

utb.

Thomas Wohlgemuth  
Anke Jentsch | Rupert Seidl (Hrsg.)

# Störungs- ökologie



utb 5018



## 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 fürervielfältigungen, 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

<b>Vorwort</b> .....	11
<b>1 Störungsökologie: Ein Leitfaden</b> .....	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
<b>2 Definitionen und Quantifizierungen</b> .....	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
<b>3 Konzepte</b> .....	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
<b>4</b>	<b>Abiotische Störungen</b> . . . . .	<b>129</b>
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
<b>5</b>	<b>Biotische Störungen</b> . . . . .	<b>189</b>
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
<b>6</b>	<b>Anthropogene Störungen</b> .....	<b>273</b>
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
<b>7</b>	<b>Störungen im globalen Wandel</b> . . . . .	<b>325</b>
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
<b>8</b>	<b>Störungen und Management</b> . . . . .	<b>337</b>
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
	<b>Register</b> . . . . .	<b>374</b>

## Textboxen

Kap. 2.1	<b>Die Quantifizierung von Störungsregimen in dynamischen Landschaften</b> .....	27
	Anke Jentsch	
Kap. 2.1	<b>Störungsinteraktionen, Störungszyklen, Störungskaskaden</b> .....	29
	Anke Jentsch, Phil J. Burton und Lawrence R. Walker	
Kap. 2.1	<b>Die Rolle der Fernerkundung in der Störungsökologie</b> .....	34
	Cornelius Senf	
Kap. 2.1	<b>Störungsregime einer alpinen Flusslandschaft: der Tagliamento</b> .....	37
	Andreas von Hefßberg	
Kap. 2.1	<b>Puls-Dynamiken in der Ökologie</b> .....	43
	Anke Jentsch und Peter S. White	
Kap. 2.2	<b>Permafrost</b> .....	50
	Max Schuchardt	
Kap. 2.2	<b>Marine ökologische Störungen</b> .....	55
	Julian Gutt	
Kap. 3.1	<b>Störung und die Bildung von Artengemeinschaften</b> .....	80
	Anke Jentsch	
Kap. 3.1	<b>Eine Vereinheitlichung vieler Diversitätshypothesen</b> .....	86
	Thomas Wohlgemuth	
Kap. 3.3	<b>Störungen als Selektionsfaktor – eine alte Geschichte</b> .....	110
	Georg Gratzer	
Kap. 5.3	<b>Der «Mountain Pine Beetle» in Nordamerika</b> .....	242
	Beat Wermelinger	
Kap. 6.2	<b>Zu viel des Guten: Der Untergang der artenreichen Glatthaferwiese in Mitteleuropa</b> .....	315
	Andreas Bosshard	
Kap. 8.1	<b>Störungsmodellierung</b> .....	344
	Werner Rammer und Rupert Seidl	
Kap. 8.2	<b>Ökologische Neuartigkeit – eine Herausforderung für Naturschutz und Gesellschaft</b> .....	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 Wohlgemuth<sup>1</sup>, Anke Jentsch<sup>2</sup> und Rupert Seidl<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Forschungseinheit Walddynamik, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, Schweiz

<sup>2</sup> Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

<sup>3</sup> 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).

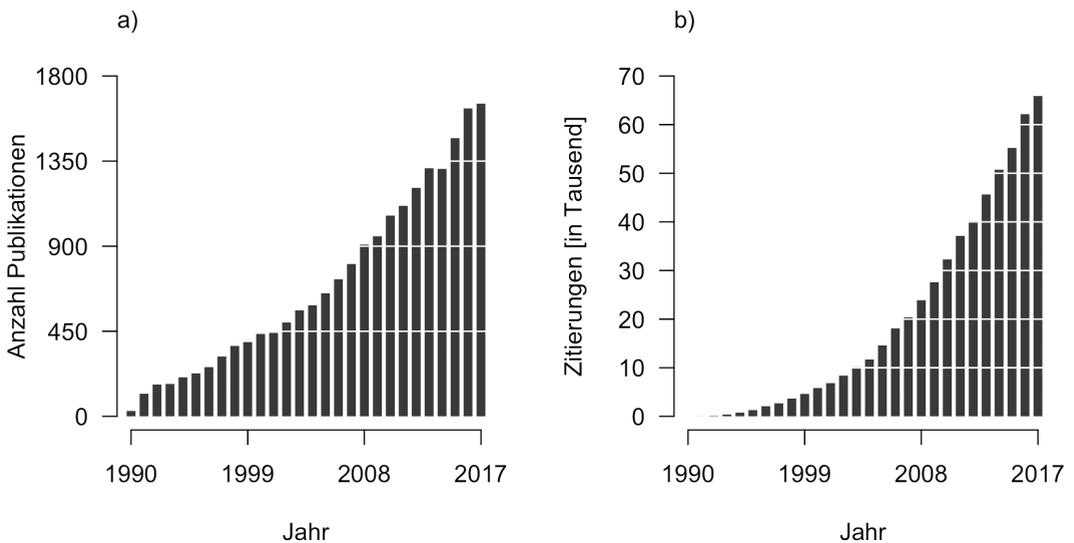
Wie entwickelte sich die Störungsökologie in Mitteleuropa? Die Auswirkung von Störungen war in die Systematik in der Pflanzensoziologie integriert (z.B. Braun-Blanquet 1964, Ellenberg 1996), und ihr Stellenwert wurde mit Begriffen deutlich eingeordnet. So führen Unterbrechungen der normalen Sukzession 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/](http://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.

- Thorn S, Bässler C, Brandl R, Burton PJ, Cahall R, Campbell JL, Castro J, Choi CY, Cobb T, Donato DC, Durska E, Fontaine JB, Gautier S, Herbert C, Hothorn T, Hutto RL, Lee EJ, Leverkus A, Lindenmayer D, Obrist MK, Rost J, Seibold S, Seidl R, Thom D, Waldron K, Wermelinger B, Winter B, Zmihorski M, Müller J (2018) Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55: 279–289.
- UN (1992) Convention on biological diversity, Rio de Janeiro. 30 p.
- Walker LR, Wardle DA (2014) Plant succession as an integrator of contrasting ecological time scales. *Trends Ecol. Evol.* 29: 504–510.
- Watt AS (1947) Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35: 1–22.
- White PS (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229–299.
- White PS, Jentsch A (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Prog. Bot.* 62: 399–449.
- White PS, Pickett STA (1985) Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: Pickett STA, White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York. pp. 3–13.



## 2 Definitionen und Quantifizierungen

### 2.1 Störungen und Störungsregime

Anke Jentsch<sup>1</sup>, Rupert Seidl<sup>2</sup> und Thomas Wohlgemuth<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland

<sup>2</sup> Institut für Waldbau, Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien, Österreich

<sup>3</sup> 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



**Abb. 1:** Störung als diskretes Ereignis: Windwurf in einem der letzten übriggebliebenen Primärwäldern Europas in der Nähe von Uppsala, Schweden. Echte Urwälder sind in Europa fast vollständig durch Wirtschaftswälder oder naturnahe Waldschutzgebiete mit unterschiedlichen Landschaftspflege- und Bewirtschaftungszielen ersetzt worden. (Foto: A. Jentsch)

natürliche Dynamik. Daher geht es in der Störungsökologie sowohl um Resilienz und funktionelle Stabilität (vgl. Kap. 3.2) als auch um Extremereignisse und dauerhafte Veränderungen in Landschaften.

Untersucht werden Störungen meistens auf der Skala von Ökosystemen und Lebensgemeinschaften, oftmals anhand der Vegetation und ihres Beitrags zu den Ökosystemleistungen (vgl. Kap. 8.2). Auf der ganzen Erde entwickeln sich Ökosysteme unterschiedlich, entsprechend den lokalen Standorteigenschaften, die durch abiotische Faktoren wie Wasser, Wärme, Licht, Nährstoffe, Salze, durch mechanische Faktoren wie Wind, Feuer, Schnee, Herbivorie, Mahd sowie durch biotische Faktoren wie Artenpool, biotische Interaktionen und trophische Netzwerke bestimmt werden (vgl. Kap. 2.2). Die Konstanz dieser Faktoren führt zu charakteristischen Artenzusammensetzungen und Lebensgemeinschaften, die den jeweils lokal vorherrschenden Bedingungen am besten angepasst sind. Dabei kann es sich z. B. ebenso um geschlossene Primärwälder handeln, die von menschlicher Nutzung unbeeinflusst sind (Abb. 1), als auch um Halb-

trockenrasen, die durch Beweidung mit Nutztieren entstanden sind.

Über längere Zeiträume beeinflusst die Vegetation wiederum auch die statischen und dynamischen Standorteigenschaften, insbesondere Bodenbildungsprozesse und Mikroklima, aber auch die Störungsregime. So verringert eine ganzjährig geschlossene Vegetationsdecke Erosionsprozesse oder reduziert die Infiltration von Regenwasser in den Boden. Die Vegetationsstruktur beeinflusst die Witterung und auf größeren räumlichen Skalen auch das Klima ganzer Regionen. Ebenso kann die Invasion von einzelnen Pflanzen- und Tierarten, die als Ökosystem-Ingenieure wirken, zur Veränderung eines Störungstyps oder gar eines Störungsregimes führen (vgl. Textbox «Ökologische Neuartigkeit», S. 366). Vegetation, Klima und Störungen stehen somit in einem dynamischen Austausch miteinander und beeinflussen sich gegenseitig.

In Europa gehören zu den typischen natürlichen Störungen Windwurf, Feuer, Überflutung (Abb. 2), Insektenmassenvermehrung, Schneebruch, Spätfrost, Starkregen, Dürren und Hitzewellen. Zu den typischen anthropogenen Störungsregimen der Kulturlandschaften gehören die verschiedenen Formen der Offenlandnutzung wie Mahd und Beweidung, Holzeinschlag in Wäldern oder die Lenkung der Auendynamik.

Wie können Ereignisse definiert und zeitliche Dynamiken in Landschaften quantifiziert werden, welche die Ökosysteme, Lebensgemeinschaften und Populationen kurzfristig rasch und stark verändern, aber diese gleichzeitig auch langfristig in ihrem typischen Charakter prägen und erhalten? Wie also können Störungen und Störungsregime definiert werden?



**Abb. 2:** Überflutungsregime in Auenlandschaften gehen mit verschiedenen Niederschlagsrhythmen und -magnituden einher. Das «Jahrhundert-Hochwasser» an der Elbe 2003 veränderte die normale Auedynamik, die landschaftlichen Muster und die Möglichkeiten von Infrastruktur und Grünlandnutzung. (Foto: UFZ)

### 2.1.2 Definition von Störungsereignissen und Störungsregimen

Störungen werden sowohl relativ als auch absolut definiert (White & Jentsch 2001). Eine Störung wird in der *relativen Definition* als ein Ereignis beschrieben, welches eine Abweichung von der normalen Dynamik eines Ökosystems darstellt. Diese Abweichung wurde in der klassischen Literatur unterschiedlich bezeichnet, z.B. engl. als *deviation* (Odum et al. 1979) oder *perturbation* (Pickett & White 1985). Dabei werden Störungen als jene Ereignisse verstanden, welche die charakteristischen Prozesse des Ökosystems verändern, also z.B. die Unterbindung von Bränden in den Grasländern und Wäldern des Mittelmeerraums oder die Unterlassung von Beweidung in Halbtrockenrasen. Andere Ereignisse, die für das Ökosystem charakteristisch sind, wie etwa Brände in borealen Wäldern, Schneedruck in alpinen Hochstaudenfluren während des Winters oder das Umstürzen eines Baumes in einem alten Wald, werden nach der relativen Definition nicht als Störung verstanden.

Die relative Definition von Störungen ist jedoch aus drei Gründen problematisch: Sie geht von der Annahme

aus, dass wir die «normale» Dynamik von Ökosystemen kennen und damit zwischen Stabilität, also die Fortdauer der dynamischen Muster, und Diskontinuität, also die Fluktuation innerhalb von festgelegten Grenzen, unterscheiden können. Hierfür müsste die statistische Häufigkeit von Störungen in Raum und Zeit bezüglich einer festgelegten Referenzperiode bekannt sein. Des Weiteren müsste von einem statischen System ausgegangen werden, bei dem die Umweltfaktoren vorübergehend oder auch längerfristig gleichbleiben. Angesichts des rasanten globalen Wandels mit Landnutzungsänderungen, Stickstoffdeposition, Klimawandel und Invasionsprozessen ist diese Perspektive, die noch in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts vorherrschte, jedoch ebenso hinfällig geworden wie das Konzept der statischen, potenziellen natürlichen Vegetation (PNV; Tüxen 1956), wonach sich Ökosysteme ohne Störungen idealerweise zu charakteristischen Endstadien entwickeln (Chiarucci et al. 2010). Neuere Studien legen jedoch nahe, dass sich Pflanzengemeinschaften nach Störungen wie z.B. Wetterextremen z.T. stochastisch verhalten und es zu ganz verschiede-

nen Sukzessionsverläufen mit unterschiedlichen Artenzusammensetzungen kommen kann (Kreyling et al. 2011). Werden Störungen relativ definiert, ist auch ein Vergleich der Störungs- und Regenerationsdynamik zwischen Ökosystemen nicht mehr möglich. Aus diesen und anderen Gründen wird heute in der Störungsökologie weitgehend eine absolute Definition verwendet.

Eine Störung wird in der *absoluten Definition* als eine messbare, abrupte Veränderung von Zustandsgrößen des Ökosystems bezeichnet, egal ob diese Veränderungen periodisch oder nur episodisch auftreten, ob sie vorhersagbar sind oder überraschend geschehen. Alle Feuerereignisse in mediterranen Wäldern sind damit Störungen, unabhängig von ihrer Intensität oder Frequenz. Unmittelbare Folge einer Störung ist hier der Verlust von Biomasse (Grime 1979) oder die rasch veränderte Verfügbarkeit von Ressourcen (White & Pickett 1985, Davis et al. 2000). In der absoluten Definition wird Störung also über eine einheitliche Währung (engl. *common currency*) definiert, z.B. Biomassereduktion (Grime 1979), Ressourceneintrag (z.B. Sousa 1984, Tilman 1985) oder Dominanzminderung von Arten (z.B. Wohlgemuth et al. 2002). Gemessen werden die Auswirkungen der Störung, z.B. auf die Vegetationsstruktur. Diese absolute, mechanistische Definition von Störung erfordert keine weitere Spezifikation von Attributen, wie die Unterscheidung zwischen menschlicher und natürlicher Ursache. Demnach ist eine Störung ein diskretes Ereignis in der Zeit, welches quantitative und qualitative Veränderungen in einer Lebensgemeinschaft verursacht und die Ressourcenverfügbarkeit oder die physikalische Umwelt beeinflusst (Pickett & White 1985). Meist geht damit der Verlust von Biomasse einher.

Als **Definition für das Lehrbuch Störungsökologie** schlagen wir entsprechend vor:

### **Definition Störungsereignis**

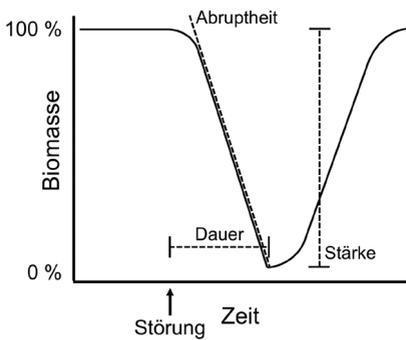
*Störungen sind zeitlich und räumlich diskrete Ereignisse, die zum Verlust von lebender Biomasse führen und die Verfügbarkeit von Ressourcen in Lebensgemeinschaften verändern.*

Die charakteristischen Eigenschaften eines Störungsereignisses sind ein abrupter Anfang, die Dauer und die Stärke (Abb. 3). Die Dauer einer diskreten Störung ist kurz relativ zur Lebensspanne, Reproduktionsrate, Wachstumsrate oder Sukzessionsrate einer Art oder eines Ökosystems. Die Abruptheit eines Störungsereignisses ergibt sich aus seiner Stärke als Funktion der Dauer. Die Stärke kann als die anteilige Veränderung eines Parameters, z.B. der Verlust von Biomasse, gemessen werden. Prozesse, die kontinuierlich und ohne direkten Einfluss auf die Ökosystemstruktur wirken, werden als Stress und nicht als Störungen bezeichnet. Prozesse, die über lange Zeiträume wirken, keinen Ereignischarakter aufweisen und/oder keinen Biomasseverlust nach sich ziehen, werden als Umweltvariabilität und nicht als Störung bezeichnet.

Im Gegensatz zu einzelnen Störereignissen beschreibt das Störungsregime einer Landschaft die zeitliche und räumliche Dynamik aller Störungen sowie deren Interaktionen über einen längeren Betrachtungszeitraum hinweg (Turner 2010).

### **Definition Störungsregime**

*Das Störungsregime beschreibt die zeitliche und räumliche Dynamik aller in einer Landschaft wirkenden Störungen sowie ihrer Interaktionen über einen längeren Zeitraum hinweg.*



**Abb. 3:** Drei Kriterien für die Definition eines Störungsereignisses: 1) Diskreter Anfang und Dauer (Abruptheit), 2) kurze Dauer relativ zur Lebensspanne der dominanten Organismen oder Ökosysteme und 3) Stärke/Magnitude als anteilige Veränderung einer Messgröße, wie z. B. Biomasse (White & Jentsch 2001).

Die Elemente eines Störungsregimes sind die Art der Störungen, räumliche und zeitliche Charakteristika, Magnitude (Stärke), Spezifität und Interaktion mit anderen Störungen (Sousa 1984, White & Pickett 1985, Moloney & Levin 1996, White & Jentsch 2004). Räumliche Eigenschaften schließen die Fläche, Form und räumliche Verteilung von Störungen mit ein. Zeitliche Charakteristika betreffen die Dauer, Häufigkeit, Saisonalität und das Wiederkehrintervall von Störungen. Die Magnitude beinhaltet die Intensität oder physikalische Kraft der Störung selbst sowie die Stärke der Einflüsse auf das Ökosystem. Die Spezifität beschreibt die Selektivität von Störungen bezüglich Arten, Größenklassen, Flurstücken oder des Sukzessionsstadiums. Synergismen schließen die Interaktionen zwischen verschiedenen Störungsarten ein (vgl. Textbox: «Störungsinteraktionen»). Die wichtigsten Parameter zur Charakterisierung von Störungsregimen sind in Tab. 1 zusammengefasst.

Wird die Häufigkeit einer Störung relativ zur Lebensspanne und zur Wachstumsrate der dominanten Organismen

quantifiziert, so können allgemeingültige Abläufe erkannt werden, womit ein Vergleich zwischen verschiedenen Ökosystemen möglich wird. Relativ gesehen sind die räumlichen und zeitlichen Muster von Störung und Regeneration auf verschiedenen Maßstäben und in verschiedenen Landschaften ähnlich.

Nicht-räumliche Faktoren wie Häufigkeit und Magnitude (Stärke oder Intensität) einer Störung bestimmen die unmittelbaren Auswirkungen des Ereignisses auf Ressourcen und Mitglieder einer Lebensgemeinschaft. Sie bestimmen z.B., wie stark die Artenzusammensetzung oder der Nährstoffhaushalt durch eine Störung verändert werden und welche Sukzessionsstadien während der Regenerationsphase ablaufen, bis sich die ursprüngliche Situation wieder einstellt. Die Stärke von Störungen wird je nach Typ unterschiedlich bemessen. So werden beispielsweise für die Stärke von Bränden (engl. *fire severity*) vier Grade unterschieden (Keeley 2009): *scorched* (Blattfall wegen Hitze), *light* (Streu am Boden ist verkohlt, Bäume und Humusschicht sind intakt), *moderate* bis *severe* (Teile des organischen Bodens sowie Kräuter und Sträucher sind verkohlt, einzelne Bäume sind abgestorben) und *deep burning/crown fire* (Bäume sind großflächig abgestorben). Bei Wirbelstürmen ist eine 5-teilige Skala üblich, bei Erdbeben die nach oben offene Richter-Skala.

Für die Mechanismen der Erholung der Vegetation nach einer Störung und für die langfristige Dynamik des Ökosystems sind besonders räumliche Faktoren wie z.B. die Größe, Verteilung und Form von Störungen von großer Bedeutung. Die Größe und Form einer Störfläche bestimmen beispielsweise die Rolle der Matrix- oder Randvegetation bei der Wiederbesiedlung. Diese ist am größten bei linearen Störungen

wie Überflutungen. Des Weiteren treten Störungen in Raum und Zeit vielfach nicht unabhängig voneinander auf. Die Größe, die Form und die räumliche Interaktion der einzelnen Störungen bestimmen die Rate, in der gestörte Flächen wieder besiedelt werden, und

schließlich die Struktur des Landschaftsmosaiks. Somit sind auch die räumlich-zeitlichen Abhängigkeiten zwischen Störungen ein wichtiger Aspekt in der akkuraten Beschreibung von Störungsregimen (vgl. Textbox «Quantifizierung von Störungsregimen»).

**Tab. 1:** Komponenten eines Störungsregimes (vgl. Textbox «Quantifizierung von Störungsregimen») nach Moloney und Levin (1996), Paine et al. (1998) und Turner (2010). Zu den nicht-räumlichen Komponenten zählen Frequenz und Intensität der Störung, zu den räumlichen Komponenten Größe und Form der Störung, zu den raum-zeitlichen Komponenten von Störungsinteraktionen die Synergismen und Kaskaden.

Indikator	Beschreibung
<b>Räumlich</b>	
Ausdehnung, Verteilung	Flächengröße, Form und Verteilung der von Störungen betroffenen Bereiche: z. B. Größe der von Windwurf betroffenen Waldflächen
Form	Form der von Störungen betroffenen Flächen: z. B. fraktale Dimension der von Windwurf betroffenen Waldflächen; linearer Überschwemmungsverlauf
<b>Zeitlich</b>	
Frequenz	Mittlere Anzahl der Ereignisse in einer definierten Zeitspanne: z. B. trifft ein großes Windwurfereignis eine bestimmte Fläche alle 100 Jahre, woraus sich eine Störfrequenz von 0,01 ergibt
Wiederkehrintervall	Mittlere Anzahl der Jahre zwischen zwei Ereignissen: z. B. 100 Jahre zwischen zwei Störungsereignissen
<b>Magnitude</b>	
Intensität	Physikalische Energie eines Ereignisses pro Flächeneinheit und Zeiteinheit: z. B. maximale Windgeschwindigkeit während eines Sturmes in m/s
Stärke	Ökologischer Effekt innerhalb der von einer Störung betroffenen Fläche: z. B. einzelne vom Wind geworfene Stämme vs. flächige Baummortalität durch Wind; % der zerstörten Biomasse
<b>Raum-zeitlich</b>	
Störungsinteraktionen (engl. <i>linked disturbance</i> )	Kausaler Zusammenhang zwischen zwei Störungen: z. B. steigendes Risiko von Borkenkäfer-Massenvermehrungen nach Windwurf
Störungskaskaden (engl. <i>compound disturbance</i> )	Potenzierende Effekte zwischen zusammenfallenden Störungsereignissen, die zu unerwarteten Ergebnissen führen können; z. B. der Föhnsturm «Uschi» (2002) in den Alpen und die darauffolgende Hitzewelle 2003, welche zu einer Borkenkäfermassenvermehrung bis in die subalpine Höhenstufe geführt haben

## Die Quantifizierung von Störungsregimen in dynamischen Landschaften

In der Praxis ergeben sich für Störungsökologen vielfältige Herausforderungen, z. B. aus der Vielfalt der Störungstypen und Standortfaktoren: Neben den abiotischen Standortfaktoren **Klima** (z. B. Niederschlagsmenge, Temperatur, Strahlung, Saisonalität, Mikroklima, zeitliche Rhythmen, Extremereignisse), **Relief** (z. B. Hangrichtung und -neigung, Reliefposition), **edaphische Faktoren** (Bodentyp, Verfügbarkeit von Nährstoffen und Wasser) und **biotische Wechselwirkungen** (Konkurrenz, Herbivorie, Mykorrhizierung, Mikroorganismen) sind besonders **natürliche** und **anthropogene Störungen** (z. B. Überflutung, Feuer, Mahd, Beweidung, Befahrung) bestimmend für das Arteninventar, die Bestandsstruktur und die Populationsdynamik der Arten eines Standortes. Dieses prägende Störungsregime gilt es zu kategorisieren und zu quantifizieren.

Um den Einfluss der landschaftlichen Dynamik auf die Vegetation eines Standortes zu quantifizieren, ist zunächst die vorherrschende Landnutzung der verschiedenen Landschaftselemente zu beschreiben. Neben der Nutzungsart (z. B.

Mahd) spielen aber auch deren Häufigkeit (z. B. Schnitte pro Jahr), die Intensität (z. B. Mahdhöhe) und der Zeitpunkt (z. B. Frühjahr oder Spätsommer) eine wichtige Rolle. Zusätzlich zur menschlichen Nutzung wirken ebenso natürliche Störungen (z. B. Erosion, Überschwemmung, extreme Trockenheit). Entsprechend kann ein Kartierungsschlüssel für Landschaftsdynamik und Störungsregime zur Anwendung gebracht werden (Tab. 1; vgl. Buhk et al. 2007), welcher sowohl natürliche als auch anthropogene Störungen erfasst und diese sowohl verbal typisiert als auch quantitativ kategorisiert. Die Gesamtheit aller vorkommenden Störungstypen mit ihren räumlichen und zeitlichen Eigenschaften ergibt das Störungsregime einer Landschaft.

**Anke Jentsch**, Bayreuther Zentrum für Ökologie und Umweltwissenschaften (BayCEER), Universität Bayreuth, Deutschland



**Abb. 1:** Anthropogene Störungsregime stellen die prägende Landnutzung in europäischen Kulturlandschaften dar: z. B. das Nebeneinander von Waldnutzung, Ackerbau, Weinbau und Weidenutzung in Italien. (Foto: A. Jentsch)



## Störungsinteraktionen, Störungszyklen, Störungskaskaden

Nachdem ein Störungsereignis stattgefunden hat, gibt es verschiedene Möglichkeiten der Ökosystemdynamik. Eine Störung kann entweder 1) keine Auswirkungen auf weitere Störungsereignisse haben, 2) Ereignisse desselben Typs nach sich ziehen, 3) Ereignisse desselben Typs verhindern oder 4) neuartige Störungen auslösen.

1. Ohne weitere Folgestörungen findet nach einer Störung die Erholung (engl. *recovery*) statt, die je nach Standort mit verschiedenen Dynamiken und Sukzessionsverläufen einhergehen kann.
2. Wiederholen sich Störungsereignisse desselben Typs in enger zeitlicher Folge, so ist Erholung kaum möglich. Im ausgelenkten Zustand bildet sich ein quasi-stabiles Pionierstadium, wie z. B. in Lawinerinnen in Hanglagen oder in Äckern mit regelmäßigem Bodenbruch. Es besteht also ein positives, verstärkendes Feedback zwischen Störungen.
3. Verbrauchen Störungsereignisse Ressourcen wie z. B. bei einem Brand brennbare Biomasse, so verhindert das vorübergehende Fehlen der Ressourcen für eine gewisse Zeit eine Wiederholung desselben Ereignisses. Es besteht also ein negatives, dämpfendes Feedback zwischen Störungen (Wilson & Agnew 1992).
4. Lösen Störungsereignisse weitere, andere Störungsereignisse aus, so entstehen Störungsregime mit Störungsinteraktionen. Diese Interaktionen (engl. *linked disturbances* und *compound disturbances*) können in relativ gut vorhersagbaren iterativen oder zirkulären Zyklen (engl. *disturbance loops*) stattfinden, so z. B. Borkenkäfergradationen nach Windwürfen. Sie können aber auch kaum vorhersagbare Kaskaden, die in einem Domino-Effekt weitere Störungsereignisse (engl. *disturbance cascades*) auslösen, zur Folge haben.

**Störungsinteraktionen** aller Art können durch folgende Parameter genauer charakterisiert werden:

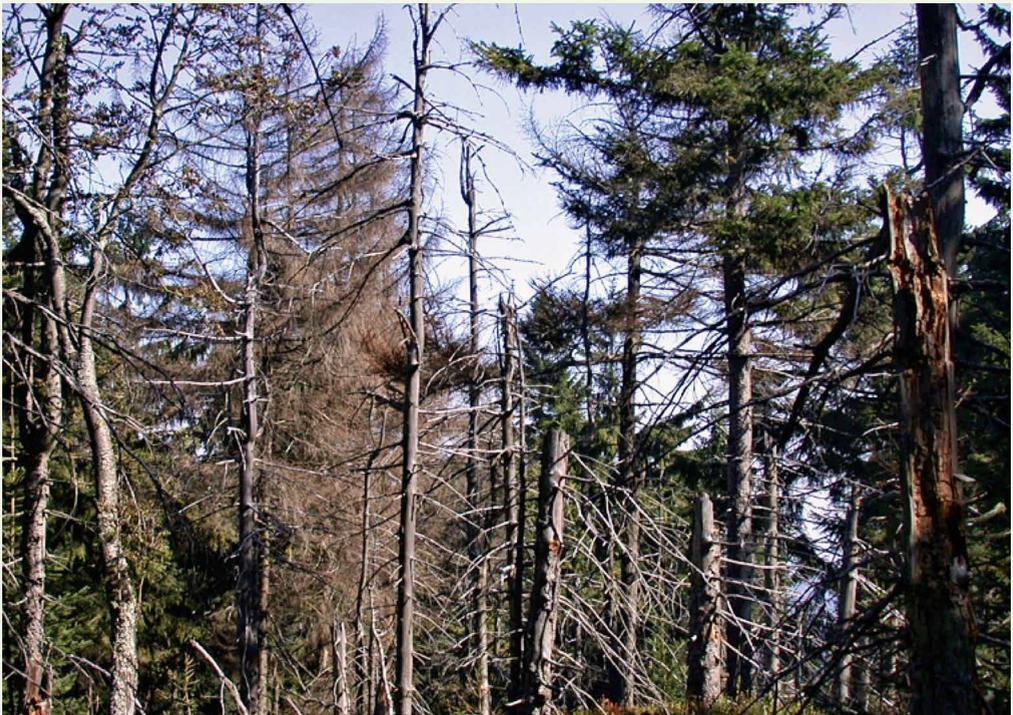
1. Anzahl an kausalen Verbindungen (engl. *hierarchical links*) zwischen aufeinanderfolgenden Störungsereignissen.
2. Art der Interaktionen (engl. *trajectory pattern*), z. B. zirkulärer Störungszyklus (engl. *disturbance loop*) oder Störungskaskade mit Kettenreaktion (engl. *disturbance cascade*).
3. Grad der deterministischen Vorhersagbarkeit der Störungsinteraktionen, z. B. bezüglich der Art und Abfolge an Störungsereignissen: hoch oder gering.
4. Wiederkehrintervall des Musters der Störungsinteraktionen, z. B. jährlich, alle paar Jahre, alle paar Jahrzehnte, alle paar Jahrhunderte.

Der Anteil vorhersagbarer und wahrscheinlicher Interaktionen zwischen Störungsereignissen kann als Maß der Komplexität des Interaktionsnetzwerkes gelten. Oft ist die Vorhersagbarkeit eines weiteren Störungsereignisses direkt nach einer extrem starken Störung am geringsten, da ein Extremereignis den Zustand größtmöglicher Abweichung des Ökosystems von der Referenzdynamik bewirkt. Dieser geht oftmals mit einer größeren Zeitspanne einher, bevor das nächste Störungsereignis stattfindet.

**Störungszyklen** zeigen oft ökosystemtypische Wiederkehrintervalle, die von Regenerationszeiträumen abhängen und das entsprechende Biom charakterisieren. **Störungskaskaden** finden dagegen selten in ähnlicher Weise erneut statt, da sie oftmals von räumlichen Konfigurationen abhängen, die unvorhersagbar sind und selten wiederholt stattfinden. Störungsinteraktionen, welche Störungskaskaden mit Kettenreaktionen beinhalten, können auch durch zeitliche Parameter wie z. B. die Länge der Intervalle zwischen Ereignissen, durch räumliche Parameter wie z. B. lokale bis überregionale Auswirkungen oder durch trophische und organisatorische Dimensionen wie z. B. organismische bis landschafts- oder biomübergreifende Auswirkungen charakterisiert werden. Die zeitlichen Intervalle

zwischen einzelnen Ereignissen von Störungsinteraktionsnetzen können sich verkürzen, verlängern oder gar kein Muster zeigen. In der Praxis ist es besonders wichtig, die Wahrscheinlichkeit serieller Störungsereignisse zu beurteilen und durch Kooperation mit Wissenschaftler\*Innen die Vorhersagbarkeit von einzelnen Ereignissen zu verbessern. Typische Beispiele von Störungsinteraktionen in zirkulären Störungskreisläufen sind Windwurf, Insektenkalamitäten und Feuer in borealen Wäldern, aber auch das Phänomen des Waldsterbens in Mittel-, Nord- und Osteuropa (Abb. 1). Typische Beispiele von Störungsinteraktionen in Kaskaden mit Domino-Effekt sind Starkregen, Hangrutschung, Überflutung, Erosion und Zerstörung von Infrastruktur in temperaten Kulturlandschaften.

Störungsinteraktionen, deren Verlauf von Vor- oder Randbedingungen abhängig sind, können durch gezieltes Management verändert oder abgewendet werden. So wird in mediterranen Wäldern zurzeit verbreitet die brennbare Biomasse reduziert, um den Verlauf von Bränden zu verändern (vgl. Kapitel 4.1). Feuerschneisen verhindern das Übergreifen von Flammen auf benachbarte Bestände und damit die Entstehung von Großbränden. Gezieltes Abbrennen von kleinen Flächen (engl. *prescribed burning*) soll den Ausbruch größerer Brände verhindern. Auch die Entfernung von Totholz nach Windwurf (Abb. 2) dient dazu, dem Borkenkäfer das Brutmaterial zu entziehen. Eine solche Rückkopplung kann die Zeit zwischen Störungsereignissen verlängern.



**Abb. 1:** Waldsterben – ein geschädigter Hochlagenbestand am Nusshardt im Fichtelgebirge (Deutschland). Schadstoffemissionen führten über Jahrzehnte zu «saurem Regen», der den kalkarmen Boden versauerte, was bei verschiedenen Baumarten physiologische Schäden verursachte. In extrem trockenen Sommern starben viele der bereits geschwächten Bäume ab, was weitere Störungsereignisse auslöste. Nach Einführung von Katalysatoren für Personalfahrzeuge und der Reduktion der Schwefelemissionen in Schwerindustrieanlagen gilt das Waldsterben seit 2003 als beendet. (Foto: A. Jentsch)