

utb.

Thomas Wohlgemuth
Anke Jentsch | Rupert Seidl (Hrsg.)

Störungs- ökologie



Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Böhlau Verlag · Wien · Köln · Weimar
Verlag Barbara Budrich · Opladen · Toronto
facultas · Wien
Wilhelm Fink · Paderborn
Narr Francke Attempto Verlag · Tübingen
Haupt Verlag · Bern
Verlag Julius Klinkhardt · Bad Heilbrunn
Mohr Siebeck · Tübingen
Ernst Reinhardt Verlag · München
Ferdinand Schöningh · Paderborn
Eugen Ulmer Verlag · Stuttgart
UVK Verlag · München
Vandenhoeck & Ruprecht · Göttingen
Waxmann · Münster · New York
wbv Publikation · Bielefeld

Thomas Wohlgemuth, Anke Jentsch, Rupert Seidl (Hrsg.)

Störungsökologie

Haupt Verlag

Thomas Wohlgemuth ist Leiter der Forschungsgruppe Störungsökologie an der Eidg. Forschungsanstalt WSL in Birmensdorf (Schweiz). Er untersucht die Wiederbewaldung nach Windwurf, Waldbrand und trockenheitsbedingter Mortalität sowie die Verjüngung von Baumarten unter experimentellen Bedingungen. Sein Augenmerk gilt dem Wechselspiel von Störungen und Klimaveränderungen sowie den Auswirkungen auf Waldgesellschaften.

Anke Jentsch ist Professorin für Störungsökologie an der Universität Bayreuth (Deutschland). Sie forscht u. a. zu Störungen und Biodiversität, Naturrisiken und Klimawandel. Der Schwerpunkt ihres wissenschaftlichen Interesses liegt im Verständnis der Dynamik von Ökosystemen und der Resilienz von Lebensgemeinschaften. Ihre Arbeiten umfassen umfangreiche Freilandexperimente in Mitteleuropa zu den Auswirkungen von Wetterextremen auf Ökosystemfunktionen.

Rupert Seidl ist Professor für Waldökosystemmanagement an der Universität für Bodenkultur Wien (Österreich). Er forscht zur Dynamik von Waldökosystemen mit dem Ziel, durch ein verbessertes Verständnis von Störungen und Resilienz zu einem robusten Management von Ökosystemen im globalen Wandel beizutragen. Methodisch entwickelt er dynamische Simulationsmodelle, um vergangene und mögliche zukünftige Änderungen in der Struktur, Zusammensetzung und Funktion des Waldes quantitativ zu beschreiben.

1. Auflage 2019

Bibliografische Informationen der Deutschen Nationalbibliothek:
Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Copyright © 2019 Haupt Bern

Das Werk ist einschließlich aller seiner Teile urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlags unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Umschlagsgestaltung: Atelier Reichert, D-Stuttgart

Umschlagsfoto: Thomas Wohlgemuth, CH-Birmensdorf

Satz: Werkstatt Medien-Produktion GmbH, D-Göttingen

Printed in Germany

UTB-Band-Nr.: 5018

ISBN: 978-3-8252-5018-8

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	11
1 Störungsökologie: Ein Leitfaden	13
1.1 Die Rolle von Störungen in Sukzession und Ökosystemdynamik.	13
1.2 Störung als Ausgangspunkt wichtiger ökologischer Konzepte.	15
1.3 Störungsregime im Wandel	16
1.4 An wen richtet sich dieses Buch?	17
2 Definitionen und Quantifizierungen	21
2.1 Störungen und Störungsregime	21
2.1.1 Inhalte und Themen der Störungsökologie.	21
2.1.2 Definition von Störungsereignissen und Störungsregimen.	23
2.1.3 Die relevanten Skalen der Störungsökologie	32
2.1.4 Störungen lösen Primär- und Sekundärsukzession aus	33
2.1.5 Störungen in der Landschaftsökologie: Das dynamische Gleichgewicht.	36
2.1.6 Störungen und Nischendifferenzierung in Pflanzengemeinschaften.	39
2.1.7 Die «Intermediate Disturbance Hypothesis»	40
2.1.8 Störungen, Artenvielfalt und Produktivität	41
2.2 Die Störungsregime und Klimaextreme der Vegetationszonen der Erde ..	45
2.2.1 Einleitung	45
2.2.2 Die polare/subpolare Zone.	46
2.2.3 Die boreale Zone	49
2.2.4 Die temperate Zone	57
2.2.5 Die mediterrane Zone.	60
2.2.6 Die subtropischen und tropischen Trockenzonen	62
2.2.7 Die feuchten Subtropen	64
2.2.8 Die Zone der sommerfeuchten Tropen.	66
2.2.9 Die Zone der immerfeuchten Tropen	69
3 Konzepte	75
3.1 Störungen und Biodiversität	75
3.1.1 Einleitung	75
3.1.2 Störungen fördern die Biodiversität – aber nicht immer und überall.	76

3.1.3	Wie die Stärke der Störung die Biodiversität beeinflusst	78
3.1.4	Störungen und Biodiversität im Kontext von zeitlicher Ökosystemdynamik	79
3.1.5	Störungen und Biodiversität im räumlichen Kontext	84
3.2	Resilienz gegenüber Störungen	91
3.2.1	Einleitung und Definition	91
3.2.2	Mechanismen der Resilienz	96
3.2.3	Messen und Beschreiben von Resilienz	101
3.3	Adaptation an Störungen	108
3.3.1	Komplexe Interaktionen von Selektionsfaktoren formen Pflanzengemeinschaften	108
3.3.2	Adaptationen an Störungen – wer profitiert?	122
3.3.3	Störungen als Selektionsfaktor für Pflanzeigenschaften in Gemeinschaften	124
4	Abiotische Störungen	129
4.1	Störungen durch Feuer in Waldökosystemen: Prozesse und Managementstrategien	129
4.1.1	Geschichte und Geografie der Vegetationsbrände	129
4.1.2	Die ökologische Rolle von Feuer in Ökosystemen	134
4.1.3	Umgang mit Vegetationsbränden	144
4.2	Windstörungen	156
4.2.1	Ursache und Entstehung von Winden	156
4.2.2	Unmittelbare Auswirkungen auf die Vegetation	158
4.2.3	Ökonomische Schäden an Wäldern	162
4.2.4	Einfluss auf die Ökosystemdynamik	163
4.2.5	Waldbaustrategien zur Minimierung von Sturmschäden	166
4.2.6	Mehr Stürme durch Klimawandel?	170
4.3	Lawinen und andere Schneebewegungen	175
4.3.1	Ursache und unmittelbare Wirkung von Schneebewegungen	175
4.3.2	Einfluss von Lawinen auf Ökosysteme	177
4.3.3	Lawinenschutzfunktion von Wald	179
4.3.4	Interaktion zwischen Lawinen und anderen natürlichen Störungen	181
4.3.5	Lawinen- und Waldmanagement	183
4.3.6	Lawinen und Lawinenschutz bei wärmerem Klima?	184
5	Biotische Störungen	189
5.1	Baumkrankheiten als ökologische Störungen	189

5.1.1	Charakterisierung des Systems	189
5.1.2	Baumartenvielfalt als Anpassung von Wäldern an Baumkrankheiten?	192
5.1.3	Baumkrankheiten und Biodiversität	194
5.1.4	Mechanismen der Einschleppung von exotischen Pathogenen ...	196
5.1.5	Klimawandel und Baumkrankheiten	198
5.1.6	Interaktionen von Baumkrankheiten mit anderen Störungen ...	199
5.1.7	Gesellschaftliche Aspekte	200
5.1.8	Schlussfolgerungen	202
5.2	Blatt- und nadelfressende Insekten	212
5.2.1	Phyllophage Insekten als Ursache von Störungen in Wäldern ...	212
5.2.2	Einfluss phyllophager Schmetterlingsraupen auf Wälder	214
5.2.3	Auswirkungen von Insektenmassenvermehrungen auf die Gesellschaft	222
5.2.4	Anpassung der Lebensgemeinschaften an Störungen	227
5.2.5	Interaktionen mit anderen Störungen	227
5.2.6	Blatt- und nadelfressende Insekten im globalen Wandel	227
5.3	Borkenkäfer	236
5.3.1	Verbreitung und Ökologie	236
5.3.2	Befallsstrategien	237
5.3.3	Auslöser von Massenvermehrungen	239
5.3.4	Befalldynamik	241
5.3.5	Interaktionen mit anderen Störungen	246
5.3.6	Bedeutung	247
5.3.7	Borkenkäfer und Klimawandel	249
5.4	Großherbivoren	256
5.4.1	Herbivoren als Störung in Pflanzengemeinschaften	256
5.4.2	Vergleich der Einflüsse von Nutztieren und Wildtieren auf die Vegetation	258
5.4.3	Beeinflussung der Wald-Offenland-Verteilung durch große Herbivoren	260
5.4.4	Management von Schutzgebieten mit wilden und domestizierten Huftieren	267
6	Anthropogene Störungen	273
6.1	Waldnutzungen	273
6.1.1	Bedeutung der Störungsökologie für die Waldbewirtschaftung ...	273
6.1.2	Historischer Wandel der Waldnutzung	274
6.1.3	Bewertung von Störungen im Wald	275

6.1.4	Vergleich natürlicher und forstlicher Störungen	276
6.1.5	Waldbausysteme als anthropogene Störungen	279
6.1.6	Störungswirkungen einzelner forstlicher Maßnahmen	283
6.1.7	Effekte von Waldnutzung auf der Landschaftsebene	292
6.1.8	Schlussfolgerungen	295
6.2	Grünlandnutzung	304
6.2.1	Charakterisierung der Grünlandnutzungen	304
6.2.2	Auswirkungen des Störungsregimes auf Struktur und Funktion von Grünland	306
6.2.3	Anpassungen von Arten und Lebensgemeinschaften an Grünlandnutzungen	311
6.2.4	Interaktionen mit anderen Störungsregimen (Wetterextremen) . .	314
6.2.5	Gesellschaftliche Aspekte und zukünftige Entwicklungen	318
7	Störungen im globalen Wandel	325
7.1	Einfluss des Klimawandels auf Störungen	325
7.1.1	Einleitung	325
7.1.2	Klima im Wandel	325
7.1.3	Klimaeffekte auf Störungen	329
7.1.4	Klimawandel und Störungsdynamik	333
8	Störungen und Management	337
8.1	Risikomanagement im Kontext von Störungen	337
8.1.1	Einleitung und Begriffsdefinition	337
8.1.2	Risiko erkennen	338
8.1.3	Risiko bewerten	343
8.1.4	Risiko behandeln	348
8.1.5	Ausblick	351
8.2	Störungen und Ökosystemleistungen	355
8.2.1	Unterstützende Ökosystemleistungen	357
8.2.2	Bereitstellende Ökosystemleistungen	359
8.2.3	Regulierende Ökosystemleistungen	361
8.2.4	Kulturelle Ökosystemleistungen	365
8.2.5	Zusammenfassende Betrachtung	369
	Register	374

Textboxen

Kap. 2.1	Die Quantifizierung von Störungsregimen in dynamischen Landschaften	27
	Anke Jentsch	
Kap. 2.1	Störungsinteraktionen, Störungszyklen, Störungskaskaden	29
	Anke Jentsch, Phil J. Burton und Lawrence R. Walker	
Kap. 2.1	Die Rolle der Fernerkundung in der Störungsökologie	34
	Cornelius Senf	
Kap. 2.1	Störungsregime einer alpinen Flusslandschaft: der Tagliamento	37
	Andreas von Hefßberg	
Kap. 2.1	Puls-Dynamiken in der Ökologie	43
	Anke Jentsch und Peter S. White	
Kap. 2.2	Permafrost	50
	Max Schuchardt	
Kap. 2.2	Marine ökologische Störungen	55
	Julian Gutt	
Kap. 3.1	Störung und die Bildung von Artengemeinschaften	80
	Anke Jentsch	
Kap. 3.1	Eine Vereinheitlichung vieler Diversitätshypothesen	86
	Thomas Wohlgemuth	
Kap. 3.3	Störungen als Selektionsfaktor – eine alte Geschichte	110
	Georg Gratzer	
Kap. 5.3	Der «Mountain Pine Beetle» in Nordamerika	242
	Beat Wermelinger	
Kap. 6.2	Zu viel des Guten: Der Untergang der artenreichen Glatthaferwiese in Mitteleuropa	315
	Andreas Bosshard	
Kap. 8.1	Störungsmodellierung	344
	Werner Rammer und Rupert Seidl	
Kap. 8.2	Ökologische Neuartigkeit – eine Herausforderung für Naturschutz und Gesellschaft	366
	Anke Jentsch	

Vorwort

Vielleicht keimte der Gedanke, ein Europäisches Lehrbuch über Störungsökologie zu schreiben, Ende Februar 1990, als die Stürme Vivian und Wiebke über Mitteleuropa hinwegfegten und eine bis dahin ungekannte Zahl an Bäumen in wenigen Stunden zu Boden warfen. Die Ungewissheit über die Ursachen des Waldsterbens der 1980er-Jahre wich der Gewissheit über großflächige und unmittelbare Auswirkungen von Störungen. Und vielleicht führte der noch stärkere Sturm Lothar Ende 1999 zur Einsicht, dass abrupte Veränderungen in langsam wachsenden Wäldern nichts Singuläres, sondern etwas Wiederkehrendes sind. Zugleich wuchs die Wahrnehmung von Störungen als charakteristische Elemente vieler Ökosysteme. Die Stürme schüttelten nicht nur die Bäume aus dem Winterschlaf, sondern weckten viele Forschende in Mitteleuropa auf, sich mit nichtlinearen Entwicklungen in Ökosystemen ebenso zu befassen wie mit den Rhythmen der Vegetationsdynamik. Wer in den 1990er-Jahren den wissenschaftlichen Diskurs in den USA und in Skandinavien verfolgte, stieß schnell auf die neue Disziplin «*Disturbance Ecology*», die durch richtungsweisende Publikationen in den 1970er-Jahren, wie zum Beispiel über die *Intermediate Disturbance*-Hypothese und die Lückendynamik, befeuert wurde. In Mitteleuropa standen dagegen die Landschaftsökologie und die Untersuchung von Offenlandschaften mit ihren anthropogenen Störungsregimen im Vordergrund. Das änderte sich mit den Sturmereignissen und den darauf folgenden großflächigen Borkenkäfergradationen, wie z.B. im Bayerischen Wald, die vielerorts eine Diskussion über die natürliche Dynamik von Wäldern in Mitteleuropa auslöste. Zwar griff die Erkenntnis um sich, dass das Thema «Störungen» in Mitteleuropa wissenschaftliches Neuland war. Doch dessen Erschließung fiel mit einer gleichzeitigen Internationalisierung der Ökologie zusammen, was vor allem bedeutete, dass die Fachbegriffe dieses neuen Gebiets fast ausschließlich in der wissenschaftlichen Lingua Franca – dem Englischen – existierten.

Die Idee, der Störungsökologie eine deutschsprachige Bühne zu geben, entstand konkret im Februar 2010 durch eine Anfrage von Martin Lind vom Haupt Verlag an Thomas Wohlgemuth. Der Vorschlag des Verlagslektors, das Thema Geobotanik zu bearbeiten, wurde in Richtung Störungsökologie umgelenkt, nicht zuletzt vor dem Hintergrund der 2009 an der ETH Zürich etablierten gleichnamigen Vorlesung. Ein Buchvertrag war rasch unterschrieben, und mehrere Autor*Innen, so auch Anke Jentsch, die seit 2004 an der Universität Bayreuth europaweit die erste Professur für Störungsökologie und Vegetationsdynamik belegt, konnten für die Mitarbeit gewonnen werden. Den guten Vorsätzen folgten aber vorerst wenig Taten. 2013 saß Rupert Seidl von der Universität für Bodenkultur Wien, im Büro von Anke Jentsch, die ihm vom Buchprojekt erzählte. Da sein Interesse groß war, telefonierte sie sogleich in die Schweiz. Nun funkte es. Eine Kapitelstruktur diente uns Dreien der gezielten Suche nach weiteren Kapitelautor*Innen. Im November 2016 traf man sich in Zürich zum gegenseitigen Vorstellen der Manuskripte, die zu diesem Zeitpunkt in einer ersten oder bereits überarbeiteten Fassung vorlagen. Die Fülle an verschiedenen Aspekten der Störungsökologie sowie die Tatsache, dass sich hier wohl zum ersten Mal die Störungsökologie-Gemeinschaft der deutschsprachigen Länder traf, stimmte uns euphorisch. Es dauerte nochmals eineinhalb

Jahre, bis die Texte in ihrer Endfassung dem Verlag übergeben werden konnten. Auf Verlagsseite erhielten wir von Martin Lind über die Jahre hinweg viel Geduld und Verständnis. Ihm sei hier dafür gedankt.

Die heutige Forschung ist stark auf das Publizieren in englischer Sprache ausgerichtet. Wir rechnen es unseren Buchautor*Innen deshalb hoch an, dass sie trotz dem internationalen wissenschaftlichen Wettbewerb die Zeit fanden, ihr Fachgebiet in Deutsch zu präsentieren. Wir hoffen, dadurch die Störungsökologie als Disziplin noch stärker in Mitteleuropa zu verankern. Die Manuskripte der Kapitel und die Textboxen wurden von zahlreichen Fachkolleg*Innen begutachtet. Unser herzlicher Dank dafür geht an Jürgen Bauhus (Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i.Br.), Margret Bunzel-Drüke (Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz, Soest), Horst Delb (Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg i.Br.), Luuk Dorren (Hochschule für Agrar-, Forst- und Lebensmittelwissenschaften, Zollikofen), Thomas Feistl (Bayerisches Landesamt für Umwelt, München), Kerstin Grant (Bayerische Landesanstalt für Landwirtschaft, Freising), Gernot Hoch (Bundesforschungszentrum für Wald, Wien), Juha Honkaniemi (Natural Resources Institute, Finnland), Jasmin Joshi (Hochschule für Technik, Rapperswil), Markus Kautz (Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg i.Br.), Felix Kienast (Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf), Thomas Kirisits (Universität für Bodenkultur Wien), Manfred J. Lexer (Universität für Bodenkultur Wien), Marcus Lindner (European Forest Institute, Joensuu), Jürg Luterbach (Justus-Liebig-Universität, Gießen), Jörg Müller (Julius-Maximilians-Universität, Würzburg), Sigrid Netherer (Universität für Bodenkultur Wien), Uwe Riecken (Bundesamt für Naturschutz, Bonn), Gert Rosenthal (Universität Kassel), Christian Scheidl (Universität für Bodenkultur Wien), Andreas Schuck (European Forest Institute, Central Europe Regional Office, Bonn), Thomas Stützel (Ruhr-Universität, Bochum), Willy Tinner (Universität Bern) und Maria-Barbara Winter (Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg i.Br.)

In unseren Institutionen in Birmensdorf, Bayreuth und Wien haben wir Vertrauen und Freiheiten genossen, die eine langfristige Beschäftigung mit einem Forschungsthema sowie den internationalen Austausch ermöglichen. Davon hat dieses Buch stark profitiert, ebenso auch von den wiederholten ideellen und finanziellen Unterstützungen unserer Institute. Hierfür möchten wir uns bedanken.

Ein großer Teil dieses Buches entstand in der Freizeit – ohne das Verständnis unserer Familien wäre die Fertigstellung dieses Projekts nicht möglich gewesen – danke für Eure Unterstützung!

Thomas Wohlgemuth – Anke Jentsch – Rupert Seidl

1 Störungsökologie: Ein Leitfaden

Thomas Wohlgemuth¹, Anke Jentsch² und Rupert Seidl³

¹ Forschungseinheit Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

² Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

³ Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

1.1 Die Rolle von Störungen in Sukzession und Ökosystemdynamik

Die Störungsökologie hat ihre Wurzeln in der über viele Jahrzehnte entwickelten Vegetationskunde und quantitativen Landschaftsökologie. Seit rund einem Jahrhundert haben sich die Vegetationskunde und die breiter gefasste Geobotanik mit der gesetzmäßigen Abfolge oder Sukzession von Pflanzengemeinschaften beschäftigt (Kratochwil & Schwabe 2001) und dabei Übersichten sowie Charakterisierung von Vegetationseinheiten geschaffen (z. B. Braun-Blanquet 1964, Ellenberg 1996). Der Fokus richtete sich v. a. in Mitteleuropa über lange Zeit auf einzelne Pflanzengemeinschaften in ihrem ökologischen Gleichgewicht an ihren typischen Standorten. Heute bauen viele neue Disziplinen auf diesen Arbeiten auf, u. a. um Reaktionen von Ökosystemen und insbesondere von Pflanzengemeinschaften auf Umweltfaktoren zu untersuchen. Die umfassendere Beschäftigung mit Ökosystemen – vom Individuum über Pflanzengemeinschaften bis zu Vegetationslandschaften – brachte neue Erkenntnisse: dass natürliche Pflanzengemeinschaften dynamische Systeme

sind, dass sie eine große räumliche Heterogenität zeigen (Sousa 1984) und dass wiederkehrende Muster zeitlicher Abfolgen im Rahmen der Sukzession auftreten (Clements 1916, Watt 1947, Gurevich et al. 2006, Walker & Wardle 2014). Anzeichen früherer Unterbrechungen der Vegetationsentwicklung wie z. B. Feuernarben oder stehendes Totholz zeugen von vorübergehender Ressourcenveränderung (Davis et al. 2000) und vom Abreißen der ungestörten Sukzessionsabfolge. Sie belegen also die Abweichung (engl. *deviation*) (Odum et al. 1979) vom Normalfall, die kurz als Störung (engl. *disturbance*) bezeichnet wird.

In Nordamerika setzte in den 1970er- und 1980er-Jahren – aufbauend auf frühen Arbeiten – ein Umdenken ein, weg von der klassischen und statischen Sicht der Vegetationstypen hin zu dynamischen und durch Störungen geprägte Pflanzengemeinschaften in der Landschaft (vgl. Kap. 2.1). Hierbei setzten die grundlegenden Synthesen von Levin und Paine (1974), White (1979) und White und Pickett (1985) über die Bedeutung von Störungen für die Vegetationsdynamik neue Standards. Zur selben Zeit erschienen wegweisende Studien über die Artenvielfalt in Ab-

hängigkeit zur Stärke von Störungen (generell: *Intermediate Disturbance-Hypothese*; Grime 1973, Connell 1978). Das Thema Störungen befeuerte in den folgenden Jahrzehnten besonders stark die ökologische Forschung im anglo-amerikanischen Sprachraum und wurde über Kontinente hinweg von Vegetationsökologen aufgegriffen (Abb. 1).

Wie entwickelte sich die Störungsökologie in Mitteleuropa? Die Auswirkung von Störungen war in die Systematik in der Pflanzensoziologie integriert (z.B. Braun-Blanquet 1964, Ellenberg 1996), und ihr Stellenwert wurde mit Begriffen deutlich eingeordnet. So führen Unterbrechungen der normalen Sukzession zu «Sekundärsukzessionen», und als Folge von wiederholten Störungen (als «Störungsregime» bezeichnet), stellen sich «Dauergesellschaften» ein, deren Artenzusammensetzung aus der Toleranz gegenüber wiederkehrenden Störungen hervorgeht. Sekundärsukzession und Dauergesellschaft waren selten Gegenstand tief greifender Untersuchungen in Europa, denn das Hauptinteresse der Forschung galt den in ihrer Artenzusammensetzung «stabilen» Pflanzengemeinschaften.

In Europa setzte die breite wissenschaftliche Auseinandersetzung mit Störungen deutlich später ein als im angloamerikanischen Raum. Dies mag daran liegen, dass in den 1970er-Jahren noch vielerorts die Pflanzensoziologie in der Lehre vorherrschte und ihre Erkenntnisse im aufstrebenden Naturschutz voll entfalten konnte. Die englischen Begriffe *perturbation* und *disturbance* (White 1979) waren in den 1990er-Jahren in Europa noch nicht etabliert, und das deutsche Pendant «Störung» benötigte für seine Einführung z.B. in den Forstwissenschaften viel Überzeugungsarbeit. Das

stark negativ konnotierte Wort stieß anfänglich auf starke Ablehnung, die sich mancherorts bis heute hält. Man stellte sich vor, dass jegliche Art von Bewirtschaftungseingriffen als abrupte und räumlich ausgedehnte Erzeugung von Baummortalität, d.h. als Störung, aufgefasst wird, wodurch die Waldwirtschaft mit dieser Begrifflichkeit eine zumindest vordergründig negative Bedeutung erhält (vgl. Kap. 6.1). Doch zunehmend hat sich der Begriff der Störung auch in der Ökosystemforschung Mitteleuropas etabliert (White & Jentsch 2001). Ihre Bedeutung nimmt stetig zu, und der Begriff erhält durch neueste Erkenntnisse der Forschung eine positive Bedeutung, die sich im heute verbreiteten und favorisierten «Prozessschutz» auch naturschutzfachlich widerspiegelt (z.B. Scherzinger 1996, Müller 2015).

Störungen treten in allen Pflanzengemeinschaften auf (vgl. Kap. 2.1) und tragen maßgeblich zur Heterogenität von Ökosystemen in Raum und Zeit bei, wodurch vielen verschiedenen Arten eine Koexistenz ermöglicht wird (vgl. Kap. 3.1). Seit mehreren Jahrzehnten wird auch zur Stabilität von Ökosystemen geforscht, woraus der Begriff der ökologischen Resilienz hervorging, also die Fähigkeit von gestörten Ökosystemen, ihre ursprünglichen Funktionen wiederzuerlangen (vgl. Kap. 3.2). Je nach Auswirkung der auftretenden Störungsregime entwickeln Organismen entsprechende physiologische und morphologische Anpassungen (vgl. Kap. 3.3.).

Die Wälder in Europa sind abiotisch bedingten Störungen wie Feuer (vgl. Kap. 4.1), Wind (vgl. Kap. 4.2) und in Gebirgen Lawinen (vgl. Kap. 4.3) ausgesetzt. Biotische Störungen in diesen Ökosystemen werden häufig durch klimatische Extremereignisse (wie z.B. trocken-heiße Witterung) ausgelöst

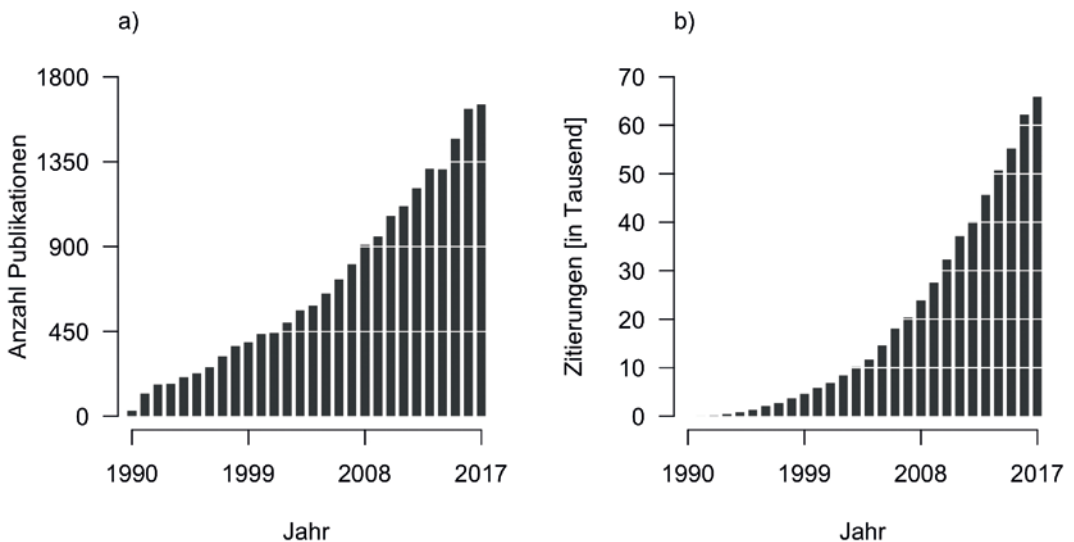


Abb. 1. Anzahl wissenschaftlicher Publikationen pro Jahr, die im Web of Science (WOS) die Suchbegriffe «*disturb* and ecol**» in der Rubrik «*Topics*» enthalten, von 1990 bis 2017 (a) sowie jährliche Anzahl Zitierungen dieser Publikationen am Abrufdatum 27. 5. 2018 (b).

oder folgen auf bereits erfolgte Störungen (Interaktion), z. B. nach Windwurf. Störungen können dabei klein- und großräumig auch durch Pflanzenkrankheiten (vgl. Kap. 5.1), blattfressende Insekten (vgl. Kap. 5.2) und insbesondere durch Borkenkäfer (vgl. Kap. 5.3) ausgelöst werden und zur Heterogenität der Ökosysteme beitragen. Große Pflanzenfresser ab 50 kg Körpergewicht prägen je nach Populationsgröße die Vegetation unterschiedlich stark (vgl. Kap. 5.4).

Den flächenmäßig größten Einfluss auf die aktuelle Vegetation in Europa übt aber der Mensch aus. Praktisch alle Wälder in Europa sind seit Jahrhunderten durch Nutzungen und Ertragsoptimierung in ihrer Struktur und Artenzusammensetzung verändert (vgl. Kap. 6.1). Acker- und Grünlandbewirtschaftung (vgl. Kap. 6.2) bestimmen einen Großteil der Offenlandfläche. In anderen Worten: Der größte Teil der aktuellen Vegetation in Mitteleuropa

ist ein Resultat von aktuellen und historischen Störungsregimen (vgl. Kap. 2.2). Alle Ökosysteme sind somit von natürlichen und anthropogenen Störungsregimen geprägt.

1.2 Störung als Ausgangspunkt wichtiger ökologischer Konzepte

In der Forschung entwickelten sich die abrupt stattfindenden Veränderungen von Umweltbedingungen seit den 1980er-Jahren rasch zu einem zentralen Untersuchungsobjekt in der Ökologie (Johnson & Miyanishi 2007). Ein wichtiger Zweig der dynamischen Vegetationsmodellierung verwendet die durch Störung entstandene Lücke, engl. *gap* (Churchill & Hansen 1958, Forcier 1975, Glenn-Lewin & Van der Maarel 1992), als Ausgangspunkt für Waldentwicklungen entlang von ökologischen Gradienten (Kienast & Kuhn 1989,

Bugmann 1996). Neuere Modelltypen integrieren zunehmend Störungen als wichtiges Element der Systemdynamik (Seidl et al. 2011; vgl. Textbox «Störungsmodellierung», S. 344). Die Biodiversitätsforschung erbrachte unzählige Belege für den Einfluss von Störungen auf Artengemeinschaften (z.B. Thom & Seidl 2016, Thorn et al. 2018; vgl. Kap. 3.1). Die positiven Wirkungen von Störungen auf die langfristige Aufrechterhaltung der Heterogenität von Ökosystemen und damit ihre Funktion für die Erhaltung der Biodiversität sind ein weiteres wichtiges Untersuchungsfeld (Kulakowski et al. 2017). Hohe Artenvielfalt und Diversität wiederum vergrößern die Resistenz gegenüber Störungen, hier insbesondere klimatische Extremereignisse wie lange währende Trockenheit sowie Früh- und Spätfrost (Isbell et al. 2015; vgl. Kap. 3.3). Hiermit beschäftigt sich der Forschungszweig der funktionellen Biodiversität (z.B. Hector et al. 2010, Ratcliffe et al. 2017). Daraus entstand die experimentelle Störungsökologie, welche beispielsweise den Einfluss von Wetterextremen und Landnutzungsveränderungen auf Ökosystemfunktionen untersucht (Jentsch et al. 2007). Aus der Psychologie wurde der Begriff «Resilienz» auf Ökosysteme übertragen. Er wurde dabei erstmals im Rahmen der Erholung von nordamerikanischen Tannen- und Fichtenwäldern nach dem Befall durch eine Schmetterlingsart verwendet (Holling 1973). Seither wurde er zu einem Standardbegriff für die Charakterisierung der Regenerationsphase nach Störungen, sowohl bezüglich einzelner Pflanzengemeinschaften als auch bezüglich von Landschaften (vgl. Kap. 3.2).

1.3 Störungsregime im Wandel

In den verschiedenen Vegetationszonen der Erde herrschen unterschiedliche Störungsregime, sowohl klimatisch- als auch nutzungsbedingt (vgl. 2.1). Diese Regime sind zurzeit bedeutenden Änderungen unterworfen. Mit dem Klimawandel ist je nach Vegetationszone mit Veränderungen der Störungsregime und der Extremereignisse (IPCC 2013), darunter Niederschläge und vermehrtes Auftreten von Starkregen und starken Winden, zu rechnen. Generell wärmere Temperaturen führen zu einem größeren Feuerrisiko und verstärkter Insektenaktivität (vgl. Kap. 7.1). Im Rahmen der Einschätzung über die Zu- oder Abnahme von Störungen spielt schließlich das Konzept der Historischen Bandbreite der Ökosystemvariabilität, engl. *historical range of variability* (Landres et al. 1999), eine wichtige Rolle. Mit dem Klima wandelt sich auch die Landnutzung, die sich veränderten Umweltbedingungen anpassen muss. Stärker noch beeinflussen globale Märkte sowie politische Entscheidungen die Landnutzungen in allen Teilen Europas (z.B. die Bioökonomie-Strategie der EU) die Landnutzungen (www.fao.org/forestry/statistics/; European Commission 2017).

Mit der Veränderung von Störungen in Raum und Zeit variiert auch das Risiko im Ökosystemmanagement (vgl. Kap. 8.1). Gegenüber früheren Zeiten sind heute die gesellschaftlich nachgefragten Leistungen von Ökosystemen vielfältiger geworden. Mit dem steigenden Bewusstsein um die Endlichkeit von Arten und Ökosystemen weltweit und dem rasanten Verlust von Artenvielfalt und Habitatsflächen wurden seit dem Rio-Abkommen über die Biodiversität (UN 1992) Anstrengungen unternommen, die Leistungen der

Ökosysteme zu quantifizieren (Hassan et al. 2005; vgl. Kap. 8.2), wobei den Störungsregimen eine wichtige Rolle beigemessen wird.

1.4 An wen richtet sich dieses Buch?

Das vorliegende Lehrbuch vermittelt mit 17 Fachkapiteln einen breiten Überblick über störungsrelevante Forschungsergebnisse aus verschiedenen Disziplinen mit einem räumlichen Fokus auf Mitteleuropa. 31 Expert*Innen von Universitäten und Forschungseinrichtungen im deutschsprachigen Raum haben an dem vorliegenden Lehrbuch mitgewirkt und sorgen für die fachliche Tiefe in den breit gefächerten Themenfeldern der Störungsökologie. Es handelt sich hierbei um das erste deutschsprachige Lehrbuch zum Thema Störungsökologie, wobei wir bewusst die deutsche Sprache verwenden und vielfältige Beispiele aus Mitteleuropa zusammengetragen haben. An den Universitäten werden in der Lehre oft Fachbegriffe direkt aus englischsprachigen Zeitschriftenartikeln übernommen. Unser Anliegen ist es, die vielfältigen Aspekte der Störungsökologie – oftmals zum ersten Mal – in die deutsche Sprache zu übersetzen und somit die Störungsökologie noch ein Stück stärker in Mitteleuropa zu verankern. Dazu werden in den Kapiteln einerseits die wichtigsten internationalen Referenzen zitiert, andererseits je nach Fachthema auch lokale Bezüge hergestellt. Somit ist dieses Buch vor allem an die Studierenden, Forschenden und Praktiker*Innen in Deutschland, Österreich und der Schweiz gerichtet. Ebenso ist es für Kolleg*Innen aus angrenzenden Forschungsfeldern interessant, die sich einen Überblick über den Stand der

Forschung in der Störungsökologie verschaffen wollen. Wir hoffen, durch das vorliegende Buch einer interessierten Öffentlichkeit im deutschsprachigen Raum die Faszination von ökologischen Störungen näherbringen zu können.

Literatur

- Braun-Blanquet J (1964) Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde, 3. Aufl. Springer, Wien, New York. 865 S.
- Bugmann H (1996) A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77: 2055–2074.
- Churchill ED, Hansen HC (1958) The concept of climax in arctic and alpine vegetation. *Bot. Rev.* 24: 127–191.
- Clements FE (1916) Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science* 199: 1302–1310.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88: 528–534.
- Ellenberg H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht (5. Aufl.). Ulmer, Stuttgart. 1095 S.
- European Commission (2017) Review of the 2012 European bioeconomy strategy. European Commission, Directorate-General for Research and Innovation: Directorate F Bioeconomy, Brussels. 84 p.
- Forcier LK (1975) Reproductive strategies and co-occurrences of climax tree species. *Science* 189: 808–810.
- Glenn-Lewin DC, Van der Maarel E (1992) Pattern and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin DC, Peet RK, Veblen TT (eds) Plant succession. Chapman and Hall, London. pp. 11–59.
- Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347.

- Gurevich J, Scheiner SM, Fox GA (2006) *The ecology of plants*. Sinauer, Sunderland, MA, USA. 574 p.
- Hassan R, Scholes R, Ash N (2005) *Millennium Ecosystem Assessment, Vol. 1: Ecosystems and human well-being: current state and trends*. Island Press, Washington. 917 p.
- Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Spehn EM, Bazeley-White E, Weilenmann M, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Huss-Danell K, Jumpponen A, Mulder CPH, Palmberg C, Pereira JS, Siamantziouras ASD, Terry AC, Troumbis AY, Schmid B, Loreau M (2010) General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91: 2213–2220.
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1–23.
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The physical science basis. Working Group I contribution to the IPCC fifth assessment report*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer TM, Bonin C, Bruelheide H, De Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Guo Q, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer ST, Mori AS, Naeem S, Niklaus PA, Polley HW, Reich PB, Roscher C, Seabloom EW, Smith MD, Thakur MP, Tilman D, Tracy BF, Van Der Putten WH, Van Ruijven J, Weigelt A, Weisser WW, Wilsey B, Eisenhauer N (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526: 574–577.
- Jentsch A, Kreyling J, Beierkuhnlein C (2007) A new generation of climate – change experiments: events, not trends. *Front. Ecol. Environ.* 5: 365–374.
- Johnson EA, Miyanishi K (2007) *Plant disturbance ecology: the process and the response*. Elsevier, Amsterdam. 698 p.
- Kienast F, Kuhn N (1989) Simulating forest succession along ecological gradients in southern Central Europe. *Vegetatio* 79: 7–20.
- Kratochwil A, Schwabe A (2001) *Ökologie der Lebensgemeinschaften: Bioökologie*. Ulmer, Stuttgart.
- Kulakowski D, Seidl R, Holeksa J, Kuuluvainen T, Nagel TA, Panayotov M, Svoboda M, Thorn S, Vacchiano G, Whitlock C, Wohlgemuth T, Bebi P (2017) A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. *Forest Ecol. Manag.* 388: 120–131.
- Landres PB, Morgan P, Swanson FJ (1999) Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecol. Appl.* 9: 1179–1188.
- Levin SA, Paine RT (1974) Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2744–2747.
- Müller J (2015) Prozessschutz und Biodiversität: Überraschungen und Lehren aus dem Bayerischen Wald. *Natur Landsch.* 90: 421–425.
- Odum EP, Finn JT, Franz EH (1979) Perturbation theory and the subsidy-stress gradient. *BioScience* 29: 349–352.
- Ratcliffe S et al. (2017) Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecol. Lett.* 20: 1414–1426.
- Scherzinger W (1996) *Naturschutz im Wald: Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung*. Ulmer, Stuttgart. 448 S.
- Seidl R, Fernandes PM, Fonseca TF, Gillet F, Jönsson AM, Merganicová K, Netherer S, Arpacı A, Bontemps JD, Bugmann H, González-Olabarria JR, Lasch P, Meredieu C, Moreira F, Schelhaas MJ (2011) Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecol. Model.* 222: 903–924.
- Sousa WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353–391.
- Thom D, Seidl R (2016) Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biol. Rev.* 91: 760–781.

2 Definitionen und Quantifizierungen

2.1 Störungen und Störungsregime

Anke Jentsch¹, Rupert Seidl² und Thomas Wohlgemuth³

¹ Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

² Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

³ Forschungseinheit Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

Kurzfassung

Die Störungsökologie ist ein Fachgebiet der Ökologie, welches Vegetationsökologie, Ökosystemdynamik und Biogeochemie der Stoffkreisläufe verbindet. Hier werden Inhalte und Themen der Störungsökologie, Definitionen von Störungsereignissen und Störungsregimen, Deskriptoren von Störungsregimen sowie Methoden zur quantitativen Charakterisierung von Störungsarten in Landschaftselementen Mitteleuropas vorgestellt. Elemente der Ökosystemdynamik wie Störungsinteraktionen, Störungszyklen und Störungskaskaden werden eingeführt. Wichtige Skalen der Störungsökologie wie Frequenz und Magnitude von Störungsereignissen werden diskutiert, Sukzessionsvorgänge in Abhängigkeit von Störungen klassifiziert und das Konzept des Dynamischen Gleichgewichts in der Landschaftsökologie erläutert. Die auf Störungen bezogenen Theorien Nischendifferenzierung, Intermediate Disturbance-Hypothese und die Rolle von Störungen für Biodiversität und Produktivität werden erörtert und ausführlicher in nachfolgenden Kapiteln erklärt.

2.1.1 Inhalte und Themen der Störungsökologie

Die Störungsökologie beschäftigt sich mit Ereignissen in Raum und Zeit, mit ihren Rhythmen und ihren ökologischen Auswirkungen. Mit Störungen in Ökosystemen geht oftmals der Verlust oder die Umwandlung lebender Biomasse einher. Erstaunlicherweise gehören zu den großen Themen der Störungsökologie aber auch die Stabi-

lität und die Vielfalt von Ökosystemen sowie deren Funktionen. Entsprechend heißt eine der wichtigsten Erkenntnisse der Störungsökologie: Störungen fördern Biodiversität und ein dynamisches Gleichgewicht (vgl. Kap. 3.1). Alle Ökosysteme werden von den zu ihnen gehörenden Störungsregimen geprägt und durch diese erhalten. Es gibt keine Ökosysteme ohne Störungen. Die Störungsregime prägen ihre

2.2 Die Störungsregime und Klimaextreme der Vegetationszonen der Erde

Anke Jentsch¹ und Andreas von Heßberg¹

¹ Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER),
Universität Bayreuth, Deutschland

Kurzfassung

Die Vegetationszonen der Erde sind sowohl durch unterschiedliche Klimaeinflüsse als auch durch natürliche und anthropogene Störungsregime charakterisiert. Tiefe Temperaturen, kurze Vegetationszeiten, klimatisch bedingte Störungen (wie Kryoturbation und Feuer) sowie Insektenkalamitäten, Großherbivoren und Holzeinschlag prägen die polaren bis borealen Zonen. Von der temperat-gemäßigten über die mediterrane, winterfeuchte Zone bis zur subtropisch/tropischen Trockenzone haben jahrtausendealte Landnutzungen durch den Menschen die Vegetation stark verändert. Während in der temperaten Zone Winterstürme, Fröste und Starkregen klimatisch maßgebend sind, spielen Feuer, Beweidung und Dürre in den frostfreien, wärmeren Zonen eine große Rolle. In den wechselfeuchten Subtropen/Tropen sind Starkregen und Sturmereignisse die vorherrschenden Störungen.

2.2.1 Einleitung

In den verschiedenen Vegetationszonen der Erde sind natürliche und anthropogene Störungen allgegenwärtig. Sie prägen die Ökosysteme, erzeugen und erhalten ihren typischen Charakter mit räumlicher Heterogenität und zeitlicher Dynamik, schaffen immer wieder freien Raum, drehen die Uhr der Sukzession zurück, bieten freies Substrat, stellen Nährstoffe zur Verfügung, modifizieren biotische Interaktionen und sind eine wichtige evolutive Kraft für die Entstehung und den Erhalt von Biodiversität (Walker 1999, White & Jentsch 2001, Jentsch & Beierkuhnlein 2011). Typische Störungen in verschiedenen Bereichen der Erde sind Feuer, Stürme, Insektenkalamitäten, Lawinen, Erdbeben, Überflutungen, Dürren, Megaherbivoren, Bodenwühler, aber auch das ganze Spektrum menschlicher Landnutzung in den Kulturlandschaften wie Holzeinschläge in Wäldern und Ernten im Landwirtschaftsland (Richter 2001). Das Vorkommen von Störungen in al-

len Ökosystemen, ihr Auftreten über verschiedene zeitliche und räumliche Skalen hinweg und ihre evolutionär-selektive Rolle verleihen ihnen eine herausragende Bedeutung für die Dynamik aller Landschaftsräume der Erde (White & Jentsch 2001).

Dieses Kapitel liefert einen Überblick über die wichtigsten Störungsregime aller großen Vegetationszonen/Biome der Erde mit ihren typischen Pflanzenformationen (Abb. 1). Von Nord nach Süd behandeln wir die polare und subpolare Zone, die boreale Zone, die feuchten und trockenen Mittelbreiten, die trocken-temperierte Zone, die sommerfeuchte und winterfeuchte subtropische Zone, die subtropischen und tropischen Trockengebiete sowie die sommerfeuchte und immerfeuchte tropische Zone. Zudem gehen wir auf azonale Bereiche mit Hochgebirgen, Meeresküsten und Vulkaninseln ein (vgl. Textboxen «Permafrost» und «Marine Störungen»).

Die Ökozonen der Erde mit ihren charakteristischen Pflanzenformationen

3 Konzepte

3.1 Störungen und Biodiversität

Rupert Seidl¹, Jörg Müller² und Thomas Wohlgemuth³

¹ Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

² Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie (ZooIII), Biozentrum, Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Deutschland

³ Forschungseinheit Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

Kurzfassung

Biodiversität beschreibt die Vielfalt der Lebewesen und Lebensräume in Ökosystemen. Sie ist die Grundlage für das Funktionieren von Ökosystemen, wird jedoch zurzeit stark durch menschliche Aktivitäten beeinflusst. Störungen fördern Biodiversität, indem sie landschaftliche Heterogenität erzeugen, Ressourcen freisetzen, die Dominanz konkurrenzstarker Arten reduzieren und die Vielfalt an Nischen erhöhen. Nach der Hypothese der mittleren Störungen ist der positive Effekt auf Biodiversität bei mittlerer Stärke, Größe und Frequenz von Störungen am größten. Im Detail hängt der Effekt von Störungen auf Biodiversität jedoch von einer Vielzahl von Faktoren ab, die je nach Art der Störung, Produktivität des Ökosystems und räumlicher und trophischer Betrachtungsebene stark variieren.

3.1.1 Einleitung

Der Begriff Biodiversität, der als Abkürzung für «biologische Diversität» verwendet wird, bezeichnet die Vielfalt aller Lebewesen und Lebensräume. Biodiversität umfasst die genetische Diversität innerhalb von Arten, die zwischenartliche Vielfalt sowie die Diversität der Ökosysteme (UN 1992). Aus anthropogener Sicht besitzt Biodiversität einen intrinsischen Wert, da sie die Gesamtheit des biologischen Erbes auf unserem Planeten beschreibt. Sie hat aber auch funktionalen Wert für den Menschen: Eine Vielzahl von Funktionen und Leistungen von Ökosystemen, welche essenziell zum menschlichen

Wohlergehen beitragen (vgl. Kap. 8.2), werden durch Biodiversität gefördert (Hassan et al. 2005). Landnutzung, die Ausbeutung von natürlichen Ressourcen sowie der menschlich verursachte Klimawandel setzen die biologische Vielfalt zunehmend unter Druck (Butchart et al. 2010). Der aktuelle Artenverlust übersteigt die natürliche Aussterberate um einen Faktor 100 bis 1000. Die Erhaltung der biologischen Vielfalt ist daher eine zentrale Herausforderung in der menschlichen Nutzung natürlicher Systeme (Rockström et al. 2009). In diesem Kapitel werden die Auswirkungen von Störungen auf die biologische Vielfalt aufgezeigt, wo-

3.2 Resilienz gegenüber Störungen

Rupert Seidl¹, Anke Jentsch² und Thomas Wohlgemuth³

¹ Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

² Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

³ Forschungseinheit Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

Kurzfassung

Resilienz ist die Eigenschaft von Ökosystemen, sich wieder von Störungen zu erholen bzw. Störungen zu absorbieren, ohne dabei die systemimmanenten Strukturen und Prozesse zu verändern. Während sich die technische Resilienz allein auf eine Erholung nach Störungen fokussiert, berücksichtigt ökologische Resilienz die Möglichkeit eines Regimewechsels nach einer Störung. Ein Schlüsselement der Resilienz ist der adaptive Kreislauf in Ökosystemen, also der Wechsel von Phasen des Wachstums, der Erhaltung, der Freisetzung und der Erneuerung. Wichtige Mechanismen der Resilienz gegenüber Störungen sind Interaktionen über räumliche und zeitliche Skalen, organische Reste nach Störungen, das ökologische Stressgedächtnis sowie die Reaktionsdiversität von Pflanzengemeinschaften.

3.2.1 Einleitung und Definition

Störungen sind – per Definition – diskrete Ereignisse, welche durch eine plötzliche Modifikation der ökologischen Rahmenbedingungen große Veränderungen in Ökosystemen bewirken, z.B. in Form von Pflanzenmortalität (vgl. Kap. 2.1). Organismen, Lebensgemeinschaften und Ökosysteme sind jedoch an solche abrupten Veränderungen angepasst und haben eine stark ausgeprägte Fähigkeit, sich wieder von Störungen zu erholen. Diese Eigenschaft wird als Resilienz (engl. *resilience*) bezeichnet.

Nicht zuletzt aufgrund der sich rasant ändernden Umweltbedingungen und neuartiger Störungen hat Resilienz in den letzten Jahren eine steigende Aufmerksamkeit in der Wissenschaft erhalten. Das Konzept der Resilienz ist zu einem der wichtigsten Forschungs-

themen der Nachhaltigkeitsdebatte geworden (Folke et al. 2004, Rockström et al. 2009). Die Grundlagenforschung zu Mechanismen und Grenzen von Resilienz ist ein aktives Feld, das sich rapide entwickelt. Funktionelle Resilienz ist zurzeit z.B. eine wichtige Zielgröße der geografischen Risikoforschung und der experimentellen Biodiversitätsforschung (Isbell et al. 2015, Kreyling et al. 2017). Darüber hinaus etabliert sich das Konzept der Resilienz zunehmend auch als Richtlinie und Zielgröße für die Bewirtschaftung von Ökosystemen (Biggs et al. 2012, Seidl 2014; siehe auch Kap. 8.1 Risikomanagement). Die vielfältige Verwendung des Resilienz-Konzepts hat zu einer weiten Bandbreite an Definitionen geführt (Brand & Jax 2007), weswegen es besonders wichtig ist, die Bedeutung von Resilienz für den jeweiligen Kontext oder eine spezielle Anwen-

3.3 Adaptation an Störungen

Georg Gratzner¹ und Anke Jentsch²

¹ Institut für Waldökologie, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

² Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

Kurzfassung

Pflanzen begannen vor mehr als 400 Millionen Jahren, Land zu besiedeln. Seit dieser Zeit sind sie Feuer, Wind, Dürre, Frost, Überschwemmungen, Pflanzenfressern und anderen Störungen – teilweise auch gleichzeitig – ausgesetzt und haben Strategien entwickelt, sich trotz dieser Störungen zu vermehren. Die Dauer des evolutionären Zeitraumes, der für solche Anpassungen zur Verfügung stand, war lang. Dementsprechend komplex und vielfältig sind die Adaptationen, die sich entwickelt haben. Andererseits zeigen jüngere Studien, dass sich Pflanzen auch sehr schnell an neue Störungsregime anpassen können. Die in Ökosystemen zur Verfügung stehenden Anpassungspotenziale von Organismen und Lebensgemeinschaften stellen eine wichtige Grundlage für deren zukünftige Entwicklung in Zeiten des globalen Wandels dar.

3.3.1 Komplexe Interaktionen von Selektionsfaktoren formen Pflanzengemeinschaften

Pflanzen erfüllen – wie jeder andere Organismus – eine Reihe von Aufgaben gleichzeitig. Aus Wachstums- und Vermehrungsanforderungen ergeben sich Kombinationen von Pflanzeigenschaften, die von der einzelnen Zelle bis zum Aufbau der gesamten Pflanze bestimmte Leistungen (Fotosynthese, Wachstum, Vermehrung) erbringen. Natürliche Selektion wirkt jeweils über diese Leistungsaspekte auf die Einzelpflanze – die Leistung kann sich aber jeweils aus verschiedenen Kombinationen von Pflanzeigenschaften ergeben und wirkt sich nicht direkt über die einzelnen Pflanzeigenschaften, sondern über deren «Nettoergebnis» auf die Fitness einer Pflanze aus (Lachenbruch & McCulloh 2014). Störungen haben das Potenzial, Organismen zum Absterben zu bringen, bevor sie sich fortpflanzen

können, und bestimmen somit wesentlich die Fitness der Pflanzen. Das ist besonders bei langlebigen Individuen wie Bäumen wesentlich: Bei diesen Organismen findet sich eine evolutionär stabile Strategie (also eine Strategie, in die nicht eingedrungen werden kann, die also nicht durch eine andere, bessere Strategie verdrängt werden kann), die als «Bang-Bang-Strategie» bezeichnet wird (Falster & Westoby 2003). Dieser aus der Regelungstechnik entlehnte Begriff beschreibt, dass Bäume zunächst ihre Ressourcen ausschließlich in Wachstum investieren (und damit in Konkurrenzstärke), und erst wenn sie die Höhe der dominanten Bäume annähernd erreicht haben, in die sexuelle Reproduktion. Daraus ergibt sich allerdings eine hohe Anforderung an das Überleben bis zu diesem Zeitpunkt, der oft erst nach Dekaden eintritt, und somit ein hoher Anpassungsdruck an Störungen.

4 Abiotische Störungen

4.1 Störungen durch Feuer in Waldökosystemen: Prozesse und Managementstrategien

Daniel Kraus¹, Thomas Wohlgemuth² und Marco Conedera³

¹ Professur für Waldbau, Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i.Br., Deutschland

² Forschungseinheit Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

³ Forschungseinheit Ökologie der Lebensgemeinschaften, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Cadenazzo, Schweiz

Kurzfassung

Feuer gibt es seit 420 Millionen Jahren, insbesondere seit der Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre 13 % überstieg, Landpflanzen als Brennmaterial vorhanden waren und Blitzschlag als Zündenergie auftrat. Vegetationsbrände stellen seither global den häufigsten Störungsfaktor in terrestrischen Ökosystemen dar. Die langfristige Wirkung von Feuer wurde damit zu einem Evolutionsfaktor von Arten. Wo es häufig brennt, wachsen eher Arten mit Merkmalen der Feueranpassung. Der Mensch hat die Feuergeografie durch Abbrennen von Vegetation zwecks Rodung oder Düngung, durch Waldbrandbekämpfung, aber ebenso durch Landnutzung und -fragmentierung stark verändert. Ein Brandereignis ist nicht nur von klimatisch-biologischen Faktoren abhängig, sondern auch von der Kulturgeschichte. Voraussetzung für den angemessenen Umgang mit Vegetationsbränden und deren mittel- bis langfristigen Wirkungen auf die Biosphäre ist ein gründliches Systemwissen über das Feuer.

4.1.1 Geschichte und Geografie der Vegetationsbrände

Mit dem Beginn der Fotosynthese vor 2,3 Milliarden Jahren gelangte erstmals Sauerstoff in die Atmosphäre. Sein Gehalt in der Atmosphäre stieg mit der Entstehung von Landpflanzen, insbesondere von Gefäßpflanzen, vor etwa 440 Millionen Jahren stark an. Seit vor 420 Millionen Jahren die Schwelle von 13 % Sauerstoff in der Erdatmosphäre überschritten war, entzündeten Blitzschläge das Brennmaterial aus stehen-

der oder akkumulierter Biomasse. Man nimmt an, dass seit dieser Zeit in den meisten Ökoregionen der Erde Vegetationsbrände vorkommen, obwohl es große Unterschiede hinsichtlich der Häufigkeit und der Feuereigenschaften gibt (Krawchuk et al. 2009). Aus physikalischer Sicht hängt die Brandaktivität grundsätzlich von zwei sich gegenseitig beeinflussenden Faktoren ab: der Verfügbarkeit von Brennmaterial und dessen Feuchtigkeit. Sowohl die Produktivität des Standorts als auch

4.2 Windstörungen

Thomas Wohlgemuth¹, Marc Hanewinkel² und Rupert Seidl³

- ¹ Forschungseinheit Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz
- ² Professur für Forstökonomie und Forstplanung, Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i.Br., Deutschland
- ³ Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

Kurzfassung

Stürme erzeugen je nach Windstärke und Windfeld kleine bis großflächige Störungen, wovon Wälder wegen ihrer Höhe und Ausdehnung am stärksten betroffen sind. In West-, Mittel- und Nordeuropa ereignen sich in Bezug auf das betroffene Holzvolumen die größten Sturmschäden, zudem stellt Wind den bedeutendsten Störfaktor für Wälder dar. Fichten sind in Mitteleuropa anfälliger gegenüber Winterstürmen als winterkable Bäume. Stammbruch und Entwurzelung hängen auch von artspezifischen, standörtlichen und bestandsstrukturellen Faktoren ab. Bäume passen sich durch Bildung von Druckholz an wiederkehrende Windbeanspruchung an. Windwurfflächen bewalden sich in Tiefen rascher als in Hochlagen. In naturbelassenen und geräumten Störungsflächen verjüngt sich der Wald ähnlich rasch. Mit dem Klimawandel dürften Waldschäden durch Winterstürme zunehmen.

4.2.1 Ursache und Entstehung von Winden

Winde verursachen weltweit sowohl die meisten Schadensereignisse als auch die größten finanziellen Schäden. Die finanziellen Verluste an Wäldern und anderer Vegetation infolge Windeinwirkung nehmen weltweit den dritten Platz hinter Waldbrand und Schädlingen ein. Am meisten Schäden hinterlassen Orkane, d.h. Winde mit einer Stärke von Beaufort 12 oder mehr, was einer Mindestwindgeschwindigkeit von 117 km/h (32,5 m/s) entspricht. Ganze Waldbestände werden erst gebrochen oder entwurzelt, wenn Windspitzen über 35 m/s erreicht werden. Derartig starke Winde können unterschiedliche Ursachen haben. Weltweit werden fünf Typen von starken Winden unterschieden: tropische Stürme (Hurrikane), extratropische Stürme, Gewitter, Tor-

nados und orografisch erzeugte Winde wie Föhnstürme (Quine & Gardiner 2007). In Europa sind vor allem folgende Windereignisse als Störungsursachen von Bedeutung:

a) Wirbelstürme

Orkanartige Winde treten als Folge von Großwetterlagen und im Rahmen von Tiefdrucksystemen auf, die sich in Form von Wirbelstürmen bzw. Zyklonen über Hunderte oder Tausende von Kilometern bewegen. In den Tropen und Subtropen werden die oft mehrere hundert Kilometer breiten (Abb. 1) und im Sommer auftretenden Wirbelstürme Hurrikan, Taifun, Zyklon oder Tropensturm genannt. In den mittleren Breiten sind es extratropischen Wirbelstürme, welche in den Wintermonaten in Nordamerika als Blizzards oder

4.3 Lawinen und andere Schneebewegungen

Peter Bebi¹, Perry Bartelt² und Christian Rixen¹

¹ Forschungseinheit Ökologie der Lebensgemeinschaften, WSL-Institut für Schnee und Lawinenforschung SLF, Davos, Schweiz

² Forschungseinheit Lawinen und Prävention, WSL-Institut für Schnee und Lawinenforschung SLF, Davos, Schweiz

Kurzfassung

Schneelawinen gehören zusammen mit Steinschlag, Rutschungen und Murgängen zu den wichtigsten gravitativen Naturgefahren in Gebirgsregionen. Wälder üben einerseits wichtige Schutzfunktionen gegenüber diesen Naturgefahren aus, andererseits werden Ökosysteme auch stark durch diese Störungen geprägt. In diesem Kapitel geben wir am Beispiel von Lawinen und anderen Schneebewegungen einen Überblick über wichtige Zusammenhänge zwischen gravitativen Naturereignissen und Gebirgsökosystemen und gehen auch darauf ein, welche Interaktionen zu anderen natürlichen Störungen und der menschlichen Nutzung bestehen.

4.3.1 Ursache und unmittelbare Wirkung von Schneebewegungen

Überall, wo es Schnee hat, treten auch Schneebewegungen auf. Schnee verändert sich fortlaufend, meist im Zusammenhang mit Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen in der Schneedecke. Je nach Art des Schnees, den topografischen Bedingungen und dem Wetter, gibt es unterschiedliche Typen von Schneebewegungen.

4.3.1.1 Schneesetzen

Bereits im flachen Gelände gibt es Umwandlungen in der Schneedecke, welche zur Setzung der Schneedecke führen. Nach einem Schneefall werden Neuschneekristalle abgerundet; es entstehen mehr Verbindungen zwischen den Kristallen. Somit verringert sich das Volumen, wodurch die Schneedecke zusammensackt bzw. sich setzt. Dadurch wird die Neuschneesicht gebunden. In den tiefer liegenden Schneeschichten wird durch das Gewicht des Neuschnees eine größere Setzung hervor-

gerufen. Kleinere Bäume und Sträucher können durch Schneesetzen niedergedrückt und gebrochen oder gespalten werden, in der Regel richten sie sich aber wieder auf (Frey 1977).

4.3.1.2 Schneekriechen

Schneekriechen erfolgt während der Setzung des Schnees am geneigten Hang bei rauer Bodenoberfläche. Die Schneebewegungen sind dann in den obersten Schichten der Schneedecke am größten, während sich der Schnee in der untersten Schicht mit Kontakt zum Boden nicht bewegt. Somit wirken die Schneekräfte wie ein Hebel auf junge Bäume und führen zu charakteristischen Änderungen in der Baumform (Abb. 1). Dazu gehört nebst der säbelförmigen Verformung des Stammfußes auch das vermehrte Auftreten von Mehrstämmigkeit und von niederliegenden Wuchsformen (Schönenberger 1978).

5 Biotische Störungen

5.1 Baumkrankheiten als ökologische Störungen*

Marco Pautasso¹

¹ Tier- und Pflanzengesundheitseinheit, Europäische Behörde für Lebensmittelsicherheit (EFSA), Parma, Italien

Kurzfassung

Baumkrankheiten sind wichtige Störfaktoren in Waldökosystemen. Sie erzeugen Öffnungen im Kronendach von Wäldern, tragen zu ihrer Diversifizierung bei und schaffen Habitate für andere Lebewesen. Baumpathogene sind Teil der biologischen Vielfalt, werden jedoch kaum unter dem Gesichtspunkt des Artenschutzes berücksichtigt. Artenreiche Wälder sind generell weniger anfällig für Epidemien als artenarme. Baumkrankheiten können die Resilienz von Wäldern gegenüber anderen Stressfaktoren verändern. Exotische Baumkrankheiten treten infolge zunehmenden Handels mit Pflanzenmaterial sowie weiterer Faktoren des globalen Wandels verstärkt auf und können einzelne Baumarten regional weitgehend eliminieren. Interaktionen zwischen Baumkrankheiten und anderen ökologischen Störungen müssen deshalb zunehmend berücksichtigt werden, um der Einschleppung von Krankheitserregern vorzubeugen.

5.1.1 Charakterisierung des Systems

Störungen durch Baumkrankheiten sind in ihrem Ausmaß sehr variabel und gleichen hiermit den Störungen durch Waldbrand (vgl. Kap. 4.1), Windwurf (vgl. Kap. 4.2) und menschliche Aktivität (Kap. 6). Infektionskrankheiten an Bäumen können durch Bakterien, Pilze, parasitische Pflanzen wie z. B. Misteln, Fadenwürmer, Oomyzeten, Phytoplasmen, Viren oder Viroide und durch eine Kombination von solchen Organismen

ausgelöst werden (Tainter & Baker 1996). Schon in Fossilien sind Spuren von Baumkrankheiten erhalten, was die lange Koevolution zwischen Wirtsbäumen und deren Pathogenen dokumentiert (Labandeira & Prevec 2014). Manche Organismen wie z. B. Endophyten sind dabei unter normalen Umständen der Entwicklung von Bäumen förderlich oder neutral und entwickeln sich erst unter Stress zu Krankheitserregern (Sieber 2007). Symptome von

* Übersetzung aus dem Englischen: Rupert Seidl. Herzlichen Dank an O. Holdenrieder, L. Paul, A. Jentsch, R. Seidl, T. Wohlgemuth und zwei anonyme GutachterInnen für deren hilfreiche Kommentare zu einer früheren Version dieses Kapitels. Ein «Dankeschön» geht auch an R. Seidl für die Übersetzung des Kapitels ins Deutsche. Die in diesem Artikel präsentierten Positionen und Meinungen stammen ausschließlich vom Autor und sollen nicht die Ansichten oder wissenschaftlichen Arbeiten der EFSA widerspiegeln.

5.2 Blatt- und nadelfressende Insekten

Christa Schafellner¹ und Katrin Möller²

¹ Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz (IFFF), Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

² Landeskompetenzzentrum Forst Eberswalde (LFE), Fachbereich Waldschutz und Wildökologie, Deutschland

Kurzfassung

Nach Einschätzungen des US-Landwirtschaftsministeriums sind Massenvermehrungen von Insekten die teuerste Form natürlicher Störungen. In Europa sind es vor allem Larven von Borkenkäfern und Schmetterlingsraupen, deren Fraß ökologische und ökonomische Folgen für den Wald haben kann. Massive Fraßereignisse leiten in Abhängigkeit von Witterung und Folgeschäden unter Umständen ein flächiges Absterben von Bäumen ein. Da viele der in Europa zum Massenwechsel neigenden Arten wärmeliebend sind, gilt eine Zunahme solcher Phänomene mit den prognostizierten Klimaänderungen als sehr wahrscheinlich. Um die Multifunktionalität von Wäldern auch künftig zu erhalten, werden geeignete Monitoring- und Prognoseverfahren sowie Maßnahmen zur Eindämmung von Störungen durch Insekten als dringend notwendig erachtet.

5.2.1 Phyllophage Insekten als Ursache von Störungen in Wäldern

Als Störung werden in der Ökologie räumlich und zeitlich diskrete Ereignisse angesehen, die zu Verlust von lebender Biomasse führen und die Verfügbarkeit von Ressourcen in Lebensgemeinschaften verändern (vgl. Kap. 2.1). In dieses Bild passen durch blatt- und nadelfressende (phyllophage) Insekten verursachte Veränderungen in Waldbeständen.

Global betrachtet, werden jährlich 3–10 % der Pflanzenmasse in Waldökosystemen von Insekten konsumiert. In Jahren mit großen Individuendichten einzelner phyllophager Insekten fallen die Verluste an Biomasse regional wesentlich höher aus. Ein ein- oder mehrmaliger Kahlfraß an Bäumen kann in der Folge zum großflächigen Absterben von Waldbeständen führen. Die Funktionen des Waldes sind davon in unterschiedlichstem Ausmaß betrof-

fen; neben ökologischen Konsequenzen wie Störungen im Wasserhaushalt, verstärkter Erosion oder Einbußen der CO₂-Speicherkapazität sind dies auch ökonomische Verluste in der Holzproduktion oder im Tourismus (Niesar et al. 2015).

Insekten werden dann als Pflanzenschädlinge bezeichnet, wenn sie durch Fraß Ernteerträge des Menschen schmälern oder vernichten. Im deutschen Sprachraum wurde dieser Begriff erstmals für die Mitte des 19. Jahrhunderts aus Nordamerika nach Europa eingeschleppte Reblaus verwendet (Jansen 2003). Im Wald können insbesondere Vertreter der Ordnungen Käfer, Schmetterlinge und Hautflügler Bäume zum Absterben bringen oder geschlagenes Holz entwerten. Zu Schädlingen werden diese Insekten aber erst, wenn sie eine Massenvermehrung (Gradation) durchlaufen. Phasen, in denen die Populationsdichte niedrig ist, werden

5.3 Borkenkäfer

Beat Wermelinger¹ und Oliver Jakoby¹

¹ Forschungseinheit Waldgesundheit und biotische Interaktionen, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

Kurzfassung

*Borkenkäfer sind wichtige Komponenten in der natürlichen Dynamik von Nadelwäldern. In Europa hat vor allem der Buchdrucker (*Ips typographus*) das Potenzial, großflächigen Befall zu verursachen und damit als ökologische Störung zu wirken. Nach vorausgehenden Störungen wie Windwurf oder Trockenheit kann er seine Populationsdichten so weit erhöhen, dass er auch vitale Bäume erfolgreich befallen kann. Der weitere Verlauf einer solchen Massenvermehrung auf lebenden Bäumen wird vor allem durch die Temperatur und die Disposition der Wirtsbäume gesteuert. Ökologisch gesehen, trägt Borkenkäferbefall zur Erneuerung der Waldökosysteme bei und schafft wertvolle neue Habitats für viele Organismen; sozioökonomisch bedeutet er aber häufig auch einen Schaden.*

5.3.1 Verbreitung und Ökologie

Massenvermehrungen von Borkenkäfern (Curculionidae: Scolytinae) sind natürliche Ereignisse in der langfristigen Dynamik insbesondere auch von Nadelwäldern. Am häufigsten und stärksten davon betroffen sind die europäischen Fichtenwälder sowie die Kiefernwälder Nordamerikas. In den Wäldern Europas werden 8 % aller «Waldschäden» von Borkenkäfern verursacht (Schelhaas et al. 2003). Infolge ihrer ökonomischen Bedeutung werden solche Ereignisse vor allem als Schäden und weniger als natürliche Störungen wahrgenommen. Von den mehr als 250 europäischen Borkenkäferarten können sich aber nur einige wenige rindenbrütende Spezialisten unter bestimmten Bedingungen in Massen auf vitalen Bäumen vermehren und großflächige Störungen verursachen. Die diesbezüglich wichtigsten Käferarten gehören zu den Gattungen *Ips* und *Dendroctonus*. In Europa sind es in erster Linie der Buchdrucker (*Ips typographus* L.) und der Sechszähne Kiefernborke

(*I. acuminatus* Gyll.), sowie in kleinerem Umfang der Kupferstecher (*Pityogenes chalcographus* L.) und *Scolytus*- und *Tomicus*-Arten (Grégoire & Evans 2004, Wermelinger 2004). In Nordamerika spielen vor allem der «Mountain Pine Beetle» (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) sowie weitere Arten der Gattungen *Dendroctonus* und *Ips* eine Rolle (Kleinman et al. 2012, Six & Bracewell 2015). Die meisten dieser Arten befallen ausgewachsene Nadelbäume und sind monophag, also auf eine Baumgattung beschränkt. Eine umfassende Übersicht über die generelle Biologie und Ökologie von Borkenkäfern geben Raffa et al (2015b).

Obwohl die Lebensweisen von Borkenkäfern sehr verschieden sein können, gibt es unter den oben erwähnten Rindenbrütern einige Gemeinsamkeiten. Ihre generelle Biologie wird im Folgenden anhand des Buchdruckers (*I. typographus*) besprochen, des in Europa wichtigsten und daher am besten untersuchten Borkenkäfers (Wermelinger 2004). Die sogenannten Pioniermänn-

5.4 Großherbivoren

Josef Senn¹

¹ Forschungseinheit Ökologie der Lebensgemeinschaften, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

Kurzfassung

Große Herbivoren können die Populationsdynamik ihrer Futterpflanzen beeinflussen. Fraß bedeutet für die betroffenen Pflanzen eine Störung. Obwohl Herbivoren in den meisten Fällen nur einen relativ kleinen Anteil der gesamten Phytomasse konsumieren, beeinflussen sie die intra- und interspezifischen Konkurrenzverhältnisse der Pflanzenpopulationen. Ob und in welchem Umfang Pflanzenfresser die Wald-Offenland-Verteilung verändern, ist Gegenstand kontroverser Diskussionen. Artenvielfalt und Populationsdichte von Großherbivoren waren in den ursprünglichen, von Menschen unbeeinflussten Landschaften der temperaten Zone höher als heute. Deswegen kann von einem ehemals stärkeren Einfluss dieser Arten auf die Vegetation ausgegangen werden. Diesem Umstand ist beim modernen Management von naturnahen Landschaften Rechnung zu tragen.

5.4.1 Herbivoren als Störung in Pflanzengemeinschaften

Herbivoren reduzieren mit dem Fressen die Biomasse ihrer Futterpflanzen. Werden kleine Individuen mehr oder weniger vollständig gefressen oder wird an größeren Pflanzen stark und wiederholt gefressen, kann dies zum Tod des Individuums führen. Töten Herbivoren die betroffenen Pflanzenindividuen, schaffen sie in der Vegetationsdecke freie Stellen, welche durch andere Pflanzen besiedelt werden können. Daher bedeutet Herbivorie für die betroffenen Pflanzenindividuen und -populationen eine Störung. Diese Störungen können für Pflanzengemeinschaften eine wichtige strukturierende Funktion haben (Grime 1974).

Störungen beeinflussen die Konkurrenzverhältnisse zwischen den betroffenen Pflanzenindividuen und -arten. Wenn Herbivoren fressen, reduzieren sie Größe und Dichte ihrer Futterpflanzen. Werden gewisse Pflanzenarten selektiv stärker gefressen als

andere, beeinflussen Herbivoren die Beziehungen zwischen den Pflanzenarten. Pflanzenfresser reduzieren die Konkurrenzkraft einer Pflanzenart zum Vorteil einer anderen. Die Abundanz der Pflanzenarten ändert sich. Verschwinden bevorzugte Pflanzenarten als Folge des Fraßes, ändert sich damit auch die Artenzusammensetzung der Vegetation.

In temperaten Wäldern konsumieren Herbivoren nur einen geringen Teil der jährlich produzierten Phytomasse. Abgesehen von relativ selten auftretenden Massenvermehrungen von herbivoren Insekten sind die konsumierten Mengen an Pflanzenmaterial so klein, dass sie im größeren räumlichen Maßstab kaum quantifiziert werden können. Verschiedene Studien rechnen für die von Insekten in Wäldern verzehrte Menge mit durchschnittlich etwa 1 % der jährlichen Pflanzenproduktion (z. B. Nielsen 1978). Im Vergleich dazu verbrauchen vertebrierte Herbivoren noch einmal deutlich weniger, da sie

6 Anthropogene Störungen

6.1 Waldnutzungen

Peter Meyer¹ & Christian Ammer²

- ¹ Abteilung Waldwachstum, Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Göttingen, Deutschland
² Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen, Deutschland

Kurzfassung

Forstliche Eingriffe stellen im ökologischen Sinne Störungen dar, mit denen die Waldentwicklung auf unterschiedlichen räumlichen Skalen gezielt gesteuert wird, um bestimmte Ökosystemleistungen bereitzustellen. Durch waldbauliche Maßnahmen wird die räumliche und zeitliche Verteilung von Ressourcen mit dem Ziel verändert, die Konkurrenzverhältnisse zwischen Baumindividuen, -arten und -generationen zu steuern. Auch die Erschließung der Waldlandschaft und weitere forstliche Maßnahmen wie Entwässerung, Kalkung oder Waldschutz sind als ökologische Störungen einzustufen. Für die Biodiversität ist die durch natürliche wie forstliche Störungen hervorgerufene Vielfalt der Bestands- und Landschaftsstrukturen bedeutsam. Forstlich initiierte und natürliche Störungen weisen zahlreiche Gemeinsamkeiten, aber auch wichtige Unterschiede auf. Eine ökologisch orientierte, naturnahe Forstwirtschaft zeichnet sich durch die Integration wesentlicher Elemente und Kennzeichen des natürlichen Störungsregimes in die Waldbewirtschaftung aus.

6.1.1 Bedeutung der Störungsökologie für die Waldbewirtschaftung

Spätestens seit den 1980er-Jahren hat sich das Selbstverständnis der Forstwirtschaft in Mitteleuropa tief greifend gewandelt. Statt altersgleiche Reinbestände mit dem vorrangigen Ziel der Holzproduktion zu bewirtschaften, wird die Forstwirtschaft zunehmend als Management komplexer Ökosysteme mit verschiedenen Zielen auf unterschiedlichen räumlichen Skalen aufgefasst (Kohm & Franklin 1997). Dafür ist ein ausreichendes Wirkungsverständnis natürlicher und nutzungsbedingter Störungen von zentraler

Bedeutung, da die Komplexität und Diversität von Wäldern und damit ihre Ökosystemleistungen wesentlich von Störungen abhängen.

Häufig wird in der Nachahmung bzw. Integration natürlicher Störungen ein vielversprechender Weg für die Forstwirtschaft gesehen, um die biologische Vielfalt auf den verschiedenen Ebenen (genetische Ausstattung, Vielfalt der Arten und Ökosysteme) zu erhalten (Franklin et al. 2002, North & Keeton 2008) und den Bewirtschaftungsaufwand nach dem Grundsatz der «biologischen Rationalisierung» (Schütz 1996, Puettmann et al. 2009) zu senken.

6.2 Grünlandnutzung

Michael Bahn¹, Johannes Ingrisch¹ und Anke Jentsch²

¹ Institut für Ökologie, Universität Innsbruck, Österreich

² Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

Kurzfassung

Anthropogene Störungen im Grünland umfassen Beweidung und Mahd sowie damit einhergehende Bewirtschaftungsmaßnahmen wie Düngung, Bewässerung und Feuer. Neben den mit der Entnahme der Vegetation verbundenen mechanischen Störungen verändern Grünlandnutzungen die Ressourcenverfügbarkeit und damit die Stoffkreisläufe und die Artenzusammensetzung und -vielfalt. Bei mäßiger Beweidungsintensität wird die Heterogenität der Lebensräume und damit die Biodiversität erhöht. Grünlandssysteme sind neben ihrer Bedeutung für die Viehwirtschaft als Kulturlandschaft auch für das Landschaftsbild bedeutsam. Grünlandssysteme regenerieren nach Dürre, Hitzewellen und Feuer rascher als Waldökosysteme. Andererseits kann Übernutzung die Erosion begünstigen und zur Degradation führen.

6.2.1 Charakterisierung der Grünlandnutzungen

Das Grünland ist seit Jahrhunderten von anthropogenen Nutzungen wie Beweidung durch Rinder, Pferde und Schafe sowie durch Mahd zur Futtergewinnung geprägt. Es stellt daher eine zentrale Grundlage für die Viehwirtschaft dar. Grünland ist weltweit vor allem in jenen Regionen verbreitet, in denen Viehhaltung betrieben wird und in denen zugleich die klimatischen oder orografischen Bedingungen sowie die Bodenqualität für den Ackerbau ungünstig sind. Dabei ist global betrachtet die Naturweidewirtschaft die wichtigste Nutzungsform. In vielen Regionen, darunter auch in Mitteleuropa, kommt neben der Beweidung auch der Mahd eine traditionell wichtige Rolle zu (Abb. 1), die über die Gewinnung von Heu und Silage eine Versorgung der Nutztiere außerhalb der Weidezeiten sicherstellt bzw. unterstützt. In mediterranen und subtropischen Grünlandgebieten domi-

niert als Beweidungsform die Wanderweidewirtschaft oder Wandertierhaltung (Transhumanz; Poschlod & Wallis de Vries 2002, Suttie et al. 2005), bei welcher Tiere über größere Distanzen hinweg zwischen verschiedenen Weidegründen bewegt werden, oftmals unterschieden in Sommer- und Winterweide. Der Einsatz von Feuer dient stellenweise der Offenhaltung und rascheren Nährstoffnachlieferung (Fernandes et al. 2013, Valese et al. 2014, Reinhart et al. 2016).

Beweidung und Mahd stellen die wichtigsten anthropogenen Störungen im Grünland dar. Ihre Auswirkungen auf das Ökosystem sind vergleichbar, was den regelmäßigen Verlust und Wiederaufbau oberirdischer Biomasse betrifft, jedoch unterschiedlich bezüglich der Auswirkungen auf die Biodiversität. Beweidung erhöht die Heterogenität durch eine selektive Entnahme bzw. Förderung von Pflanzenarten und der Schaffung kleinräumiger Unterschiede hinsichtlich Nährstoffverfügbarkeit, Bodenverdich-

7 Störungen im globalen Wandel

7.1 Einfluss des Klimawandels auf Störungen

Rupert Seidl¹, Markus Kautz²

¹ Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

² Institut für Meteorologie und Klimaforschung – Atmosphärische Umweltforschung, Karlsruhe Institut für Technologie, Garmisch-Partenkirchen, Deutschland

Kurzfassung

Störungen sind klimasensitive Prozesse. Ändern sich die klimatischen Bedingungen in Zukunft wie prognostiziert, wird dies auch Änderungen in Störungsregimen hervorrufen. Direkte Klimaeffekte wie z. B. beschleunigte Lebenszyklen von Borkenkäfern infolge wärmerer Temperaturen können größere und/oder häufigere Störungen hervorrufen. Interaktionen zwischen verschiedenen Störungen können solche Klimaeffekte weiter verstärken. Indirekt kann der Klimawandel aber auch den Aufbau und die Zusammensetzung der Vegetation verändern, was zukünftige Störungen dämpfen könnte.

7.1.1 Einleitung

Sowohl abiotische als auch biotische Störungen werden ursächlich von klimatischen Bedingungen beeinflusst (Kapitel 4 und 5). Änderungen von Mittel- und Extremwerten sowie der klimatischen Variabilität, wie sie zurzeit beobachtet und für die nächsten Jahrzehnte verstärkt erwartet werden (IPCC 2013), haben somit einen bedeutenden Einfluss auf natürliche Störungsregime in Ökosystemen (Dale et al. 2001, Seidl et al. 2017). Während sich Ökosysteme in der Regel gut an sich graduell ändernde Klimabedingungen wie z. B. steigende Jahresdurchschnittstemperaturen oder -niederschläge anpassen können, bewirken klimatische Extremereignisse oft Störungen (Jentsch et al. 2007). Die Auswirkungen von Kli-

maänderungen auf Störungen sind oft nicht linear, da Störungen häufig erst durch das Über- oder Unterschreiten von gewissen klimatischen Grenzwerten ausgelöst werden. In diesem Kapitel werden zunächst wichtige störungsrelevante Klimaelemente identifiziert und anschließend deren verschiedenartige Effekte auf Störungsregime dargestellt. Die Synthese dieser Effekte im komplexen Zusammenspiel zwischen Klima, Vegetation und Störungen ergeben letztlich Einblicke in zu erwartende Trends in der Störungsdynamik.

7.1.2 Klima im Wandel

Temperatur, Niederschlag und Wind sind die mit Abstand bedeutsamsten Klimaelemente, welche Störungsre-

8 Störungen und Management

8.1 Risikomanagement im Kontext von Störungen

Rupert Seidl¹, Sigrid Netherer² und Thomas Thaler³

¹ Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

² Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

³ Institut für Alpine Naturgefahren, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

Kurzfassung

Risiko beschreibt die Auswirkung von Unsicherheiten auf Ziele. Störungen stellen wichtige Risikofaktoren für das Ökosystemmanagement dar, da sie die Bereitstellung von Ökosystemleistungen negativ beeinflussen können und in Auftreten und Ausmaß nicht genau vorhersagbar sind. Risikomanagement ist die koordinierte Aktivität zur Steuerung und Kontrolle von Risiken. Die drei zentralen Elemente des Risikomanagements sind Risiko erkennen, Risiko bewerten und Risiko behandeln. Störungsrisiken können z. B. durch die Abschätzung der Prädisposition und durch Szenarioanalysen quantifiziert werden. Die Risikobewertung beinhaltet sowohl ökonomische als auch soziale Komponenten (soziale Verwundbarkeit). Die generellen Möglichkeiten, Risiken zu behandeln, sind, sie zu akzeptieren, zu verringern oder zu kollektivieren.

8.1.1 Einleitung und Begriffsdefinition

Der Begriff des Risikos bezeichnet im allgemeinen Sprachgebrauch die Möglichkeit, Schaden zu nehmen. Der etymologische Ursprung des Wortes liegt im lateinischen Term *reselum*, was einen Fels oder eine Klippe und somit eine Gefahr für die Seefahrt bezeichnet (Pfeifer 1989). Ein in den technischen Wissenschaften weit verbreiteter Ansatz definiert Risiko R als eine Funktion der Eintrittswahrscheinlichkeit eines Ereignisses P_s und dessen Schadenspotenzial E_s (Gl. 1), wobei beide Eingangsgrößen meist multiplikativ verknüpft werden (Gl. 2; Erwartungswert-Ansatz, siehe Haines 2004):

$$R = f(P_s; E_s) \quad \text{Gl. 1}$$

$$R = P_s \cdot E_s \quad \text{Gl. 2}$$

Während die frühe, einflussreiche Arbeit von Knight (1921) zwischen Risiko (= quantifizierbar) und Unsicherheit (= nicht quantifizierbar) unterscheidet, definiert die *International Organisation for Standardization* Risiko allgemein als die Auswirkung von Unsicherheiten auf Ziele (ISO 2009).

Im Kontext der Bewirtschaftung von natürlichen Ressourcen verursachen Störungen Unsicherheit, da weder deren Auftreten noch deren Auswirkungen genau vorhergesagt werden können.

8.2 Störungen und Ökosystemleistungen

Dominik Thom^{1,3}, Anke Jentsch² und Rupert Seidl³

¹ Rubenstein School of Environment and Natural Resources, University of Vermont, Burlington, VT, USA

² Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

³ Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

Kurzfassung

Ökosystemleistungen umfassen alle Eigenschaften von Ökosystemen, die dem Menschen nützen. Störungen können vielfältige, oft negative Auswirkungen auf Ökosystemleistungen haben. Die Primärproduktion wird von Störungen vorübergehend reduziert, wobei Wasser- und Nährstoffkreisläufe durch Störungen angekurbelt werden. Die Produktion von Pflanzenbiomasse (Holz, Viehfutter) wird von Störungen gebremst oder lokal vernichtet. Im Kontext der Klimaregulation verringern Störungen die Speicherung von Kohlenstoff (erwärmende Wirkung), erhöhen jedoch gleichzeitig Albedo und den latenten Wärmefluss (kühlende Wirkung). Außerdem reduzieren Störungen den durch die Vegetation gewährten Schutz vor Naturgefahren. In welcher Weise sich Störungen auf kulturelle Leistungen wie z. B. die Erholungsfunktion von Ökosystemen auswirken, hängt sehr stark vom subjektiven Empfinden der Menschen ab.

Ökosystemleistungen bezeichnen alle Eigenschaften eines Ökosystems, die dem Menschen nützen, d.h. eine positive Bedeutung für den Menschen und dessen Wohlergehen haben. Das Konzept der Ökosystemleistungen (engl. *ecosystem services*) entwickelte sich in den USA aus dem Konzept der Umweltleistungen (engl. *environmental services*). Im Rahmen des *Millennium Ecosystem Assessment* (MEA) wurde die Frage des Einflusses der Menschen auf Ökosysteme global behandelt, und der Begriff *ecosystem services* fand allgemeine Akzeptanz. Ökosystemleistungen werden seither in die Kategorien unterstützende, bereitstellende, regulierende und kulturelle Leistungen unterteilt (Hassan et al. 2005; Tab. 1).

Terrestrische Ökosysteme erzeugen eine Vielzahl unterschiedlicher Ökosystemleistungen. Aufgrund der hohen

räumlichen Heterogenität von Ökosystemen und der zeitlichen Schwankungen ökosystemarer Prozesse variiert auch die Menge an Ökosystemleistungen, insbesondere in Abhängigkeit zu den Jahreszeiten, der Höhe über Meeresspiegel und der geografischen Lage. Einzelne Ökosystemleistungen können innerhalb einer Landschaft sehr unterschiedlich verteilt sein (Lamy et al. 2016). Landschaftliche Heterogenität kann somit die Palette an Leistungen deutlich erhöhen (Turner et al. 2013). Der Stellenwert von Ökosystemleistungen hängt mit der lokalen Gesellschaft und mit globalen Entwicklungen zusammen, weshalb er sich über die Zeit verändert. Vor der weit verbreiteten Nutzung fossiler Energiequellen herrschte in vergangenen Jahrhunderten vielerorts große Holzknappheit, weshalb fast alle anderen Ökosystem-