

# Bitte stören – Wälder in Bewegung

Walddynamik und Artenvielfalt verbinden sich in der Störungsökologie mit Wetterextremen und Insektenkalamitäten zu einer experimentellen und modellierenden Zukunftsforschung

Anke Jentsch und Andreas von Heßberg

In der Natur ist nichts so beständig wie die Dynamik und die Veränderung. Ohne Dynamik und Veränderung wären Evolution und Wachstum nicht möglich. Veränderungen in Wäldern können schleichend und durch für die Sinne des Menschen kaum wahrnehmbare Prozesse entstehen. Derzeit werden sie jedoch zunehmend durch extreme Wetterereignisse und ihre Folgen wie Dürre, Borkenkäferkalamitäten und Waldbrände katalysiert. Solche Störungen und ihre Interaktionen sind zeitlich und räumlich klar abgegrenzte Auslenkungen der Bezugsdynamik. Doch sie verändern sich rasant und lokal sehr unterschiedlich mit dem Klimawandel und der Nutzungspraxis, lassen Vorhandenes vergehen und Neues entstehen, gehören als Störungsregime zum Prozessgeschehen der Walddynamik. – »Wohin soll das führen?« und »Wie kann es gelingen?« fragen derzeit Wissenschaftler im Sinne der forstlichen Zukunftsforschung und Waldbauern im Sinne einer nachhaltigen Nutzung unserer Wälder.

Ob in Natur- und Landschaftsschutzgebieten oder in intensiv genutzten Wirtschaftswäldern – prägende und katalysierende, natürliche oder anthropogene Störungsregime gibt es überall. So beobachten wir nur zeitlich begrenzte Stabilitätszustände, bevor die nächste Störung wie ein Puls das System dynamisiert (Jentsch & White 2019). Folglich können Waldökosysteme nicht unabhängig von den ihnen innewohnenden Störungsregimen betrachtet werden. Die dreidimensionale Struktur des Waldes, welche wir oft als relativ statisch empfinden, ist stets verknüpft mit der vierten Dimension, der Zeit.

## Störungen für dynamische Stabilität oder als Katalysatoren für Veränderung?

Paradoxe bieten gerade die Störungsregime eine dynamische Stabilität in großräumigen Waldökosystemen. Entscheidend für ihre Auswirkungen und die anschließenden Erholungsvorgänge sind die Magnitude und die Häufigkeit der Störungsereignisse sowie die Sensibilität der betroffenen Artengemeinschaften. Bestimmte Störungen können weitere Störungen zur Folge haben, z. B. Borkenkäferkalamitäten nach einer extremen Dürre während eines besonders trockenen Sommers, welche wiederum mit Waldbränden oder Sturmwurf einhergehen können. In Folge dieser interagierenden Störungsereignisse kann aus einem

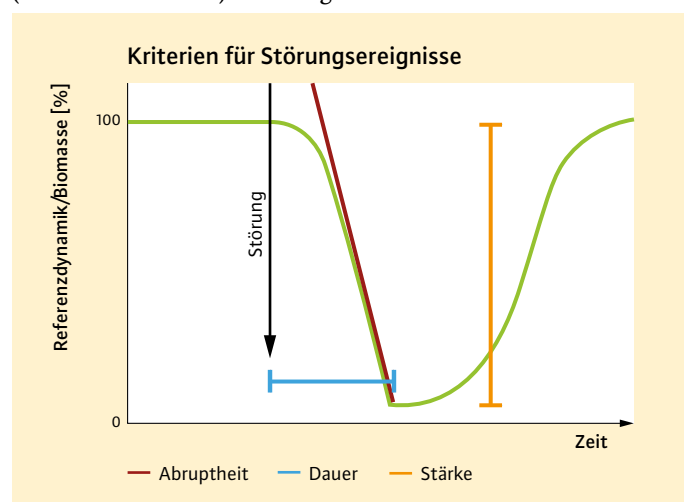
artenarmen oder gleichförmigen Fichtenwald ein artenreicher und heterogener Pionier-Mischwald entstehen. Je nach Stärke und Häufigkeit der Ereignisse erhalten oder verändern Störungen die vorhandene Struktur- und Artenvielfalt also stärker oder schwächer, länger oder kürzer. Wenn die Störungen kleinräumig oder gering sind, bleibt die bestehende Waldstruktur bestehen. Sind die Störung allerdings häufig oder stark, ergeben sich Veränderungen in der Bestandstruktur und in der Artenzusammensetzung (Jentsch et al. 2019).

Die Dynamik und die Auswirkungen solcher Störungsinteraktionen auf Ökosysteme werden in einem gerade neu erschienen Übersichtsartikel thematisiert (Burton et al. 2020). Da der globale Wan-

del derzeit mit einer Zunahme der Häufigkeit und Intensität verschiedener Extremereignisse einhergeht und Störungen häufig miteinander interagieren, sind ihre kumulativen und synergistischen Effekte Gegenstand der aktuellen Forschung. Exogen verursachte Störungskaskaden sind dabei aufgrund ihrer Abhängigkeit von benachbarten oder synchronen Ereignissen weniger vorhersehbar als einfache und endogene Interaktionen. Diese Unterscheidungen tragen dazu bei, regionale Störungsregime zu definieren, und die Wahrnehmung von Risiken sowie die Optionen für Interventionen des Waldmanagements aufzuzeigen.

## Zukunftsforschung zur Widerstandsfähigkeit europäischer Waldbaumarten

Die lokalen Zunahmen extremer Wetterereignisse wie Dürren, Hitzewellen, Starkregen und Spätfröste im Rahmen des globalen Klimawandels werden auch in Mitteleuropa immer stärker spürbar. Besonders die Land- und Forstwirtschaft wird durch solche, oft überraschend auftretenden Naturrisiken mit ihren teils massiven Auswirkungen auf Ökosystemfunktionen und Ertrag vor große Herausforderungen gestellt. Entsprechend sind in den letzten Jahren neue Forschungsprojekte entwickelt worden, welche mit ungewöhnlichen Experimenten oder im Rahmen ökologischer Modellierung



1 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. Ein Störungsregime ist die Summe aller Störungsereignisse in einer Landschaft.

**2** Stürme wie »Kyrill« oder »Kolle« haben lokal für viel Totholz in den Wäldern gesorgt – typische Vorbedingungen für die Interaktion mit weiteren Störungen wie Borkenkäferkalamitäten Foto: H. Lemme, LWF



die nahe Zukunft vorwegnehmen und sich mit den ökologischen Auswirkungen extremer Wetterereignisse beschäftigen. Beispielsweise wird derzeit mit großer Leidenschaft von Wissenschaftlern der Professur für Störungsökologie und Vegetationsdynamik an der Universität Bayreuth an der Bedeutung von Baumartenvielfalt, von komplementären Eigenschaften, von Herkunft und innerartlicher Diversität für die Waldresilienz gegenüber Extremereignissen geforscht. Es wird das Wetter mit seinen Kapriolen dokumentiert, Pflanzen und Tiere in ihrer Widerstandsfähigkeit und ihren gemeinschaftlichen Strategien quantifiziert, Ökosysteme und Stoffflüsse vermessen und Landschaften entlang von ökologischen Gradienten analysiert.

## Extreme Wetterereignisse und phytophage Insekten

Untersuchungen zur Widerstandsfähigkeit zahlreicher europäischer Waldbaumarten gegenüber Wetterextremen und phytophagen Insekten werden derzeit dringend gebraucht. Dabei spielen der Winterklimawandel und das Auftreten von Spätfrostereignissen für die saisonal geprägte Walddynamik in Mitteleuropa eine besondere Rolle (Kreyling 2014). Wissenschaftler der Uni Bayreuth gehen dabei auch solch spannenden Fragen nach, ob die Dürre- und Spätfrostempfindlichkeit von Bäumen von früheren Wettererfahrungen im Jugendstadium beeinflusst wird und ob Jungpflanzen aus kontinentalen Herkunftsgebieten Mitteleuropas eine höhere Resistenz aufweisen. Erste Ergebnisse zeigen lokale Anpassungen verschiedener Ökotypen an Wetterextreme (Kreyling et al. 2011, 2012, 2014). Ebenso führt frühe-

re Exposition gegenüber Trockenheit und Erwärmung in einigen Fällen zu Unterschieden in der Spätfrostempfindlichkeit (Thiel et al. 2014).

## Verbreitung und Frühjahrsphänologie bestimmen Spätfrostempfindlichkeit

Kälteereignisse bestimmen die Verbreitungsgrenzen von Gehölzarten. Besonders Spätfrost im Frühjahr ist ein klimatisches Extrem mit hoher ökologischer und evolutionärer Bedeutung. Kälteereignisse bestimmen beispielsweise die Verbreitungsareale verschiedener Pflanzenarten, z. B. die der heimischen Buche, einer der wichtigsten Laubbaumarten Mitteleuropas. Trotz der globalen Klimaerwärmung ist nicht zu erwarten, dass sich Auftreten und Intensität von Spätfrostereignissen

in borealen und gemäßigten Regionen ändern werden. Spätfrostereignisse im Mai werden in Deutschland immer wieder auftreten, ihre Häufigkeit, aber auch ihre interannuelle Unregelmäßigkeit nahezu konstant bleiben. Zugleich könnte aber die Empfindlichkeit vieler Baumarten gegenüber Spätfrost zunehmen. Denn aufgrund unserer wärmer werdenden Winter und der daher früher einsetzenden Blatt- und Blütenentwicklung, sowie des vorgezogenen Blühbeginns können Spätfrostereignisse bei manchen Arten zu massiven Schäden führen. Spätfrostschäden hängen in Zukunft also stark vom Temperaturverlauf des vorhergehenden Winters ab.

Zu unterscheiden sind biogeografische, phänologische und phylogenetische Unterschiede in der Spätfrostempfindlichkeit der Baumarten. Im Ökologisch-Botanischen Garten der Uni Bayreuth haben Wissenschaftler 170 verschiedene, auf der gesamten Nordhalbkugel vorkommende Baumarten auf Frostschäden nach einem extremen Spätfrostereignis im Mai 2011 untersucht (Muffler et al. 2016). Merkmale des Verbreitungsgebiets, klimatische Ursprungsparameter und phänologische Strategien wurden mit der Empfindlichkeit gegenüber dem Spätfrostereignis in Verbindung gebracht. Interessanterweise war die nördliche Verbreitungsgrenze

**3** Zunehmend interagieren Wissenschaftler als »Scientists for Future« auch mit Politikern, Forstwirten und Jugendbewegungen für Pflanzaktionen in sogenannten Klima-Wäldern oder Versuchsfeldern mit verschiedenen heimischen und nicht-heimischen Baumarten. Fotos: A. Jentsch





und das kontinentale Verbreitungsgebiet der Arten negativ mit der Spätfrostempfindlichkeit korrelierten. Die wichtigste erklärende Variable der Spätfrostempfindlichkeit war die durchschnittliche Mai-Minimumtemperatur in den Herkunftsgebieten der Arten (51,7% der erklärten Varianz). Die phylogenetische Verwandtschaft und die phänologische Strategie der jeweiligen Baumart erklärte zusätzliche Varianz in der Empfindlichkeit gegenüber dem Spätfrostereignis. Frosttolerante Arten zeigten im Durchschnitt einen zwei Wochen früheren Blattaustrieb als frostempfindliche Arten. Die Merkmale des Verbreitungsgebiets und die vorherrschenden Klimaparameter in den heimischen Verbreitungsgebieten der Arten stehen also in engem Zusammenhang mit ihrer Anfälligkeit für Spätfrostschäden im Frühjahr. Die spätfrostempfindlichen Arten entfalten ihre Blätter später als tolerantere Arten, und die Spätfrosttoleranz ist phylogenetisch konserviert. Daher kann die Spätfrostempfindlichkeit die natürliche und anthropogen unterstützte Migration von Gehölzarten unter der globalen Erwärmung gefährden.

#### Marginale Baumarten-Populationen für die Forstwirtschaft

Lokale Anpassungen von Waldbäumen an Umweltbedingungen sind von großer ökologischer Bedeutung in der Forstwirtschaft der Zukunft, da die Verbreitungsgebiete von Baumarten ihre Reaktionen auf den Klimawandel beeinflussen. Ein erhöhter Umweltstress kann bei einer verminderten genetischen Durchmischung aufgrund der Isolation zu stärkeren lokalen Anpassungen von marginalen als zentralen Populationen führen. Entsprechend ist es wichtig, die Empfindlichkeit der Populationen verschiedener europäischer Schlüsselbaumarten, wie z. B. der Buche (*Fagus sylvatica*), gegenüber typischen Wetterextremen wie Winterfrost und Sommertrockenheit experimentell zu untersuchen.

Erste Experimente mit marginalen und zentralen Buchenpopulationen unter kontinuierlicher Wärmebehandlung an einem kälteren und feuchteren Standort, und mit manipulierter Sommerdürre an einem wärmeren und trockeneren Standort haben in Süddeutschland bereits stattgefunden (Kreyling et al. 2012). Winterfrost führte bei vielen der eingetopften Buchen-Jungpflanzen an dem käl-



teren Standort zu einer erhöhten Mortalität. Die Überlebensrate war am kälteren Versuchsstandort generell geringer als am wärmeren Standort. Es zeigte sich jedoch kein Unterschied in der Winterfrosttoleranz zwischen Populationen aus zentralen und marginalen Verbreitungsgebieten am wärmeren Standort. Dort unterschied sich die Spätfrosttoleranz im April zwischen den Buchenpopulationen hauptsächlich aufgrund phänologischer Unterschiede beim Knospenaufbruch. Interessanterweise konnte die erhöhte Spätfrosttoleranz von Individuen, die im vorangegangenen Sommer Trockenstress erlebt hatten, auch durch phänologische Verschiebungen erklärt werden. Beide Experimente lieferten Hinweise auf eine lokale Anpassung an den Frost, mit stärkeren Reaktionen in Randpopulationen. Größere lokale Anpassungen an Wetterextreme in marginalen Populationen zeigen das Potenzial solcher Populationen für die Anpassung an zukünftige Klimaszenarien. Für die Waldmodellierung bedeutet dies, dass lokale Anpassungen von Baumpopulationen an Arealrändern bei Projektionen von Arealverschiebungen berücksichtigt werden sollten, da sie die realisierte Nische über die derzeitigen Erwartungen hinaus erweitern, die meist auf typischen, zentralen Populationen einer bestimmten Art beruhen.

#### Baumarten aus wärmeren und trockeneren Klimazonen

Eine forstwirtschaftliche Anpassung an die Auswirkungen der Klimaerwärmung könnte die Einführung von Baumarten aus wärmeren und trockeneren Klimazonen an trockene Waldstandorte im gemäßigten Mitteleuropa darstellen. Derzeit werden beispielsweise die



4 (li.) Vorbereitung von Jungbäumen verschiedener Baumarten für experimentelle Gradienten-Analysen zur Spätfrosttoleranz im Mai 2020. Ein mehrstündiges, frühmorgendliches Frostereignis wird in einem Kühlcontainer mit einer stufenweisen Temperaturregulierung simuliert. (re.) Frostschäden an frisch ausgetriebenen Buchenblättern im Fichtelgebirge Mitte Mai 2020. Fotos: (li.): M. Schuchardt, (re.) A. Jentsch

(sub-)mediterranen Arten Schwarzkiefer (*Pinus nigra*) oder die Libanon-Zeder (*Cedrus libani*) diskutiert. Die Empfindlichkeiten dieser Arten gegenüber Wintertemperaturen oder Spätfrosten sind allerdings noch zu bewerten, da kalte Extreme, die von Natur aus die polwärts gerichtete Verbreitungsgrenze von Waldbäumen bestimmen, nicht dem allgemeinen Erwärmungstrend folgen. In einem weiteren Experiment an der Universität Bayreuth wurden daher Jungbäume von Schwarzkiefern aus acht europäischen Provenienzen verschiedenen Klimawandel-Szenarien mit Trockenheit und Erwärmung ausgesetzt und die Kältetoleranz bestimmt (Kreyling et al. 2014). Tatsächlich unterschied sich die Kältetoleranz der Nadeln verschiedener Herkunftspopulationen der Schwarzkiefer um 10°C, und es wurde eine lokale Anpassung an die tolerierbare Minimumtemperatur gefunden. Die Kältetoleranz wurde zusätzlich durch extreme Sommertrockenheit, die die Kältetoleranz im folgenden Winter um durchschnittlich 3,9°C erhöhte, und durch die Sommererwärmung, die die Kältetoleranz um 3,4°C erhöhte, beeinflusst. Eine ganzjährige Erwärmung hatte keinen signifikanten Einfluss auf die Kältetoleranz der Scharzkiefern. Die Kältetoleranz hing mit dem Gehalt und der Zusammensetzung von Kohlenhydraten, Fettsäuren und Alkanen in den Nadeln zusammen. Jungpflanzen der Schwarzkiefer (*Pinus nigra*) zeigten eine vergleichbare Kältetoleranz wie Jungpflanzen von in Mitteleuropa heimischen Arten wie Waldkiefer (*Pinus sylvestris*), Gemeine Fichte (*Picea abies*), Rotbuche (*Fagus sylvatica*) und Traubeneiche (*Quercus petraea*). Die

**5** Wahrscheinlichkeit von Spätfrostschäden für 16 Gattungen von 105 Gehölzarten der nördlichen Hemisphäre (und a) der mittleren Breitenverteilung und b) dem nördlichsten Vorkommen. Die Wahrscheinlichkeit von Spätfrostschäden wird als Anteil der Arten innerhalb jeder Gattung mit sichtbaren Spätfrostschäden im Ökologisch-Botanischen Garten der Universität Bayreuth im Mai 2011 dargestellt.

Quelle: Muffler et al. 2016, verändert

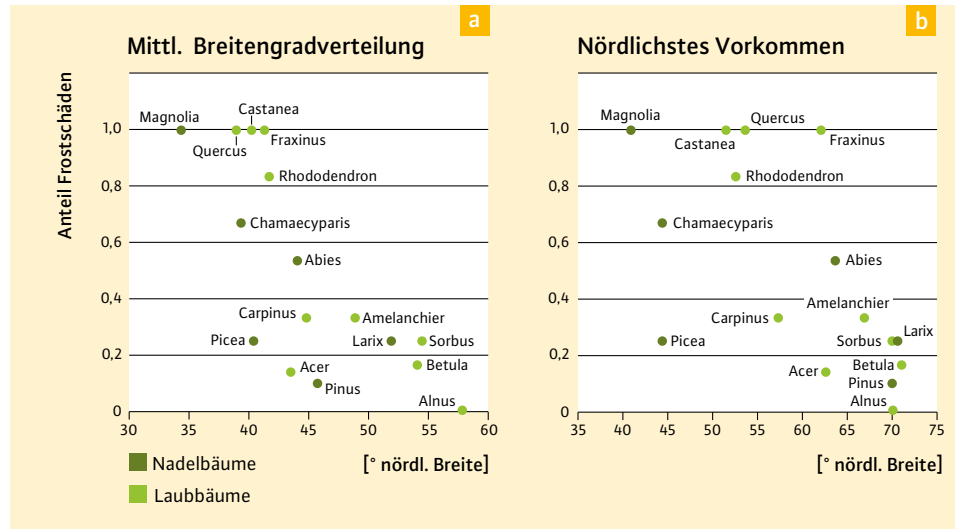
Kältetoleranz der Feinwurzeln von *Pinus nigra* betrug durchschnittlich  $-16,5^{\circ}\text{C}$  gegenüber durchschnittlich  $-23,8^{\circ}\text{C}$  bei Nadeln.

## Trockenstress: eine Frage der Herkunft und der innerartlichen Vielfalt

Bemerkenswerterweise hatte eine experimentell simulierte Erwärmung keinen positiven Einfluss auf den Zuwachs der Schwarzkiefer, sondern verringerte in Kombination mit der Dürrebehandlung die Überlebensrate. Individuen, die der Erwärmungsbehandlung ausgesetzt waren, zeigten einen früheren Beginn der Nadelentwicklung. Bei *Pinus nigra* konnte insgesamt keine signifikante lokale Anpassung an Wasserstress und Erwärmung nachgewiesen werden (Thiel et al. 2014). Wir empfehlen daher, dass eine Einführung von Baumarten aus wärmeren und trockeneren Regionen mit einer hohen genetischen Vielfalt einhergeht, um eine hohe Anpassungsfähigkeit



**6** Wurzeln der Jungpflanzen von Schwarzkiefern (*Pinus nigra*) unter verschiedenen Temperatur- und Niederschlagsregimen. Foto: D. Thiel



an die verschiedenen Facetten des Klimawandels zu erhalten. Neuere Experimente zur Dürre-Resistenz von Buchen (*Fagus sylvatica*) und anderen Baumarten aus unterschiedlichen Provenienzen zeigen sogar, dass genetische Unterschiede innerhalb einer Art bei Dürrestress eine größere Rolle für die Resistenz spielen könnten als Unterschiede zwischen verschiedenen Baumarten (Kreyling et al. 2011). Aufgrund dieser Erkenntnisse schlagen wir auch für unsere Wirtschaftswälder eine Erhöhung der Artenvielfalt und der innerartlichen genetischen Vielfalt als vielversprechende Anpassungsstrategie an die Auswirkungen des Klimawandels vor.

## Die Störungsökologie inspiriert die Wald- und Klimaforschung

Die oben genannten Erkenntnisse bieten ein gutes Beispiel dafür, wie Forschungsaktivitäten aus der Störungsökologie zu Biodiversität, Vegetationsdynamik und Landschaftsökologie sich zunehmend mit solchen aus der experimentellen und modellierenden Klimaforschung verbinden zum Verständnis der Auswirkungen und der Bedeutung von Wetterextremen, von Borkenkäfer-Massenvermehrungen oder von ausgedehnten Windwürfen (Jentsch 2013; Jentsch & White 2019; Wohlgemuth et al. 2019; Seidl & Senf 2020 sowie Müller & Hilmers 2020 in diesem Heft). Daraus ergeben sich vielfältige, praxisrelevante Erkenntnisse zum Prozessschutz in Wäldern, zum Forstmanagement und zur Selektion von Baumarten und Herkunftsgebieten für die Stabilität der europäischen Wälder angesichts des Klimawandels.

## Literatur

Burton, P.J.; Jentsch, A.; Walker (2020): The Ecology of Disturbance Interactions: characterization, prediction and the potential of cascading effects. *Bioscience*. In press. doi.org/10.1890/ES15-00058.1

Jentsch, A. (2013): Störungsökologie – da kommt Bewegung auf! *AFZ-DerWald* 15: S. 4–5

Jentsch, A.; White, P.S. (2019): A theory of pulse dynamics and disturbance in ecology. *Ecology* 100(7). e02734

Jentsch, A.; Seidl, R.; Wohlgemuth, T. (2019): Störungen und Störungsregime. In: Wohlgemuth T, Jentsch A, Seidl R (Hrsg.) *Störungsökologie* (UTB 5018), Verlag Haupt, Stuttgart, S. 21–44

Kreyling, J. (2014): Winter climate change: a critical factor for temperate ecosystem performance. *Ecology*, 91(7), 2010: S. 1939–1948

Kreyling, J.; Buhk, C.; Backhaus, S.; Hallinger, M.; Huber, G.; Huber, L.; Jentsch, A.; Konner, M.; Thiel, D.; Wilmking, M.; Beierkuhnlein, C. (2014): Local adaptations to frost are stronger in marginal than central populations of *Fagus sylvatica* L. *Ecology and Evolution* 4(5): S. 594–605

Kreyling, J.; Huber, G.; Konner, M.; Thiel, D.; Wellstein, C.; Jentsch, A.; Beierkuhnlein, C. (2011): Innerartliche Plastizität und lokale Anpassungen von Waldbäumen. Die innerartliche Vielfalt ist ein Schlüsselkriterium für eine erfolgreiche Klimaangepassung. *LWF aktuell* 85: S. 12–14

Kreyling, J.; Thiel, D.; Nagy, L.; Huber, G.; Konner, M.; Jentsch, A.; Beierkuhnlein, C. (2012): Late frost sensitivity of juvenile *Fagus sylvatica* L. differs between southern Germany and Bulgaria and depends on preceding air temperature. *European Journal of Forest Research* 131(3): S. 717–725

Muffler, L.; Beierkuhnlein, C.; Aas, G.; Jentsch, A.; Schweiger, A.H.; Zohner, C.; Kreyling, C. (2016): Distribution ranges and spring phenology explain late frost sensitivity of 170 woody plants from the Northern hemisphere *Global Ecology and Biogeography* 25(9): S. 1061–1071

Schuldt, B.; Buras, A.; Arend, M.; Vitasse, Y.; Beierkuhnlein, C.; Damm, A.; Gharun, M.; Grams, T.E.E.; Hauck, M.; Hajek, P.; Hartmann H.; Hiltbrunner, E.; Hoch, G.; Holloway-Phillips, M.; Körner, Ch.; Larysch, E.; Lübke, T.; Nelson, D.B.; Khamen, A. (2020): A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European Forests. *Basic and Applied Ecology* 45: S. 86–103

Thiel, D.; Kreyling, J.; Backhaus, S.; Beierkuhnlein, C.; Buhk, C.; Egen, K.; Huber, G.; Konner, M.; Nagy, L.; Jentsch, A. (2014): Different reactions of central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* to experimental drought. *European Journal of Forest Research* 133: S. 247–260

Wohlgemuth, T.; Jentsch, A.; Seidl, R. (2019): *Störungsökologie* (UTB 5018). Verlag Haupt, Stuttgart. 396 S.

## Autoren

Prof. Dr. Anke Jentsch ist Professorin für Störungsökologie an der Universität Bayreuth. Sie forscht zu Pulsdynamik 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 und Geländestudien in Mitteleuropa zu den Auswirkungen von Wetterextremen und Ökosystemfunktionen.

Dr. Andreas von Heßberg ist wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Professur für Störungsökologie und weitgereister Freilandökologe. Er ist langjähriger Waldbauer und beschäftigt sich mit Naturverjüngung und Klimawandel.

Kontakt: anke.jentsch@uni-bayreuth.de