of Browsing and Grazing*; Heldmaier, G., Jackson, R.B., Lange, O.L., Mooney, H.A., Schulze, E.D., Sommer, U., Caldwell, M.M., Gordon, I.J., Prins, H.H.T., Eds.; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2008; Volume 195, pp. 293–307. [\[CrossRef\]](#)
59. Szwagrzyk, J.; Gazda, A.; Muter, E.; Pielech, R.; Szewczyk, J.; Zięba, A.; Zwijacz-Kozica, T.; Wiertelorz, A.; Pachowicz, T.; Bodziarczyk, J. Effects of Species and Environmental Factors on Browsing Frequency of Young Trees in Mountain Forests Affected by Natural Disturbances. *For. Ecol. Manag.* **2020**, *474*, 118364. [\[CrossRef\]](#)
60. Senn, J.; Suter, W. Ungulate Browsing on Silver Fir (*Abies Alba*) in the Swiss Alps: Beliefs in Search of Supporting Data. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *181*, 151–164. [\[CrossRef\]](#)

61. Reimoser, F.; Gossow, H. Impact of Ungulates on Forest Vegetation and Its Dependence on the Silvicultural System. *For. Ecol. Manag.* **1996**, *88*, 107–119. [\[CrossRef\]](#)
62. Hagen, R.; Kühl, N.; Hanewinkel, M.; Suchant, R. Number and Height of Unbrowsed Saplings Are More Appropriate than the Proportion of Browsed Saplings for Predicting Silvicultural Regeneration Success. *Ann. For. Sci.* **2021**, *78*, 21. [\[CrossRef\]](#)
63. Kennel, E. Die Überlebensprognose: Statistische Wertung von Verbissbefunden. *AFZ-Der Wald* **2003**, *25*, 1302–1306.
64. Clasen, C.; Heurich, M.; Glaesener, L.; Kennel, E.; Knoke, T. What Factors Affect the Survival of Tree Saplings under Browsing, and How Can a Loss of Admixed Tree Species Be Forecast? *Ecol. Model.* **2015**, *305*, 1–9. [\[CrossRef\]](#)
65. Eiberle, K.; Nigg, H. Grundlagen Zur Beurteilung Des Wildverbisses Im Gebirgswald. *Schweiz. Z. Forstwes.* **1987**, *138*, 747–785.
66. Odermatt, O. Zur Bewertung von Wildverbiss. Die Methode Eiberle. *Schweiz. Z. Forstwes.* **1996**, *147*, 177–199.
67. Rooney, T.P.; Gross, K. A Demographic Study of Deer Browsing Impacts on Trillium Grandiflorum. *Plant Ecol.* **2003**, *168*, 267–277. [\[CrossRef\]](#)
68. Edenius, L.; Ericsson, G. Effects of Ungulate Browsing on Recruitment of Aspen and Rowan: A Demographic Approach. *Scand. J. For. Res.* **2015**, 1–6. [\[CrossRef\]](#)
69. Richardson, S.; Mill, A.C.; Davis, D.; Jam, D.; Ward, A.I. A Systematic Review of Adaptive Wildlife Management for the Control of Invasive, Non-native Mammals, and Other Human–Wildlife Conflicts. *Mammal Rev.* **2020**, *50*, 147–156. [\[CrossRef\]](#)
70. Polley, H. *Survey Instructions for the 3rd National Forest Inventory (2011–2012) 2nd Revised Version, May 2011 with 4. Corrigendum (21.03. 2014)*; Bundesministerium Für Ernährung, Landwirtschaft Und Verbraucherschutz Ref. 535; Federal Ministry of Food; Agriculture, and Consumer Protection: Bonn, Germany, 2011.
71. McWilliams, W.H.; Westfall, J.A.; Brose, P.H.; Dey, D.C.; Hatfield, M.; Johnson, K.; Laustsen, K.M.; Lehman, S.L.; Morin, R.S.; Nelson, M.D.; et al. A Regeneration Indicator for Forest Inventory and Analysis: History, Sampling, Estimation, Analytics, and Potential Use in the Midwest and Northeast United States. *Gen. Tech. Rep. NRS-148. Newt. Sq. PA US Dep. Agric. For. Serv. North. Res. Station.* **2015**, *148*, 1–74. [\[CrossRef\]](#)
72. Holmström, H.; Kallur, H.; Ståhl, G. Cost-plus-Loss Analyses of Forest Inventory Strategies Based on kNN-Assigned Reference Sample Plot Data. *Silva Fenn.* **2003**, *37*. [\[CrossRef\]](#)
73. Kangas, A.S.; Horne, P.; Leskinen, P. Measuring the Value of Information in Multicriteria Decisionmaking. *For. Sci.* **2010**, *56*, 558–566.
74. Cochran, W.G. *Sampling Techniques*, 3rd ed.; Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics; Wiley: New York, NY, USA, 1977.
75. Knoke, T.; Kindu, M.; Schneider, T.; Gobakken, T. Inventory of Forest Attributes to Support the Integration of Non-Provisioning Ecosystem Services and Biodiversity into Forest Planning—From Collecting Data to Providing Information. *Curr. For. Rep.* **2021**, *7*, 38–58. [\[CrossRef\]](#)
76. Grussu, G.; Testolin, R.; Saulei, S.; Farcomeni, A.; Yosi, C.K.; De Sanctis, M.; Attorre, F. Optimum Plot and Sample Sizes for Carbon Stock and Biodiversity Estimation in the Lowland Tropical Forests of Papua New Guinea. *Forestry* **2016**, *89*, 150–158. [\[CrossRef\]](#)
77. Guadagnoli, E.; Velicer, W.F. Relation of Sample Size to the Stability of Component Patterns. *Psychol. Bull.* **1988**, *103*, 265–275. [\[CrossRef\]](#)
78. Heurich, M.; Neufanger, M. *Die Wälder des Nationalparks Bayerischer Wald: Ergebnisse der Waldinventur 2002/2003 Im Geschichtlichen Und Waldökologischen Kontext*; Nationalpark Bayerischer Wald, Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: Grafenau, Germany, 2005; Volume 16.
79. Heurich, M.; Reinelt, A.; Fahse, L. Waldentwicklung Im Bergwald Nach Windwurf Und Borkenkäferbefall: Die Buchdrucker-massenvermehrung Im Nationalpark Bayerischer Wald. *Wiss. Reihe Bayrischen Staatsforstverwalt.* **2001**, *14*, 9–48.
80. Heurich, M.; Englmaier, K.H. The Development of Tree Species Composition in the Rachel-Lusen Region of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta* **2010**, *16*, 165–186.
81. Stalling, H. Untersuchungen zur Spät- und Postglazialen Vegetationsgeschichte Im Bayerischen Wald. Ph.D. Thesis, Georg-August-Universität Göttingen: Göttingen, Germany, 1987.
82. Sommerfeld, A.; Rammer, W.; Heurich, M.; Hilmers, T.; Müller, J.; Seidl, R. Do Bark Beetle Outbreaks Amplify or Dampen Future Bark Beetle Disturbances in Central Europe? *J. Ecol.* **2020**, 734–749. [\[CrossRef\]](#)
83. van der Knaap, W.O.; van Leeuwen, J.F.N.; Fahse, L.; Szidat, S.; Studer, T.; Baumann, J.; Heurich, M.; Tinner, W. Vegetation and Disturbance History of the Bavarian Forest National Park, Germany. *Veg. Hist. Archaeobotany* **2020**, *29*, 277–295. [\[CrossRef\]](#)
84. Wermelinger, B. Ecology and Management of the Spruce Bark Beetle *Ips Typographus*—A Review of Recent Research. *For. Ecol. Manag.* **2004**, *202*, 67–82. [\[CrossRef\]](#)
85. Bače, R.; Svoboda, M.; Pouska, V.; Janda, P.; Červenka, J. Natural Regeneration in Central-European Subalpine Spruce Forests: Which Logs Are Suitable for Seedling Recruitment? *For. Ecol. Manag.* **2012**, *266*, 254–262. [\[CrossRef\]](#)
86. Zeppenfeld, T.; Svoboda, M.; DeRose, R.J.; Heurich, M.; Müller, J.; Čížková, P.; Starý, M.; Bače, R.; Donato, D.C. Response of Mountain Picea Abies Forests to Stand-Replacing Bark Beetle Outbreaks: Neighbourhood Effects Lead to Self-Replacement. *J. Appl. Ecol.* **2015**, *52*, 1402–1411. [\[CrossRef\]](#)
87. Moser, B.; Schütz, M.; Hindenlang, K.E. Importance of Alternative Food Resources for Browsing by Roe Deer on Deciduous Trees: The Role of Food Availability and Species Quality. *For. Ecol. Manag.* **2006**, *226*, 248–255. [\[CrossRef\]](#)

88. Ewald, J.; Braun, L.; Zeppenfeld, T.; Jehl, H.; Heurich, M. Estimating the Distribution of Forage Mass for Ungulates from Vegetation Plots in Bavarian Forest National Park. *Tuexenia* **2014**, *34*, 53–70. [[CrossRef](#)]
89. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. *Jahresbericht 2017*; Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: Grafenau, Germany, 2017.
90. Gerner, J.; Heurich, M.; Günther, S.; Schraml, U. Red Deer at a Crossroads—An Analysis of Communication Strategies Concerning Wildlife Management in the ‘Bayerischer Wald’ National Park, Germany. *J. Nat. Conserv.* **2011**, *19*, 319–326. [[CrossRef](#)]
91. Kennel, E. Folgerungen Aus Den Ergebnissen Der Verbissinventur in Bayern 1989. *Allg. Forstz.* **1989**, *44*, 1100–1101.
92. Kennel, E. Was Kann Das Vegetationsgutachten Zum Nachhaltigen Management Eines Waldverträglichen Schalenwildbestandes Leisten? *Ber. ANL* **1998**, *22*, 51–58.
93. Bayerische Forstverwaltung. *Anweisung für die Erstellung Forstliches Gutachten zur Situation der Waldverjüngung 2018*; Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten: München, Germany, 2018.
94. Bayerische Forstverwaltung. *Anweisung Für das Stichprobenverfahren zur Erfassung der Seltenen Baumarten und Erstellung der Revierweisen Aussagen zur Verbissituation*; Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten: München, Germany, 2009.
95. Zeppenfeld, T. Evaluierung Der Sonderaufnahme: Seltene Baumarten in Der Verbissinventur—Auswirkungen Auf Den Stichprobenumfang. (Unpublished).
96. Hothorn, T.; Bretz, F.; Westfall, P. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biom. J.* **2008**, *50*, 346–363. [[CrossRef](#)]
97. Fahrmeir, L.; Kneib, T.; Lang, S.; Marx, B. *Regression: Models, Methods and Applications*; Springer: Berlin, Germany, 2013. [[CrossRef](#)]
98. Bates, D.; Mächler, M.; Bolker, B.; Walker, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Lme4. *J. Stat. Softw.* **2015**, *67*. [[CrossRef](#)]
99. Hedeker, D.; Gibbons, R.D.; Flay, B.R. Random-Effects Regression Models for Clustered Data with an Example from Smoking Prevention Research. *J. Consult. Clin. Psychol.* **1994**, *62*, 757–765. [[CrossRef](#)]
100. Neuhaus, J.M.; Kalbfleisch, J.D. Between-and within-Cluster Covariate Effects in the Analysis of Clustered Data. *Biometrics* **1998**, *54*, 638–645. [[CrossRef](#)]
101. Bretz, F.; Hothorn, T.; Westfall, P. Multiple Comparison Procedures in Linear Models. In *COMPSTAT 2008*; Brito, P., Ed.; Physica-Verlag HD: Heidelberg, Germany, 2008; pp. 423–431. [[CrossRef](#)]
102. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2019.
103. Wickham, H.; Averick, M.; Bryan, J.; Chang, W.; McGowan, L.; François, R.; Grolemund, G.; Hayes, A.; Henry, L.; Hester, J.; et al. Welcome to the Tidyverse. *J. Open Source Softw.* **2019**, *4*. [[CrossRef](#)]
104. Cederlund, G.; Bergqvist, J.; Kjellander, P.; Gill, R.; Gaillard, J.; Boisauvert, B.; Ballon, P.; Duncan, P. Managing Roe Deer and Their Impact on the Environment: Maximising the Net Benefits to Society. In *The European Roe Deer: The Biology of Success*; Scandinavian University Press: Oslo, Norway, 1998; Volume 376, pp. 337–372.
105. McRoberts, R.E.; Tomppo, E.O. Remote Sensing Support for National Forest Inventories. *Remote Sens. Environ.* **2007**, *110*, 412–419. [[CrossRef](#)]
106. Carignan, V.; Villard, M.A. Selecting Indicator Species to Monitor Ecological Integrity: A Review. *Environ. Monit. Assess.* **2002**, *78*, 45–61. [[CrossRef](#)]
107. Killip, S.; Mahfoud, Z.; Pearce, K. What Is an Intraclass Correlation Coefficient? Crucial Concepts for Primary Care Researchers. *Ann. Fam. Med.* **2004**, *2*, 204–208. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
108. Sokal, R.; Oden, N. Spatial Autocorrelation in Biology: 1. Methodology. *Biol. J. Linn. Soc.* **1978**, *10*, 199–228. [[CrossRef](#)]
109. Agresti, A.; Coull, B.A. Approximate Is Better than “Exact” for Interval Estimation of Binomial Proportions. *Am. Stat.* **1998**, *52*, 119–126. [[CrossRef](#)]
110. Hoen, H.F.; Solberg, B. Potential and Economic Efficiency of Carbon Sequestration in Forest Biomass Through Silvicultural Management. *For. Sci.* **1994**, *40*, 429–451. [[CrossRef](#)]
111. von Gadow, K. *Forsteinrichtung: Analyse und Entwurf der Waldentwicklung*; Universitätsdrucke, Univ. Verl. Göttingen: Göttingen, Germany, 2005.
112. Motta, R. Ungulate Impact on Rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Height Structure in Mountain Forests in the Eastern Italian Alps. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *181*, 139–150. [[CrossRef](#)]
113. Prodan, M. Punktstichprobe Für Die Forsteinrichtung. *Forst. Holzwirt.* **1968**, *23*, 225–226.
114. Kleinn, C.; Vilčko, F. A New Empirical Approach for Estimation in K-Tree Sampling. *For. Ecol. Manag.* **2006**, *237*, 522–533. [[CrossRef](#)]
115. Staupendahl, K. Die Modifizierte 6-Baum-Stichprobe—Ein Geeignetes Verfahren Zur Erfassung von Waldbeständen. *Allg. Forst. J. Ztg.* **2008**, *179*, 21–33.
116. Lynch, T.B.; Rusydi, R. Distance Sampling for Forest Inventory in Indonesian Teak Plantations. *For. Ecol. Manag.* **1999**, *113*, 215–221. [[CrossRef](#)]
117. Picard, N.; Kouyaté, A.M.; Dessard, H. Tree Density Estimations Using a Distance Method in Mali Savanna. *For. Sci.* **2005**, *51*, 7–18. [[CrossRef](#)]
118. Mandallaz, D. *Sampling Techniques for Forest Inventories*; Applied Environmental Statistics; Chapman and Hall/CRC Press: Boca Raton, FL, USA, 2008.

119. Kleinn, C.; Vilčko, F. Design-Unbiased Estimation for Point-to-Tree Distance Sampling. *Can. J. For. Res.* **2006**, *36*, 1407–1414. [\[CrossRef\]](#)
120. Kuijper, D.; Cromsigt, J.; Churski, M.; Adam, B.; Jędrzejewska, B.; Jędrzejewski, W. Do Ungulates Preferentially Feed in Forest Gaps in European Temperate Forest? *For. Ecol. Manag.* **2009**, *258*, 1528–1535. [\[CrossRef\]](#)
121. Churski, M.; Bubnicki, J.W.; Je, B. Brown World Forests: Increased Ungulate Browsing Keeps Temperate Trees in Recruitment Bottlenecks in Resource Hotspots. *New Phytol.* **2016**, *214*, 158–168. [\[CrossRef\]](#)
122. Bergquist, J.; Löf, M.; Örlander, G. Effects of Roe Deer Browsing and Site Preparation on Performance of Planted Broadleaved and Conifer Seedlings When Using Temporary Fences. *Scand. J. For. Res.* **2009**, *24*, 308–317. [\[CrossRef\]](#)
123. Harmer, R. Survival and New Shoot Production by Artificially Browsed Seedlings of Ash, Beech, Oak and Sycamore Grown under Different Levels of Shade. *For. Ecol. Manag.* **1999**, *116*, 39–50. [\[CrossRef\]](#)
124. Kuijper, D.P.J.; Cromsigt, J.P.G.M.; Jędrzejewska, B.; Miścicki, S.; Churski, M.; Jędrzejewski, W.; Kweczlich, I. Bottom-up versus Top-down Control of Tree Regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Ecol.* **2010**, *98*, 888–899. [\[CrossRef\]](#)
125. Long, Z.T.; Pendergast, T.H.; Carson, W.P. The Impact of Deer on Relationships between Tree Growth and Mortality in an Old-Growth Beech-Maple Forest. *For. Ecol. Manag.* **2007**, *252*, 230–238. [\[CrossRef\]](#)
126. Čermák, P.; Horsák, P.; Špiřík, M.; Mrkva, R. Relationships between Browsing Damage and Woody Species Dominance. *J. For. Sci.* **2009**, *55*, 23–31. [\[CrossRef\]](#)
127. Knoke, T.; Paul, C.; Rammig, A.; Gosling, E.; Hildebrandt, P.; Härtl, F.; Peters, T.; Richter, M.; Diertl, K.H.; Castro, L.M.; et al. Accounting for Multiple Ecosystem Services in a Simulation of Land-use Decisions: Does It Reduce Tropical Deforestation? *Glob. Chang. Biol.* **2020**, *26*, 2403–2420. [\[CrossRef\]](#)
128. Eiberle, K.; Nigg, H. Criteria for Permissible Browse Impact on Sycamore Maple (*Acer Pseudoplatanus*) in Mountain Forests. *Experientia* **1987**, *43*, 127–133. [\[CrossRef\]](#)
129. Rentch, J.S.; Fortney, R.H.; Stephenson, S.L.; Adams, H.S.; Grafton, W.N.; Anderson, J.T. Vegetation-Site Relationships of Roadside Plant Communities in West Virginia, USA. *J. Appl. Ecol.* **2005**, *42*, 129–138. [\[CrossRef\]](#)
130. Bakker, J.D. Increasing the Utility of Indicator Species Analysis. *J. Appl. Ecol.* **2008**, *45*, 1829–1835. [\[CrossRef\]](#)
131. Anderson, R.C. Height of White-Flowered Trillium (*Trillium Grandiflorum*) as an Index of Deer Browsing Intensity. *Ecol. Appl.* **1994**, *4*, 104–109. [\[CrossRef\]](#)
132. Kremen, C. Assessing the Indicator Properties of Species Assemblages for Natural Areas Monitoring. *Ecol. Appl. Publ. Ecol. Soc. Am.* **1992**, *2*, 203–217. [\[CrossRef\]](#)
133. Williams, B.K.; Nichols, J.D.; Conroy, M.J. *Analysis and Management of Animal Populations*; Elsevier Science: Burlington, MA, USA, 2002.
134. Leder, B. Die Vogelbeere—Eine Unterschätzte Baumart Unserer Mittelgebirge. In *Beiträge zur Vogelbeere*; Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Ed.; Berichte Aus Der Bayerischen Landesanstalt Für Wald- Und Forstwirtschaft: Freising, Germany, 1998.
135. Walters, M.B.; Farinosi, E.J.; Willis, J.L. Deer Browsing and Shrub Competition Set Sapling Recruitment Height and Interact with Light to Shape Recruitment Niches for Temperate Forest Tree Species. *For. Ecol. Manag.* **2020**, *467*, 118134. [\[CrossRef\]](#)
136. Ammer, C.; Stimm, B.; Mosandl, R. Ontogenetic Variation in the Relative Influence of Light and Belowground Resources on European Beech Seedling Growth. *Tree Physiol.* **2008**, *28*, 721–728. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
137. Pépin, D.; Renaud, P.C.; Boscardin, Y.; Goulard, M.; Mallet, C.; Anglard, F.; Ballon, P. Relative Impact of Browsing by Red Deer on Mixed Coniferous and Broad-Leaved Seedlings—An Enclosure-Based Experiment. *For. Ecol. Manag.* **2006**, *222*, 302–313. [\[CrossRef\]](#)
138. Čermák, P. Browsing and Peeling Damage on Woody Plants in the Czech Republic. In *Folia Forestalia Bohemica: Sborník Původních Vědeckých Prací a Monografií*; Lesnická práce: Kostelec nad Černými lesy, Czech Republic, 2007; Volume 6.
139. Wallgren, M.; Bergström, R.; Bergqvist, G.; Olsson, M. Spatial Distribution of Browsing and Tree Damage by Moose in Young Pine Forests, with Implications for the Forest Industry. *For. Ecol. Manag.* **2013**, *305*, 229–238. [\[CrossRef\]](#)
140. Connell, J.H. Apparent versus “Real” Competition in Plants. In *Perspectives on Plant Competition*; Academic Press: New York, NY, USA, 1990; pp. 9–26. [\[CrossRef\]](#)
141. Seagle, S.W.; Liang, S.Y. Application of a Forest Gap Model for Prediction of Browsing Effects on Riparian Forest Succession. *Ecol. Model.* **2001**, *144*, 213–229. [\[CrossRef\]](#)
142. De Jager, N.R.; Drohan, P.J.; Miranda, B.M.; Sturtevant, B.R.; Stout, S.L.; Royo, A.A.; Gustafson, E.J.; Romanski, M.C. Simulating Ungulate Herbivory across Forest Landscapes: A Browsing Extension for LANDIS-II. *Ecol. Model.* **2017**, *350*, 11–29. [\[CrossRef\]](#)
143. Seidl, R.; Rammer, W.; Scheller, R.M.; Spies, T.A. An Individual-Based Process Model to Simulate Landscape-Scale Forest Ecosystem Dynamics. *Ecol. Model.* **2012**, *231*, 87–100. [\[CrossRef\]](#)
144. Jorritsma, I.; van Hees, A.; Mohren, G. Forest Development in Relation to Ungulate Grazing: A Modeling Approach. *For. Ecol. Manag.* **1999**, *120*, 23–34. [\[CrossRef\]](#)
145. Weisberg, P.J.; Bonavia, F.; Bugmann, H. Modeling the Interacting Effects of Browsing and Shading on Mountain Forest Tree Regeneration (*Picea Abies*). *Ecol. Model.* **2005**, *185*, 213–230. [\[CrossRef\]](#)

Bödeker et al., 2023

Bödeker, K., Jordan-Fragstein, C., Vor, T., Ammer, C., und Knoke, T. (2023). Abrupt Height Growth Setbacks Show Overbrowsing of Tree Saplings, Which Can Be Reduced by Raising Deer Harvest. *Scientific Reports*, 13(1):12021.

Springer Nature verlangt von den Autoren keine formelle Genehmigung für die Wiederverwendung eines Artikels in einer Dissertation. Diese Publikation ist lizenziert unter der Creative Commons Attribution 4.0 International License:

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Die individuellen Leistungsbeträge der Autoren finden sich auf Seite 15 der Publikation.



OPEN

Abrupt height growth setbacks show overbrowsing of tree saplings, which can be reduced by raising deer harvest

Kai Bödeker^{1✉}, Claudia Jordan-Fragstein², Torsten Vor³, Christian Ammer⁴ & Thomas Knoke¹

Intensive ungulate browsing significantly impacts forests worldwide. However, it is usually not single browsing events that lead to sapling mortality, but the little-researched interactions of browsed saplings with their biotic and abiotic environment. (I) Our objective was to assess the impact of ungulate browsing on the growth of young saplings relative to other environmental factors by utilizing their height increment as a sensitive measure of vitality to indicate their status. (II) Furthermore, we aimed to identify factors affecting ungulate browsing at our study sites, assessed as browsing probabilities, and identify effective mitigation measures for browsing impact. We analyzed an extensive sapling dataset of 248 wildlife exclosures, which were erected in 2016 in beech dominated forests across Germany and assessed annually until 2020. (I) Browsing probability and light availability were the most influential parameters for selectively browsed, admixed tree species (e.g., sycamore maple). Height increment showed abrupt setbacks, which caused a permanent collapse of growth when browsing exceeded a certain level. However, light availability enhanced height increment. (II) An increase in deer harvest reduced the browsing probability of selectively browsed species considerably. We conclude that the growth-inhibiting effect of ungulate browsing is a multifactorial phenomenon, which can be mitigated by silvicultural management and efficient hunting strategies.

In Europe, browsing by ungulates like roe (*Capreolus capreolus* L.) and red (*Cervus elaphus* L.) deer is a key variable shaping forest structure, composition, and development^{1–3}. Long before such large-scale changes become visible, the effects of browsing on trees can be observed on the individual sapling level^{4,5}.

Successive browsing on the primary shoot can significantly reduce sapling height growth, a crucial indicator of plant vitality and mortality risk^{4,6,7}. As plants compete for scarce resources such as light, browsed saplings are at a distinct disadvantage compared to untouched ones due to factors like ungulate preferences or location^{8–12}. The legacy of this competitive disadvantage can persist long after affected saplings outgrow ungulates' maximum browsing height and can result in their mortality¹³. Consequently, selectively browsed species are typically under-represented in mature mixed stands, rendering those stands less diverse^{4,12,14}. This is important because stand species diversity can promote productivity^{15,16}, mitigate the risk of stand failure following natural disturbance^{17–19} and foster elevated biodiversity (e.g., the floristic diversity)^{20,21}—key considerations for climate-smart multifunctional forestry^{22,23}. Beyond that, there are compelling instances in the scientific literature illustrating that ungulate browsing can precipitate extensive regeneration failures, or prevent forests from achieving their mature state^{14,24}.

However, ungulates and forest owners tend to favor the same tree species that are relatively scarce. Consequently, to promote the growth of desirable tree species, forest owners may need to employ expensive methods such as fencing to reduce browsing pressure^{6,17,25}. For managers to cost-efficiently promote these selectively browsed species in mixed stands, more information is needed regarding the major factors influencing their height growth, browsing intensity thresholds, and the efficacy of common browsing-control measures like hunting.

¹Institute of Forest Management, Department of Life Science Systems, TUM School of Life Sciences Weihenstephan, Technical University of Munich, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Germany. ²Chair of Forest Protection, Institute of Silviculture and Forest Protection, Technical University of Dresden, Piennner Straße 8, 01737 Tharandt, Germany. ³Faculty of Resource Management, University of Applied Sciences and Arts, Büsngenweg 1a, 37077 Göttingen, Germany. ⁴Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones and Centre for Biodiversity and Sustainable Land Use, University of Göttingen, Büsngenweg 1, 37077 Göttingen, Germany. ✉email: kai.boedeker@tum.de

At a physiological level, both height growth and browsing resilience are predictably influenced by abiotic factors like soil acidity, water and nutrients^{26–28}. In a terminal shoot clipping experiment, Csilléry et al.¹¹ conclude that “browsed” silver fir (*Abies alba* L.) saplings can recover quicker on rich soils. Furthermore, light availability on the forest floor is a central resource influencing the vitality, morphology, and radial and height growth of regenerating forests^{4,29–31}. However, our current understanding of the significance of these growth-influencing parameters largely relies on case studies centered on economically important species like beech, Norway spruce (*Picea abies* L.), and silver fir (*Abies alba* L.) (e.g., Csilléry et al.¹¹ and Kupferschmid et al.²⁹). Surprisingly, research has largely overlooked less common species like rowan (*Sorbus aucuparia* L.), birch (*Betula* spp.), and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.)—even though these species are rare, in part, because they are selectively browsed by ungulates, making them potentially sensitive indicators of changing browsing patterns³². Even if more data about the physiological responses of these species to browsing were available, the existence of ecological feedbacks would make it difficult to extrapolate to the stand or landscape scale. For instance, greater light availability supports not only the growth of saplings, but also of other understory species like shrubs and herbaceous plants^{33,34}. More understory biomass usually means better forage, which may help explain why browsing event surges tend to track with increasing canopy gap size^{34,35}. In such cases, it is not only important for forest managers to know how individual saplings may respond to browsing damage, or how to mitigate damages; guidance on browsing itself is also needed.

Efforts to generate evidence-based guidelines for acceptable browsing thresholds represent a first step in this direction. Eiberle and Nigg^{7,36}, for instance, used the correlation between relative height increment loss and mortality to suggest browsing thresholds which, if exceeded in the long term, could threaten the viability of the browsed tree species. However, these thresholds are based on relatively coarse assumptions (e.g., sapling mortality occurs if height growth decreases by more than 25%), have a very limited local validity (Swiss mountain forests), and neglect all growth parameters apart from browsing. Nonetheless, these thresholds are, to the best of our knowledge, the only ones of their kind and are used in the field to size up ungulate browsing damage in European forests^{13,32,37}.

How should forest managers act when overbrowsing has become problematic? In Central Europe, providing excellent ungulate habitat conditions and where large predators are either rare or absent^{38,39}, ungulate numbers have increased steadily over the last century^{40,41}. In the absence of predators, controlling ungulate populations and browsing behavior via hunting is the most common means of regulating browsing impacts^{42,43}. Scientists are divided, however, about whether its effectiveness is borne out by the empirical evidence. In Canada, for instance, significant increases in ungulate cullings failed to generate a measurable effect on browsing impact⁴⁴, and hunting-induced reductions in ungulate density in the Czech Republic failed to protect rare, selectively browsed species⁴⁵. Hothorn and Müller⁴⁶ present contradictory evidence that hunting can, in fact, control browsing impact—but only if the ungulate harvest sizes suggested by authorities are based on regularly-conducted browsing damage surveys. Possible rationales for their observation might be a downsized ungulate population, or fear triggered by hunting, leading to avoidance of the regeneration sites⁴³.

This study aims to contribute to a more robust understanding of dynamics at the ungulate-sapling-environment nexus, with a special emphasis on selectively browsed European tree species. To that end, we present a detailed analysis of results from a large-scale ungulate exclusion experiment designed to capture regeneration dynamics in versatile forests across Germany, featuring 248 study sites spanning a wide range of browsing intensities, sapling densities, growth conditions, and hunting regimes, based on the following research questions:

- (I) What is the influence of ungulate browsing on selectively browsed, admixed saplings’ height growth compared to other environmental factors?
- (II) How much deer browsing is tolerable on our study sites without risking unrecoverable height growth losses?
- (III) Can local hunting activities alter ungulate browsing impact?

Methods

Study sites and experimental design. The data we used in this research was captured through the Bio-Wild project. Forest regeneration data was gathered in five different German states (Baden-Wuerttemberg, North Rhine-Westphalia, Saarland, Saxony-Anhalt, and Thuringia) (see Fig. 1). Throughout the states, 248 separate 100 m² (10 × 10 m) large wildlife enclosures were established in 2016, with each one having an identical control plot (unfenced, with ungulate impact). Each monitoring area (a single enclosure plot with the associated reference plot) was arranged with site conditions as similar as possible (light, soil, topography, regeneration emergence). The fencing enclosed an area of 144 m² (12 × 12 m) to build a one-meter browsing buffer zone around the actual plot⁴⁷. The pair of plots were carefully laid out to ensure they did not directly adjoin each other, to avoid atypical site conditions as wildlife tend to travel along fences^{48,49}. Applying the statistical model by Kolo et al.⁵⁰, the monitoring areas were selected based on the highest probability of regeneration occurrence. Every monitoring area represented maximally 100 ha of forest.

Vegetation surveys. Between 2016 and 2020 annual vegetation surveys took place. The year 2016 represents the initial state. To guarantee a uniform dataset of high quality, the vegetation data was captured by the same team each year, using the same acquisition protocol in late summer. Beech was the dominant species. For woody vegetation between 50 and 500 cm, the species was identified, height was measured, and their terminal shoots were checked for browsing [True/False]. Though height was measured annually, the individual trees were not tagged and tracked over time. We used the total sapling density per plot, regardless of species, to include the impact of potential inter- and intraspecific competition.

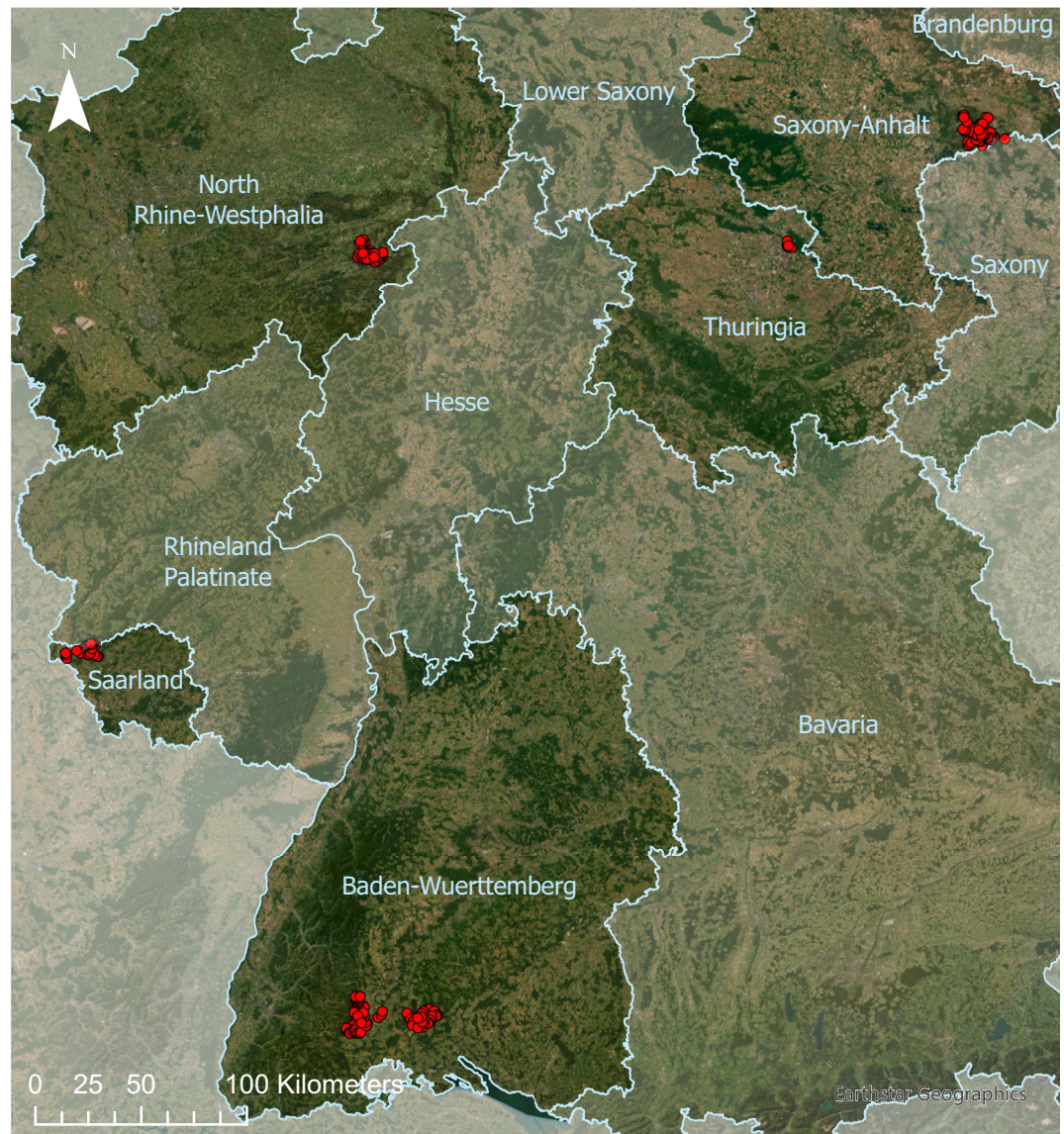


Figure 1. Map of the designated monitoring areas, each marked with a red point, covering five German states.

Environmental variables. Several variables of potential impact on the growth development of forest regeneration were acquired (see Supplementary Table S1):

Light variables. Annual light conditions were captured for each plot using hemispheric images produced via a fisheye lens device (Solariscope, Behling SOL300) to compare with Annighöfer et al.³⁰. We observed the direct (DSF), indirect (ISF) and total site factor (TSF) measurements. The light measurements were performed at 2 m above the ground with 5 replications.

Hunting. Prior to the project starting, the representatives of administrative hunting districts were asked to choose between two hunting regimes. In regime A, the aim was to reduce browsing pressure through hunting. To achieve that objective, hunters were instructed to shoot any ungulates they encountered that could legally be hunted. Also, hunters and forest owners were asked to cooperate closely with each other, to communicate their goals. Ungulates should be disturbed as little as possible by limiting the frequency of hunting activities. However, when hunting was executed, it should have been in the form of more intense, coordinated efforts such as driven hunts, rather than individuals hunting alone. The intentions of hunting regime A were not subject to any implementation control. Regime B provided the option to spare animals because of hunting customs (such as male deer without antlers). Hunting was carried out as before the start of the project. Both hunting regimes (A and B) were carried out by sport hunters. Given the subjective characteristics of the hunting regime variable, it was solely utilized as a stratifying variable in the context of question III.

Hunting information is quantified by roe deer kills per 100 ha⁻¹ a⁻¹ for every hunting district containing a monitoring area. Roe deer were shot in every hunting district. We provided an additional globally summarizing

ungulate harvest category, as in some districts red deer, fallow deer (*Dama dama* L.) and wild boar (*Sus scrofa* L.) shots were also reported. No hunting district was populated by wolves (*Canis lupus* L.), though sporadic wolf sightings were made in Saxony-Anhalt in the later phase of the project. We attempted to rate local hunting efficiency by providing the shots of roe deer and ungulates per 100 ha per month in which people were actively hunting.

Additional Variables. We complemented our field data with additional variables potentially impacting growth and browsing, derived from publicly available sources (see Supplementary Table S1). Annual weather data from the German Climate Data Center were joined to our data, including mean air temperature 2 m above ground, quantity of days with a minimum temperature below 0 °C and maximum temperature above 30 °C, precipitation, sunshine duration, day the vegetation growth period began and ended. All weather maps came preprocessed and resolve with a 1 km grid; the weather data processing was conducted by the German Climate Data Center according to the “General Meteorological Standards”^{51–53}. Soil texture and soil type information was joined to our dataset by utilizing soil survey maps (scale 1:1,000,000) by the German Federal Institute for Geosciences and Natural Resources⁵⁴. We incorporated fragmentation and forest edge effects by calculating the forest size and forest edge circumference in which the monitoring areas were located. Also, adapted from Takarabe and Iijima 2020⁵⁵, we calculated the forest proportion in a 750 m radius around the center of each monitoring area and the distance of the center to the closest forest edge. To account for local terrain or relief effects, we first determined the elevation with a 38.2 m resolution at a 0° latitude, using the R-Package *elevatr*⁵⁶. Based on the created elevation raster-data we could compute the slope, aspect, topographic position index (TPI), terrain ruggedness index (TRI) and roughness according to Wilson et al.⁵⁷ using the raster R-Package⁵⁸.

Data preparation. As individual saplings could not be tracked over time, we could not directly distinguish in- or out-growing saplings into the 50–500 cm height class, or trees that recently died off. To focus on the height increment of the original saplings from 2016, we constructed an extensive filter function. The function retrieves its first filter conditions from the 2016 data separately for every species and plot, by counting the individuals and determining the smallest sapling size. Applying these plot-species-specific conditions to the following year's data, we created subsets of all trees larger than the smallest of the condition-year. If the subset then had a higher sapling count than in the previous year, only the tallest individuals were selected. If the subset had fewer individuals than the year before, the number of missing saplings was collected in a separate missing-saplings dataset. If no information was found for a filter condition, the individuals of the previous year were also collected in the missing-saplings dataset. If the height of the saplings absent from the previous year's data was less than 400 cm, the algorithm categorized them as “no longer within our observation scope” (potentially due to mortality). Conversely, if the saplings' height exceeded 400 cm, they were considered as potentially having grown beyond our measurement range. After the filter function ran through all plots and species of the subsequent year, the new dataset formed new filter conditions. During the filtering process, 2016 data stayed untouched, as it initialized the starting condition. In the end, we obtained two datasets: one documenting the development of the live saplings since 2016, and one recording the saplings that either died (for an indeterminate reason) or grew out of the height class. The count of the potentially dead saplings was later appended to the live sapling dataset as an additional explanatory variable. We determined annual height growth (for question I and II) as the difference between the median heights of consecutive years per species group and plot.

Due to the focus of this study on rare, preferentially browsed species, we increased the sample size for our models (except for the height growth filter function) by grouping rare species with similar properties according to the German National Forest Inventory (compare Lorenz et al.⁵⁹). We formed 3 tree species groups (see Supplementary Table S2):

- “Other deciduous tree species with a high life expectancy” (ODH) (main tree species: sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.))
- “Other deciduous tree species with a short life expectancy” (ODS) (main tree species: (*Sorbus aucuparia* L.))
- Selectively browsed conifers (main tree species: silver fir).

Data analysis. We parsed our data using a two-step approach. First, we computed our dependent variables (height growth for questions I and II, and browsing for question III), which we then predicted using a random forest model. Random forest models are a type of ensemble learning technique that builds multiple decision trees⁶⁰. We chose this approach because random forests are exceptionally well-equipped to evaluate the predictive influence of numerous independent variables on dependent variables, regardless of their statistical distribution^{61,62}.

We quantified ungulate impact by predicting the annual browsing probability (BP) for every plot and species using a logistic mixed effect regression based on the data of every state (compare to^{32,63}). The mixed effect logistic regression accounts for the binary nature of our browsing response variable [true/false] and allows predictions for plots where a small sample size would result in extreme stochastic browsing percentages^{32,62}. Furthermore, ungulate browsing is known to be spatially and temporally correlated⁶⁴, which we addressed by implementing the random effect. We applied a fixed nested effect between data acquisition year and species group (without intercept) and let a random intercept vary among hunting district and plot with a random slope on year (see Eq. 1). Following the approach of Hothorn et al.⁶³, we enforced that the linear approximation passes through the origin to obtain expected values for each fixed categorical predictor. BP was predicted for saplings in roe deer reach (<1.30 m) using the fixed and random effect structure of the model.

$$\eta_{h,p} = \beta_1(\text{year}_{h,p} \times \text{species.group}_{h,p}) + \beta_2\text{year}_{p,h} + \gamma_{2,h}\text{year}_{h,p} + \gamma_{2,p|h}\text{year}_{h,p} + \gamma_{0,h} + \gamma_{0,p|h} + e_{h,p} \quad (1)$$

where:

- $\eta_{h,p}$ = linear predictor for the browsing probability,
- β_1 = fixed slope parameter for the interaction of year and species.group,
- $\text{year}_{h,p} \times \text{species.group}_{h,p}$ = interaction term,
- $\beta_2\text{year}_{p,h}$ = fixed slope parameter for year,
- $\gamma_{2,h}\text{year}_{h,p} + \gamma_{2,p|h}\text{year}_{h,p}$ = random slope for year, varying by hunting district h and plot p nested within hunting district h ,
- $\gamma_{0,h} + \gamma_{0,p|h}$ = cluster-specific (random) deviations from the intercept, varying by hunting district h and plot p nested within hunting district h ,
- $e_{h,p}$ = residual error terms.

We then used BP in the random forest regression model as an explanatory variable for research questions I and II to observe the influence of browsing on the “early mortality detection measure” height growth. For question III we used BP as the dependent variable, given its direct correlation with ungulate height growth loss.

To avoid unwanted collinearity effects in our model, we eliminated strongly correlated variables. For example, we retained ISF as the only light variable in our dataset. The variables described in the sections “[Vegetation surveys](#)” and “[Additional Variables](#)” are our explanatory variables in the random forest model. The final selection of explanatory variables is provided in the Figures 2 (Question I and II) and 4 (Question III). Hunting variables, such as roe deer harvest, could not be included for the height growth prediction, as they refer to a hunting district (which may include multiple monitoring areas) and do not impact height growth inside fenced plots.

We fitted a separate random forest model for all tree species groups. The models used to address questions I and II are identical. Furthermore, for research aspect III, we stratified between the two hunting regimes, to differentiate between the “willingness for change” and “no-change” group (see section “[Hunting](#)”).

All data manipulation and statistical analysis was executed in the statistical programming language R v. 4.1.2. We applied the R-package `randomForest` for fitting our random forest models⁶⁵. We determined the variable importance according to Breiman⁶¹ as permutation importance. To display the marginal effect of explanatory variables on the dependent variable we fitted partial plots, provided by the `randomForest` R-package (see below). We took in-data variability into account by bootstrapping 85% of our data per partial fit. To identify trends from the resampled predictions, we applied the `loess` function to create a smoothed tendency

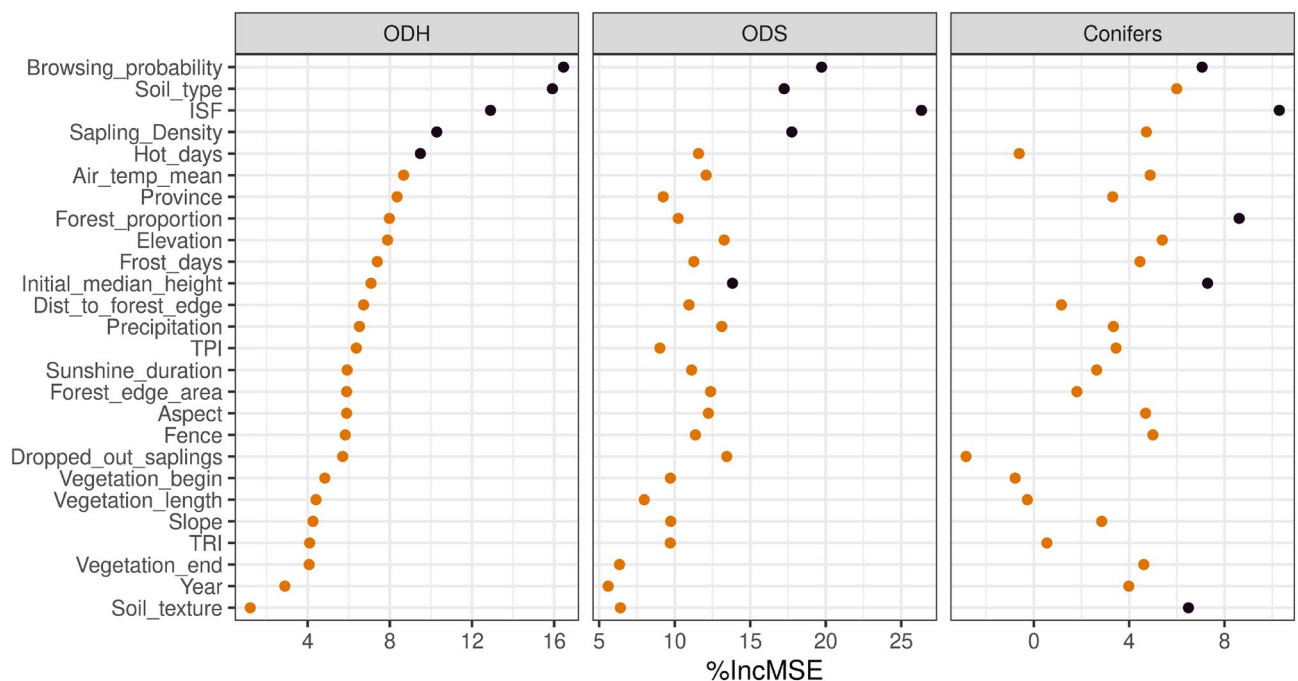


Figure 2. Permutation importance (relative increasing mean square error) predicting height growth for all explanatory variables and the tree species groups ODH (other deciduous tree species, high life expectancy), ODS (other deciduous tree species, short life expectancy) and conifers. The explanatory variables are sorted in decreasing order according to the permutation importance of ODH. The top five variables of each tree species group are highlighted in black.

curve. Each prediction is based on 500 'trees' with a minimal node size of 5. We based our logistic mixed effect regression on the `lme4` package⁶⁶.

Results

Variables influencing height growth (Question I and II). On average, annual height growth varied over all tree species groups between minimal 17.75 cm to 19.15 cm year⁻¹. We found in one ODS plot the highest median growth rate of 68 cm year⁻¹ and the lowest for ODH with -34.5 cm year⁻¹. A negative growth rate is possible, as we could not track individual trees; a total failure of the saplings appears negative on median between two subsequent years.

The species-separated random forest model could explain > 20% of variance for deciduous trees (ODH = 22%, ODS = 30%). However, we found a rather low pseudo r-squared for the conifers of 11%. The generally small sample size and the large variation between growth rates between monitoring areas contributed to the low pseudo r-squared of the conifers.

Here, we present the impact and marginal effect of a selected group of coefficients on the height development of the admixed tree species groups. The complete overview of all marginal effects can be found in the supplements (1st PDF).

At least one *light availability* variable was highly influential for all admixed tree species groups (see Fig. 2). Up to a certain level, light availability was positively correlated with height growth. However, we found the general trend that after a certain threshold level was crossed (e.g. above an indirect site factor of 0.5), height increase stagnated or even slightly decreased (see Fig. 3). That said, our sample size above that threshold was limited. The data distributions (rugs above the x-axis) reveal the focus of our study on "dark" beech dominated forests.

The *number of saplings per plot*, implemented to represent inter- and intraspecific competition, has a medium (conifers and ODS) to high (ODH) permutation importance. For all tree species groups, we observed a clear tendency of increasing height growth with increasing sapling density (see Figs. 2 and 3).

Browsing probability (BP) was a highly height-growth-impacting variable for all tree species (see Fig. 2). However, in comparison to the conifers, the deciduous trees were >6 times more impacted by browsing (see section "Regulating ungulate browsing" and Supplementary Fig. S1). For ODH the median annual height increment was the highest on un- or little (BP < 10%) browsed plots. Crossing the 10% BP threshold led to an abrupt drop in height gain. Beyond this threshold, annual height growth did not recover, but decreased constantly with a low slope. Similar observations could be made with ODS, although here the threshold was reached at a BP of about 40% (see Fig. 3).

We can exclude that the observed abrupt height growth setbacks result from overfitting our model; the rugs, describing the data density on the x-axis, neither formed clusters, which would evince a site-dependent "random" effect, nor do they reveal outliers, due to a low sample size (see Fig. 3). Nevertheless, we could not detect such a sudden setback for the conifers, though a considerable and constant decrease in height increment with rising BP until a BP of ca. 8% was detected. After 8% > BP the negative slope flattened a little. For BP > 20% no reliable predictions can be made, due to insufficient observations (see Fig. 3).

The categorical variable *soil type* played a major role when predicting annual height increment for all three tree species groups (see Figure 2). The conifers performed best on nutrient-rich fluvisols (11) and eutric cambisols (32). Furthermore, we detected high growth rates on dry podzolic cambisols (28, 31) and poor dystric cambisols (55). The largest height growth was found for ODH on eutrophic soils with good water storage capabilities, such as fluvisols (11), eutric cambisols/haplic luvisols (32, 42, 60), cumulic anthrosols (71). ODS grew fastest on haplic luvisols (42). However, high growth rates of ODS were also observed on sites with less nutrients, for instance spodo-stagnic, dystric or spodic cambisols (28, 55, 59). In contrast to ODH, the lowest ODS height growth was found on the nutrient-rich fluvisols (11) and cumulic anthrosols (71) at ODS, while ODH grew the slowest on the nutrient deficient podzolic cambisols (28, 31) (see Fig. 3).

The binary *fencing* information (fence/control) had little to no impact on the height growth prediction. Minor, non-significant fencing effects can be observed for all three tree species groups (see Figs. 2 and 3).

The variables that are mentioned exclusively in the supplement show non-evaluable or -interpretable marginal effects on the height growth prediction, despite sometimes high permutation importances. These marginal effects show either flat curves with a high dispersion of the single estimates of the bootstrapped data, e.g., vegetation length and frost days, or the curves are flat with a local overfit of an outlier, e.g., the aspect variable (see 1st supplementary PDF).

Regulating ungulate browsing (Question III). For heavily browsed tree species, the previous section showed that browsing is one of the most important variables influencing height growth and thus mortality of young trees. Therefore, our third research question focuses solely on variables that allow regulation of ungulate impact. A complete list of the marginal effects on BP can be found in the supplementary PDFs 2 and 3.

BPs of the control plots with hunting regime A (without hunting customs), were significantly lower than with hunting regime B for all deciduous tree species groups. ODS had an insignificantly higher BP under hunting regime B for a single year (2018). For the rest of the time series, average BP for the conifers was slightly lower under hunting regime B. The highest BP was found for ODH: in 2020 it was about 46% (hunting regime A) and about 58% (hunting regime B). ODS had about 39% BP under regime A and 48% under regime B at the end of the time series. Browsing on conifers was much lower with 8% BP for both hunting regimes in 2020. Despite the large BP differences between deciduous trees and conifers, over time they all reflect the same increasing or decreasing BP tendencies (see Supplementary Fig. S2).

The coefficients predicting BP of the two deciduous groups in hunting regime A explains > 60% (ODH=67%, ODS=63%) of the variability of the data. The pseudo r-squared for hunting regime B predictions are generally

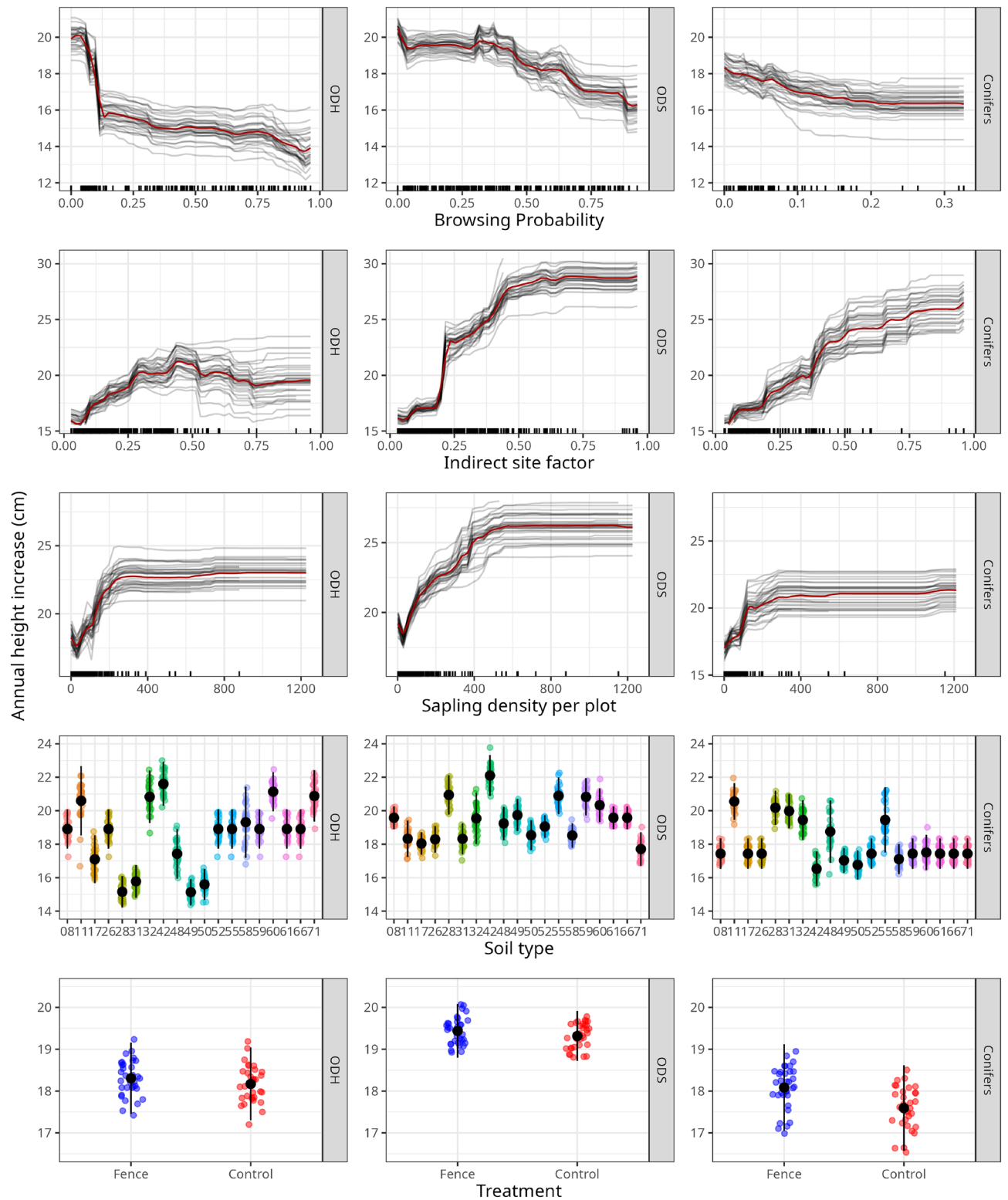


Figure 3. Marginal effects for selected explanatory variables predicting the median annual height increase in the tree species groups ODH (other deciduous tree species, high life expectancy), ODS (other deciduous tree species, short life expectancy) and conifers. A legend for the soil types can be found in the Supplementary Table S3.

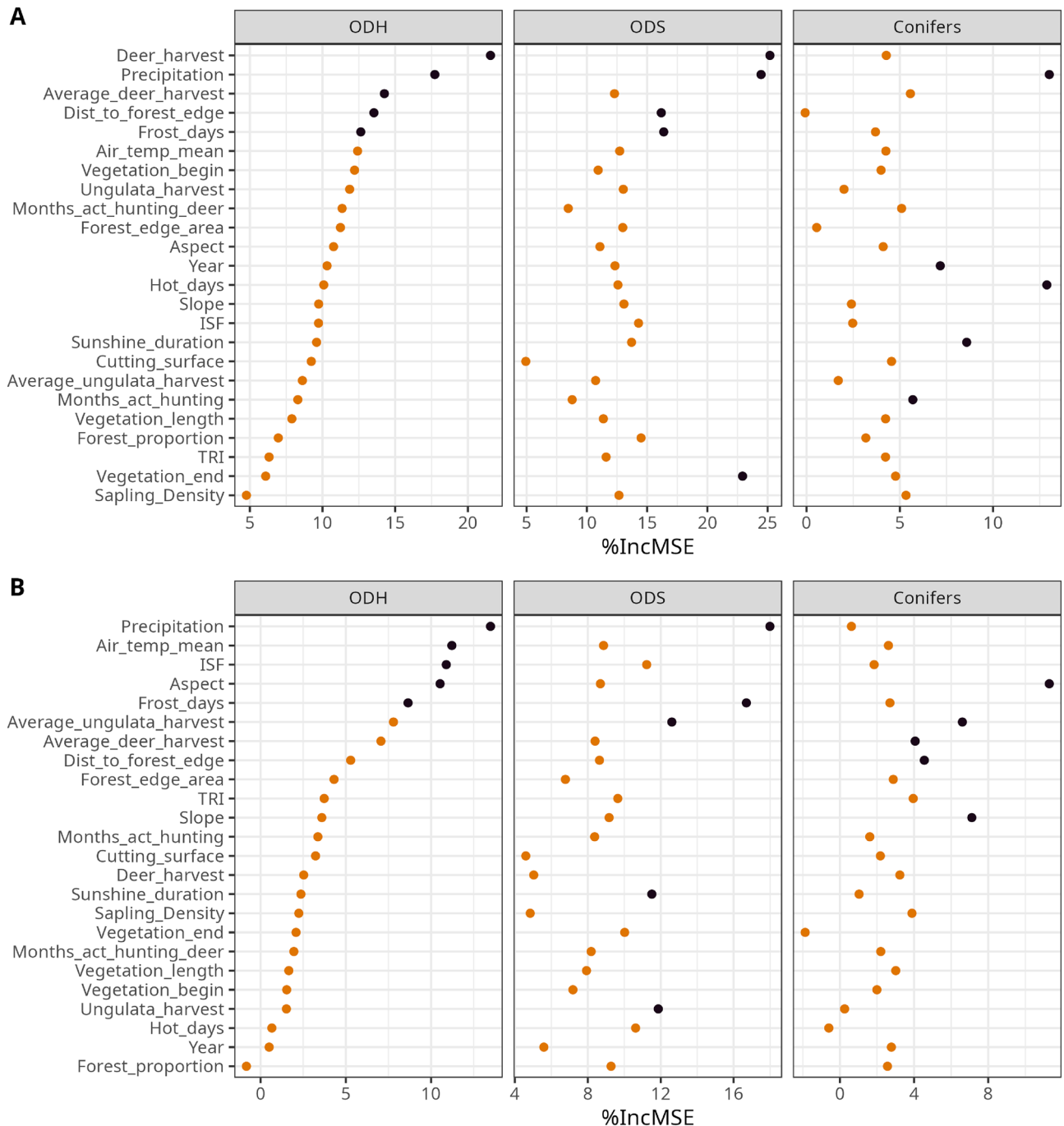


Figure 4. Permutation importance (relative increasing mean square error) predicting BP under hunting regimes A and B for all explanatory variables and the tree species groups ODH (other deciduous tree species, high life expectancy), ODS (other deciduous tree species, short life expectancy) and conifers. The explanatory variables are sorted in decreasing order according to the permutation importance of ODH. The top five variables of each tree species group are highlighted in black.

lower than A, though sufficient: for ODH we found 48% and for ODS 56%. The pseudo r -squared for the rarely observed conifers is considerably lower: 40% for regime A and 11% for regime B.

BP of the two intensively browsed deciduous tree species groups under hunting regime A are both highly impacted by human hunting activities (see Fig. 4A). The *annual deer harvest per 100 ha* is the most important variable, which significantly reduces BP (see Fig. 5A). BP of ODH could be reduced by ca. 15 and ODS by ca. 10 percentage points. It is worth mentioning that a decrease in BP appeared in both species groups at annual harvest levels of around 8 deer per 100 ha, supported by a dense sample density. A tendency of declining BPs can also be explained with the more general ungulate harvest size (see 2nd supplementary PDF). Nevertheless, this variable is not listed among the most BP impacting variables of the deciduous trees.

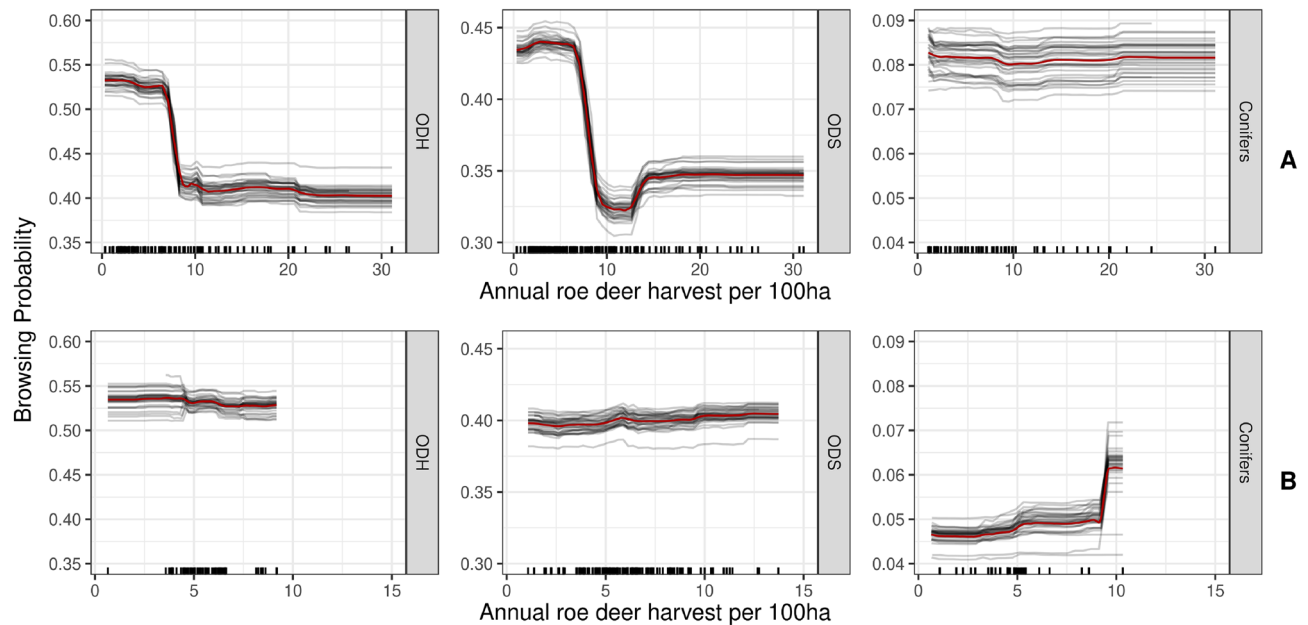


Figure 5. Marginal effects of the annual deer harvest size per 100 ha, predicting the browsing probability (BP), separated in the two hunting regimes A and B and the tree species groups ODH (other deciduous tree species, high life expectancy), ODS (other deciduous tree species, short life expectancy) and conifers.

However, for BP predictions of deciduous trees on sample sites under hunting regime B, hunting variables were not as important as under regime A (see Fig. 4B). Increasing annual deer or ungulate harvest sizes were not correlated with BP (see Fig. 5B). It must, of course, be considered that the hunting regime B has overall lower maximum roe deer harvest rates than A.

Discussion

We found that competition and light significantly enhance height growth, whereas browsing is detrimental. This negative effect of browsing, however, can be mitigated by sport hunting. Moreover, site factors like soil have a substantial influence on height growth prediction. Therefore, our results support that height growth is the outcome of multiple, interacting factors (Question I)^{4,13,31,67,68}. The cited publications discuss individual parameters that determine height growth; our literature research did not find information on a comprehensive parameter ranking. However, Ammer⁴ and Annighofer et al.³¹ provide an insightful perspective by arguing that the effects of these parameters can be masked by heavy browsing. The significant role of browsing by deer on height growth in our study particularly confirms Ammer's⁴ findings. Complementing this, Walters et al.⁶⁷ also identified interactions between biotic browsing and abiotic environmental drivers. In the subsequent sections, we will delve into a detailed discussion on the primary parameters influencing height growth and their inter-relationships as identified through our analyses.

Browsing impact (Question II). Our study confirms the findings of other recent studies: that ungulate browsing is an important variable impacting height growth^{67,69}. The intensity of browsing by ungulates on a species (group), which indicates their palatability, increases the importance of BP in predicting annual height growth relative to other parameters. Though we could not find direct evidence of sudden drops in height increment after browsing exceeds certain thresholds in the scientific literature, we did locate several previous observations that could support our findings. For instance, Eiberle and Nigg's^{7,36} critical browsing thresholds were built on the observation that after an average height growth loss of 25%, sapling mortality (of spruce, sycamore maple, silver fir and beech) increases rapidly. Our median height increment losses derived from the marginal effect of BP for the preferentially browsed deciduous saplings ranged between 20% (ODS) and 25% (ODH). However, the thresholds were reached at different BP levels (ODH at ca. 10%, ODS at ca. 40%) and do not match the critical browsing thresholds of Eiberle and Nigg³⁶. This might be explained by the predominant branching system of the tree species groups and local light and nutrient availability. ODH includes mostly monopodial growing trees (see Supplementary Table S2), such as sycamore maple, where compensating a terminal shoot is harder, than the sympodial branching ODS group^{6,70}. Furthermore, in comparison to ODH, we have more ODS observations at plots that feature more light at the shrub layer (see data distribution of Figure 3). Since, to a certain degree, light availability stimulates height growth, we assume that higher light availability also allows higher levels of BP on forest regeneration before reaching their browsing threshold. The faster the height growth of a sapling, the less likely it is to be (repeatedly) browsed if the BP remains constant over time⁷¹. Observations by Kupferschmid et al.²⁹ also support this thesis, as they found that a higher light availability favors the height growth of browsed and unbrowsed fir saplings in the Swiss alps. Silver and Douglas firs are tree species that are preferentially browsed^{37,72}. However, conifer browsing rates are low compared to deciduous trees in our (see Sup-

plementary Fig. S1) and in other studies^{32,73}. We explain these relatively low rates by the fact that many deciduous tree species can compensate browsing by developing a Lammas shoot in summer^{24,74}. A sapling that dies due to repetitive browsing is no longer included as “browsed” in relative wildlife damage assessments. Fir’s inability to provide Lammas shoots and the overall low model fit might explain why we found a steady decrease in height growth when BP increased, but no clear threshold. Deciduous trees might compensate for browsing, until their vitality and compensatory capacity fail.

It is noticeable that when growth declined after a threshold, some increase remained even at high BP. The reason for this is the experimental design, which only maps living individuals; as long as there are still living individuals in an area, there will also be growth. We also would like to emphasize that we predicted the median height decrease per plot, forecasted across various areas containing both browsed and unbrowsed individuals. Abrupt declines in average height growth have a profound impact on the individual browsed trees, which are the cause of the observed decrease.

BP was only predicted for saplings between 50 and 130 cm. Although Kupferschmid et al.⁷³ states that ungulate browsing in Switzerland was most intense in a height class of 41–100 cm, our prediction comes with the risk of an underestimation of ungulate impact, as the saplings below 50 cm are left out^{46,75}.

Managing the browsing impact (Question III). Since browsing is a significant factor influencing the height development and thus the overall development of young saplings, it is of great relevance that our results prove that sport hunting mitigate ungulate browsing on selectively browsed deciduous saplings, especially under more stringent hunting regimes (here, regime A). Consultations with forest owners in our study districts confirmed that regeneration tends to be more successful when at least 8 deer per 100 ha were harvested. In contrast, for districts where traditional hunting customs were maintained, we could not detect a browsing mitigation effect. However, we are aware that with our subjective hunting regime classification, we can only speculate as to why deer harvest size has such a large influence on BP under regime A.

Our findings contrast with some past studies based on the harvest-density approach, where the deer harvest size was used as an indicator of ungulate density, positively correlating with browsing impact^{62,76,77}. The harvest-density approach is based on the idea that if there are more ungulates in the forest, potentially more will be seen by hunters and therefore more will be shot. In contrast, our approach relies on the fact that with hunting, ungulate densities can be reduced⁷⁸ alongside their browsing impact^{46,79}. In the end, the truth probably lies between the two approaches: assuming that ungulates move randomly through the forest and that hunting is executed without selection preferences at randomized locations, harvest size should correspond to the ungulate density as long as it remains below the ungulates’ reproduction rate^{76,80}. As soon as the harvest rate exceeds the ungulates’ reproduction rate, ungulate density decreases. Further, Kahlert et al.⁷⁷ stresses that a harvest-population-relationship can only be drawn after an extensive check of the harvest rate validity regarding hunting legislation changes, or the sudden decrease in detectability/accessibility (e.g. habitat changes) of the hunted species.

However, the actual ungulate density for our sample sites is unknown. Thus, we cannot state if the reduced browsing impact on the deciduous species after an annual harvest of ca. 8 deer per 100 ha was due to a reduction of the ungulate density. In general, ungulate densities can only be associated with their browsing impact in the context of the landscape’s carrying capacity⁸¹. In contrast with cultural carrying capacity, which reflects the (silvicultural) goal of forest stakeholders^{82,83}, biological carrying capacity determines the quantity of ungulates an area can sustainably feed. The higher the biological or cultural carrying capacity, the lower the ungulate impact at a constant population size. The significantly reduced, but still high, browsing impact on the preferentially browsed ODH and ODS may indicate that ungulate densities were reduced by hunting below the biological carrying capacity, but are still above the cultural carrying capacity.

All our sample sites are selected based on a high regeneration probability, which favors managed stands with a potentially high light availability⁵⁰. This selection was intentional, since it is precisely in forest gaps that regeneration is to develop successfully. Kuijper et al.³⁵ observed in the Białowieża Primeval Forest in Poland that ungulate browsing is a phenomenon clustered in forest gaps. Therefore, our browsing surveys likely reflect the upper end of the BP distribution of our sample sites’ forests, and suggest that there is no linear correlation between ungulate density and browsing impact. In fact, Ramirez et al.⁸⁴ observed that the habitat usage by red, fallow, and roe deer exhibited a non-linear increase in relation to sapling density. Therefore, either a drastic reduction of ungulate density and/or hunting focused on the regeneration sites can reduce browsing in forest gaps³⁵. The browsing reduction at higher deer harvests in hunting regime A districts could consequently also support Cromsigt et al.⁸⁵ “hunting for fear” concept, where hunting activities alter how ungulates perceive the risk of becoming prey. The increased hunting intensity that is spatially (risk hotspots), but not temporally predictable for ungulates, distributes ungulate concentration more evenly over the area of the forest or landscape by a predator-like hunting pressure^{86,87}. A recent study by Ramirez et al.⁴³, also supports our findings regarding the “hunting for fear” concept, as they were able to prove in a camera trap study that deer harvest rates can act as a top-down force, mitigating regeneration patch utilization by deer.

To identify regeneration hotspots and to establish effective hunting regimes there, coordination between silvicultural managers and hunters and a high motivation to hunt is needed^{46,85,88}: dense regeneration sites are harder to hunt. Our results show that the communicative principles of the “hunting for fear” concept were implemented in hunting regime A districts: the fact that higher deer harvest sizes mitigated browsing on the preferred deciduous, rather than the less-browsed conifers, is indicative of silvicultural awareness and expertise about the local browsing conditions of the hunters. In other literature, (traditional) hunting or a combination of predation and hunting had either no effect on browsing impact⁴⁴, or only led to a decrease in ungulate browsing on the less preferred, predominant tree species^{42,45}. Our observation that the hunting regime B did not generate a substantial effect on browsing is therefore consistent with our hypothesis.

In summary, our stratification by hunting regime underscores that BP reduction is only achievable through higher deer harvest rates if there is a strong motivation to mitigate ungulate impact, as exemplified in our study by hunting regime A. Moreover, it appears that it is not solely the harvest rate per se that alleviates ungulate browsing, but rather the secondary effects that are indicative of these harvest rates, such as the avoidance of heavily hunted regeneration hotspots.

Light and competition. The beneficial impact of light availability on sapling height growth confirmed the functionality of our model^{89,90}. However, as we observed, sapling growth response to higher light availability is limited and the reasons for which are manifold. The shade tolerance of the tree species can impact the height growth saturation point^{91,92}. The photosensitive species in the ODH and ODS groups reacted more strongly to an increasing light availability than the conifer group, in which the shade-tolerant silver fir dominates. For instance, shade-tolerant beech saplings only seem to react to an increasing canopy gap size with radial growth³⁰, or in the case of silver fir saplings just to a certain threshold of light availability; beyond that threshold annual height growth might stagnate or even decline^{27,29}. Furthermore, height growth reactions to light availability are also defined by other factors, such as soil nutrition and water and shrub layer competition^{28,67,93}. For instance, it was reported that the height increment of Douglas fir saplings increased linearly with light availability if both soil variables were sufficiently present²⁸.

Since increased light availability can not only promote sapling height growth, but also biomass accumulation in the herbaceous and shrub layers^{33,34}, we expected that our competition variable “sapling density per plot” would result in lower height growth among the selectively browsed species; the increased biomass occurrence could conceivably increase intra- and interspecific competition in the shrub layer⁹⁴. However, we observed the opposite. On the one hand, light-demanding saplings can have a short-term height-growth-response, which is controlled by a reduced ratio between red and far-red light at high saplings densities^{91,95}. On the other hand, our multi-collinearity check found a weak, positive association (ODH: $cor = .21$, ODS: $cor = .18$, conifers: $cor = .35$) between light availability and sapling density. Other studies confirm that large canopy gaps, and therefore a high light availability, result in higher sapling densities; although saturation effects can also be observed in this relation^{96,97}.

Nevertheless, we did not consider competition from the ground flora in this study. While Harmer⁹ could not find an effect of ground flora competition on height growth of browsed and unbrowsed saplings in an artificial browsing experiment, it is possible that species such as *Rubus* spp. can negatively interfere with forest regeneration⁶⁷. However, *Rubus* spp. mainly competes for resources in the early stages of forest regeneration; a coexistence next to an established regeneration, as in our case, does not harm the development of forest regeneration^{98,99}.

Soils. The results of the variable soil type have to be considered with caution. On the one hand, they confirm beneficial growth conditions for ODH. The dominant tree species in this category, such as maples, ash and lime trees, prefer deep, fresh, and nutrient-rich soils^{13,100}. On the other hand, the versatile species of the ODS group occupy different ecological niches and no general statements can be made. While rowan and birch cope well on nutrient-poor, shallow, and acidic sites, buckthorn (*Rhamnus* spp.) or fly honeysuckle (*Lonicera xylosteum*) require calcareous and nutrient-rich soils¹⁰¹. Finally, the categorical variable soil type may not reflect the soil effect on growth conditions for rare soils in our project areas (such as cumelic anthrosols (71)), but rather idiosyncratic features of the site itself with its local browsing and growth conditions—a quasi random effect. For example, the highest (fluvisols (11), dystric cambisols (55)) and lowest (haplic luvisols (42)) growth estimates for the conifers group are found for soil types that are only represented by a few plots (see Supplementary Table S3).

Fencing. At first glance, the generally low effect of fencing on our height prediction appeared unexpected—particularly given that the enclosures were designed to safeguard sapling growth against the inhibiting effects of browsing. However, to the best of our knowledge, there were no ungulate browsing observations on saplings inside the enclosures that could indicate potential fence-leakages. The minor importance of fencing could be better understood by considering unbrowsed or lightly browsed control plots, which are inadequately represented by the fencing variable. At the same time, the BP variable, which is also included in the model, has the predictive power for such plots and therefore contributes to the low significance of fences.

In addition, the fencing effects could be linked to various unobserved factors apart from browsing: ungulates can reduce shrub layer competition by reducing the abundance of species like *Rubus* spp.¹⁰² (also see section “Light and competition”); moreover, fenced plots do not benefit from fertilization and seed dispersal by ungulate feces², and are not impacted by changed soil conditions due to ungulate rooting (wild boars)¹⁰³ and trampling⁴. Therefore, the low importance of fencing suggests we achieved our goal of similar conditions in both fenced and control plots.

Concluding remarks

The height growth of the admixed tree species in our plots is a multifactorial phenomenon. Height growth is an easy-to-measure variable that is sensitive to current and past ungulate impact on selectively-browsed forest regeneration. It is also closely related to sapling mortality. Growth-enhancing bottom-up effects, such as nutrient-rich soils and a sufficient light availability, could support the resilience of browsed saplings to a certain extent. If the browsing impact exceeds a certain threshold, however, the height growth of selectively-browsed tree species drastically collapses. Therefore, we recommend forest owners who care about preserving overbrowsed tree species not to exceed these thresholds. In regularly conducted regeneration inventories, ungulate impact can be measured either by quantifying sapling density or browsing intensity (if local thresholds are known). This information can

be an important basis to plan hunting spatially and temporally and to retrospectively monitor hunting efforts. If ungulate impact is to be reduced, we recommend that forest owners and hunters work closely together, e.g., to identify regeneration and therefore hunting hotspots, and to establish motivations to hunt without trophy customs, e.g., by a financial compensation for hunting-induced silvicultural success.

Data availability

The datasets used and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Received: 27 February 2023; Accepted: 18 July 2023

Published online: 25 July 2023

References

- Gill, R. M. A. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* **65**, 363–388. <https://doi.org/10.1093/forestry/65.4.363-a> (1992).
- Ramirez, J. I., Jansen, P. A. & Poorter, L. Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *For. Ecol. Manag.* **424**, 406–419. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.016> (2018).
- Weisberg, P. J. & Bugmann, H. Forest dynamics and ungulate herbivory: From leaf to landscape. *For. Ecol. Manag.* **181**, 1–12. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00123-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00123-3) (2003).
- Ammer, C. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manag.* **88**, 43–53. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03808-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03808-X) (1996).
- Gill, R. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (eds Danell, K. et al.) 170–202 (Cambridge University Press, Cambridge, 2006).
- Clasen, C., Heurich, M., Glaesener, L., Kennel, E. & Knoke, T. What factors affect the survival of tree saplings under browsing, and how can a loss of admixed tree species be forecast? *Ecol. Model.* **305**, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.03.002> (2015).
- Eiberle, K. & Nigg, H. Criteria for permissible browse impact on sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) in mountain forests. *Experientia* **43**, 127–133. <https://doi.org/10.1007/BF01942830> (1987).
- Connell, J. H. Apparent versus “Real” Competition in Plants. In *Perspectives on Plant Competition* 9–26 (Academic Press, 1990). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-294452-9.50006-0>.
- Harmer, R. The effect of plant competition and simulated summer browsing by deer on tree regeneration. *J. Appl. Ecol.* **38**, 1094–1103 (2001).
- Vavra, M., Parks, C. G. & Wisdom, M. J. Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *For. Ecol. Manag.* **246**, 66–72. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.051> (2007).
- Csilléry, K. et al. Recovery of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings from ungulate browsing mirrors soil nitrogen availability. *Tree Physiol.* **42**, 273–288. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab105> (2022).
- Tremblay, J.-P., Huot, J. & Potvin, F. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *J. Appl. Ecol.* **44**, 552–562 (2007).
- Kupferschmid, A. D. & Bugmann, H. Ungulate browsing in winter reduces the growth of fraxinus and acer saplings in subsequent unbrowsed years. *Plant Ecol.* **198**(121–134), 40305538 (2008).
- White, M. A. Long-term effects of deer browsing: Composition, structure and productivity in a northeastern Minnesota old-growth forest. *For. Ecol. Manag.* **269**, 222–228. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.043> (2012).
- Pretzsch, H. et al. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Ann. For. Sci.* **67**, 712. <https://doi.org/10.1051/forest/2010037> (2010).
- Dieler, J. et al. Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *Eur. J. For. Res.* **136**, 739–766. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1056-1> (2017).
- Clasen, C., Griess, V. C. & Knoke, T. Financial consequences of losing admixed tree species: A new approach to value increased financial risks by ungulate browsing. *For. Policy Econ.* **13**, 503–511. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2011.05.005> (2011).
- Roessiger, J., Griess, V. C., Härtl, F., Clasen, C. & Knoke, T. How economic performance of a stand increases due to decreased failure risk associated with the admixing of species. *Ecol. Model.* **255**, 58–69. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.01.019> (2013).
- Knoke, T. et al. How considering multiple criteria, uncertainty scenarios and biological interactions may influence the optimal silvicultural strategy for a mixed forest. *For. Policy Econ.* **118**, 102239. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2020.102239> (2020).
- Zilliox, C. & Gosselin, F. Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *For. Ecol. Manag.* **321**, 105–116. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.049> (2014).
- Ramirez, J. I., Jansen, P. A., Den Ouden, J., Goudzwaard, L. & Poorter, L. Long-term effects of wild ungulates on the structure, composition and succession of temperate forests. *For. Ecol. Manag.* **432**, 478–488. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.049> (2019).
- Friedrich, S. et al. The cost of risk management and multifunctionality in forestry: A simulation approach for a case study area in Southeast Germany. *Eur. J. For. Res.* **140**, 1127–1146. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01391-y> (2021).
- Bödeker, K. & Knoke, T. Wie bedeutend ist Wildverbiss für den Höhenzuwachs und für die Ökosystemleistungen unserer Wälder? *Ökojagd* (2021).
- Cromsigt, J. P. & Kuijper, D. P. Revisiting the browsing lawn concept: Evolutionary Interactions or pruning herbivores? *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **13**, 207–215. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.004> (2011).
- Janová, J., Hampel, D., Kadlec, J. & Vrška, T. Motivations behind the forest managers' decision making about mixed forests in the Czech Republic. *For. Policy Econ.* **144**, 102841. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2022.102841> (2022).
- Schmid, U., Bigler, C., Frehner, M. & Bugmann, H. Abiotic and biotic determinants of height growth of Picea abies regeneration in small forest gaps in the Swiss Alps. *For. Ecol. Manag.* **490**, 119076. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119076> (2021).
- Kučeravá, B., Dobrovolný, L. & Remeš, J. Responses of Abies alba seedlings to different site conditions in Picea abies plantations. *Dendrobiology* **69**, 49–58. <https://doi.org/10.12657/denbio.069.006> (2012).
- Drever, C. R. & Lertzman, K. P. Light-growth responses of coastal Douglas-fir and western redcedar saplings under different regimes of soil moisture and nutrients. *Can. J. For. Res.* **31**, 2124–2133. <https://doi.org/10.1139/x01-149> (2001).
- Kupferschmid, A. D., Wasem, U. & Bugmann, H. Light availability and ungulate browsing determine growth, height and mortality of Abies alba saplings. *For. Ecol. Manag.* **318**, 359–369. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.027> (2014).
- Annighöfer, P. Stress relief through gap creation? Growth response of a shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L.) to a changed light environment. *For. Ecol. Manag.* **415–416**, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.027> (2018).

31. Annighöfer, P., Seidel, D., Ammer, C., Stephens, S. L. & York, R. A. Silvicultural implications from analyzing light induced height growth development of eight North American juvenile tree species in mixed-conifer forests. *Forestry* **92**, 616–626. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz038> (2019).
32. Bödeker, K., Ammer, C., Knoke, T. & Heurich, M. Determining statistically robust changes in ungulate browsing pressure as a basis for adaptive wildlife management. *Forests* **12**, 1030. <https://doi.org/10.3390/f12081030> (2021).
33. Alexander, H. D. & Mack, M. C. Gap regeneration within mature deciduous forests of Interior Alaska: Implications for future forest change. *For. Ecol. Manag.* **396**, 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.005> (2017).
34. Barrere, J. *et al.* Canopy openness and exclusion of wild ungulates act synergistically to improve oak natural regeneration. *For. Ecol. Manag.* **487**, 118976. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118976> (2021).
35. Kuijper, D. *et al.* Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest?. *For. Ecol. Manag.* **258**, 1528–1535. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.010> (2009).
36. Eiberle, K. & Nigg, H. Grundlagen zur Beurteilung des Wildverbisses im Gebirgswald. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **138**, 747–785 (1987).
37. Senn, J. & Suter, W. Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: Beliefs in search of supporting data. *For. Ecol. Manag.* **181**, 151–164. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00129-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00129-4) (2003).
38. Chapron, G. *et al.* Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* **346**, 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553> (2014).
39. Cimatti, M. *et al.* Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. *Divers. Distrib.* **27**, 602–617. <https://doi.org/10.1111/ddi.13219> (2021).
40. Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C. & Torres, R. T. Overabundant wild ungulate populations in Europe: Management with consideration of socio-ecological consequences. *Mamm. Rev.* **50**, 353–366. <https://doi.org/10.1111/mam.12202> (2020).
41. Apollonio, M. *et al.* (eds) *European Ungulates and Their Management in the 21st Century* (Cambridge University Press, 2010).
42. van Beeck Calkoen, S. T. S., Deis, M. H., Oeser, J., Kuijper, D. P. J. & Heurich, M. Humans rather than Eurasian lynx shape ungulate browsing patterns in a temperate forest. *Ecosphere* <https://doi.org/10.1002/ecs2.3931> (2022).
43. Ramirez, J. I. *et al.* Top-down and bottom-up forces explain patch utilization by two deer species and forest recruitment. *Oecologia* **201**, 229–240. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05292-8> (2023).
44. Simard, M. A., Dussault, C., Huot, J. & Côté, S. D. Is hunting an effective tool to control overabundant deer? A test using an experimental approach. *J. Wildl. Manag.* **77**, 254–269. <https://doi.org/10.1002/jwmg.477> (2013).
45. Kamler, J., Homolka, M., Barančková, M. & Krojerová-Prokešová, J. Reduction of herbivore density as a tool for reduction of herbivore browsing on palatable tree species. *Eur. J. For. Res.* **129**, 155–162. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0309-z> (2010).
46. Hothorn, T. & Müller, J. Large-scale reduction of ungulate browsing by managed sport hunting. *For. Ecol. Manag.* **260**, 1416–1423. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.019> (2010).
47. Schneider, S., Vor, T., Kolo, H. & von der Goltz, H. BioWild-Projekt - Auswahl geeigneter Weisergatter-Standorte. *AFZ-Der Wald* **11**, 52–55 (2017).
48. Reimoser, F., Armstrong, H. & Suchant, R. Measuring forest damage of ungulates: What should be considered. *For. Ecol. Manag.* **120**, 47–58. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00542-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00542-8) (1999).
49. Marquis, D. A. Effect of deer browsing on timber production in Allegheny hardwood forests of northwestern Pennsylvania. *Research Papers of the US Department of Agriculture* **475**, 1–10 (1981).
50. Kolo, H., Ankerst, D. & Knoke, T. Predicting natural forest regeneration: A statistical model based on inventory data. *Eur. J. For. Res.* **136**, 923–938 (2017).
51. WMO. *General Meteorological Standards and Recommended Practices*, vol. 1 of *Technical Regulations: Basic Documents* (World Meteorological Organization, 2011), updated 2012 edn.
52. CDC. Jahresmittel der Raster der monatlich gemittelten Lufttemperatur (2m) für Deutschland (2021).
53. Kaspar, F. *et al.* Monitoring of climate change in Germany: Data, products and services of Germany's National Climate Data Centre. *Adv. Sci. Res.* **10**, 99–106. <https://doi.org/10.5194/asr-10-99-2013> (2013).
54. Hartwich, R. *et al.* Bodenuebersichtskarte der Bundesrepublik Deutschland 1:1.000.000 (BUEK1000) v.21 (2021).
55. Takarabe, K. & Iijima, H. Abundant artificial grasslands around forests increase the deer impact on forest vegetation. *Eur. J. For. Res.* **139**, 473–482. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01262-y> (2020).
56. Hollister, J., Shah, T., Robitaille, A. L., Beck, M. W. & Johnson, M. *Elevatr: Access Elevation Data from Various APIs*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5809645> (2021).
57. Wilson, M. F. J., O'Connell, B., Brown, C., Guinan, J. C. & Grehan, A. J. Multiscale terrain analysis of multibeam bathymetry data for habitat mapping on the continental slope. *Mar. Geodesy* **30**, 3–35. <https://doi.org/10.1080/01490410701295962> (2007).
58. Hijmans, R. J. *Raster: Geographic Data Analysis and Modeling* (2021).
59. Lorenz, M., Englert, H. & Dieter, M. The German Forest Strategy 2020: Target achievement control using National Forest Inventory results. *Ann. For. Res.* **61**, 129. <https://doi.org/10.15287/afr.2018.1185> (2018).
60. Tin Kam Ho. The random subspace method for constructing decision forests. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* **20**, 832–844. <https://doi.org/10.1109/34.709601> (1998).
61. Breiman, L. Random Forest. *Mach. Learn.* **45**, 5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324> (2001).
62. Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A. & Brang, P. Ungulate species and abundance as well as environmental factors determine the probability of terminal shoot browsing on temperate forest trees. *Forests* **11**, 764. <https://doi.org/10.3390/f11070764> (2020).
63. Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biom. J.* **50**, 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425> (2008).
64. Möst, L., Hothorn, T., Müller, J. & Heurich, M. Creating a landscape of management: Unintended effects on the variation of browsing pressure in a national park. *For. Ecol. Manag.* **338**, 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.015> (2015).
65. Liaw, A. & Wiener, M. Classification and regression by randomForest. *R News* **2**, 18–22 (2002).
66. Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01> (2015).
67. Walters, M. B., Farinosi, E. J. & Willis, J. L. Deer browsing and shrub competition set sapling recruitment height and interact with light to shape recruitment niches for temperate forest tree species. *For. Ecol. Manag.* **467**, 118134. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118134> (2020).
68. Helluy, M., Gavinet, J., Prévosto, B. & Fernandez, C. Influence of light, water stress and shrub cover on sapling survival and height growth: The case of *A. unedo*, *F. ornus* and *S. domestica* under Mediterranean climate. *Eur. J. For. Res.* **140**, 635–647. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01356-1> (2021).
69. Hagen, R., Kühl, N., Hanewinkel, M. & Suchant, R. Number and height of unbrowsed saplings are more appropriate than the proportion of browsed saplings for predicting silvicultural regeneration success. *Ann. For. Sci.* **78**, 21. <https://doi.org/10.1007/s13595-021-01034-7> (2021).
70. Eiberle, K. Ergebnisse einer Simulation des Wildverbisses durch den Triebsschnitt. *J. For. Suisse* (1975).

71. Bergquist, J., Löf, M. & Örlander, G. Effects of roe deer browsing and site preparation on performance of planted broadleaved and conifer seedlings when using temporary fences. *Scand. J. For. Res.* **24**, 308–317. <https://doi.org/10.1080/02827580903117420> (2009).
72. Gourley, M., Vomocil, M. & Newton, M. Forest weeding reduces the effect of deer-browsing on Douglas fir. *For. Ecol. Manag.* **36**, 177–185. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90024-6](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90024-6) (1990).
73. Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A. & Brang, P. Quantifying the relative influence of terminal shoot browsing by ungulates on tree regeneration. *For. Ecol. Manag.* **446**, 331–344 (2019).
74. Kuijper, D. P. J. *et al.* Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Ecol.* **98**, 888–899. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01656.x> (2010).
75. Schweiger, J. & Sterba, H. A model describing natural regeneration recruitment of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Austria. *For. Ecol. Manag.* **97**, 107–118. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00092-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00092-3) (1997).
76. Myrsterud, A. *et al.* Monitoring population size of red deer *Cervus Elaphus*: An evaluation of two types of census data from Norway. *Wildl. Biol.* **13**, 285–298. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2007\)13\[285:MPSORD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2007)13[285:MPSORD]2.0.CO;2) (2007).
77. Kahlert, J., Fox, A. D., Heldbjerg, H., Asfærg, T. & Sunde, P. Functional responses of human hunters to their prey: Why harvest statistics may not always reflect changes in prey population abundance. *Wildl. Biol.* **21**, 294–302. <https://doi.org/10.2981/wlb.00106> (2015).
78. Fryxell, J. M., Packer, C., McCann, K., Solberg, E. J. & Sæther, B.-E. Resource management cycles and the sustainability of harvested wildlife populations. *Science* **328**, 903–906. <https://doi.org/10.1126/science.1185802> (2010).
79. Killmaster, C. H., Osborn, D. A., Warren, R. J. & Miller, K. V. Deer and understory plant responses to a large-scale herd reduction on a Georgia State Park. *Nat. Areas J.* **27**, 161–168. [https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2007\)27\[161:DAUPRT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2007)27[161:DAUPRT]2.0.CO;2) (2007).
80. Bowyer, R. T. *et al.* Metrics of harvest for ungulate populations: Misconceptions, lurking variables, and prudent management. *Alces* **56**, 15–38 (2020).
81. Reimoser, F. & Gossow, H. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *For. Ecol. Manag.* **88**, 107–119. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03816-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03816-9) (1996).
82. Beck, J. L., Peek, J. M. & Strand, E. K. Estimates of Elk summer range nutritional carrying capacity constrained by probabilities of habitat selection. *J. Wildl. Manag.* **70**, 283–294. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[283:EOESRN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[283:EOESRN]2.0.CO;2) (2006).
83. McShea, W. J. Ecology and management of white-tailed deer in a changing world: Deer and eastern forests. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **1249**, 45–56. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06376.x> (2012).
84. Ramirez, J. I. *et al.* Temperate forests respond in a non-linear way to a population gradient of wild deer. *Forestry* **94**, 502–511. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpaa049> (2021).
85. Crooms, J. P. *et al.* Hunting for fear: Innovating management of human-wildlife conflicts. *J. Appl. Ecol.* **50**, 544–549. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12076> (2013).
86. Ripple, W. J. & Beschta, R. L. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biol. Conserv.* **145**, 205–213. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.005> (2012).
87. Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E. & Brashares, J. S. Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends Ecol. Evol.* **34**, 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004> (2019).
88. Decker, D. J. & Connelly, N. A. Motivations for deer hunting: Implications for antlerless deer harvest as a management tool. *Wildl. Soc. Bull.* **17**, 455–463 (1989).
89. Pacala, S. W., Canham, C. D., Silander, J. A. Jr. & Kobe, R. K. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Can. J. For. Res.* **24**, 2172–2183. <https://doi.org/10.1139/x94-280> (1994).
90. Emborg, J. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manag.* **106**, 83–95. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00299-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00299-5) (1998).
91. Bebre, I., Riebl, H. & Annighöfer, P. Seedling growth and biomass production under different light availability levels and competition types. *Forests* **12**, 1376. <https://doi.org/10.3390/f12101376> (2021).
92. Stancioiu, P. T. & O'Hara, K. L. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *Eur. J. For. Res.* **125**, 151–162. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0069-3> (2006).
93. Ammer, C., Stimm, B. & Mosandl, R. Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. *Tree Physiol.* **28**, 721–728. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.5.721> (2008).
94. Walters, M. B., Farinosi, E. J., Willis, J. L. & Gottschalk, K. W. Managing for diversity: Harvest gap size drives complex light, vegetation, and deer herbivory impacts on tree seedlings. *Ecosphere* **7**, 1397. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1397> (2016).
95. Molmann, J. A., Junttila, O., Johnsen, O. & Olsen, J. E. Effects of red, far-red and blue light in maintaining growth in latitudinal populations of Norway spruce (*Picea abies*). *Plant Cell Environ.* **29**, 166–172. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01408.x> (2006).
96. Orman, O., Wrzesiński, P., Dobrowolska, D. & Szewczyk, J. Regeneration growth and crown architecture of European beech and silver fir depend on gap characteristics and light gradient in the mixed montane old-growth stands. *For. Ecol. Manag.* **482**, 118866. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118866> (2021).
97. Hubbell, S. P. *et al.* Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* **283**, 554–557. <https://doi.org/10.1126/science.283.5401.554> (1999).
98. Widen, M. J., Petras O'Neil, M. A., Dickinson, Y. L. & Webster, C. R. The influence of opening size and advance regeneration. *Rubus* persistence within silvicultural openings and its impact on regeneration. *For. Ecol. Manag.* **427**, 162–168. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.049> (2018).
99. Fotelli, M. N., Geßler, A., Peuke, A. D. & Rennenberg, H. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: Responses of growth, water status and δ¹³C composition. *New Phytol.* **151**, 427–435. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00186.x> (2001).
100. Jensen, J. K., Rasmussen, L. H., Raulund-Rasmussen, K. & Borggaard, O. K. Influence of soil properties on the growth of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) in Denmark. *Eur. J. For. Res.* **127**, 263–274. <https://doi.org/10.1007/s10342-008-0202-1> (2008).
101. Leuschner, C. & Ellenberg, H. *Ecology of Central European Forests: Vegetation Ecology of Central Europe, Volume 1* (Springer International Publishing, 2017).
102. Pellerin, M. *et al.* Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *For. Ecol. Manag.* **260**, 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.031> (2010).
103. Bruinderink, G. & Hazebroek, E. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *For. Ecol. Manag.* **88**, 71–80. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03811-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03811-X) (1996).

Acknowledgements

We would like to thank the data acquisition teams of the University of Göttingen and the Technical University of Dresden. Special thanks to Kai Husmann for statistical advice. Finally, we thank Logan R. Bingham and Juanita I. Schmidhammer for language editing.

Author contributions

Conceptualization, K.B. and T.K.; methodology, K.B.; software, K.B.; formal analysis, K.B.; investigation, K.B.; data curation, T.V., C.J.-F. and K.B.; writing—original draft preparation, K.B.; writing—review and editing, K.B., T.K., C.A., C.J.-F. and T.V.; visualization, K.B.; project administration, T.K.; funding acquisition, T.K., C.A. and T.V.; All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding

We thank the German Federal Ministry of Food and Agriculture (BMEL) and the Federal Ministry for the Environment, Nature Conservation, Nuclear Safety and Consumer Protection (BMUV) via the Agency of Renewable Resources (FNR) (funding code: 221WK24A4), as well as the program “Biologische Vielfalt” for funding the present research. Open Access funding was enabled and organized by Projekt DEAL.

Competing interests

The authors declare no competing interests. The authors comply with the IUCN Policy Statement on Research Involving Species at Risk of Extinction and the Convention on the Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora.

Additional information

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1038/s41598-023-38951-8>.

Correspondence and requests for materials should be addressed to K.B.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2023