REGIO BASILIENSIS 63/2 2022 S. 99-111

Die Vegetationszonen der Erde und deren typische Störungsregime und Klimaextreme

Andreas von Hessberg und Anke Jentsch

Zusammenfassung
Störungen, im deutschen Sprachraum negativ toniert, sind für die Natur etwas Essentielles – sie sind der Antriebsmotor für Dynamik und Veränderungen. Würde es keine Störungen und Dynamik in der Natur geben, wären auf lange Sicht Evolution und Biodiversität gefährdet. Störungen verursachen kurzfristige Veränderungen der physikalischen, chemischen oder biologischen Bedingungen. Sie treten mal häufig, mal selten, mal heftig oder schwach auf. Besonders im Management von Schutzgebieten oder einzelnen Arten ist bekannt, dass Störungen als inhärente Systemteile mitgedacht werden müssen. Aber auch ganze Ökozonen der Erde besitzen von jeher charakteristische Störungsregime (meist Klimaextreme) und anthropogene Störungsregime (meist in Verbindung mit Landnutzungsregimen). Im vorliegenden Beitrag werden die typischen Störungsregime der borealen, gemässigten und mediterranen Zonen beschrieben.

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* 2001, *Wohlgemuth* et al. 2019). Typische Störungen in verschiedenen Bereichen der Erde sind Feuer, Stürme, Insektenkalamitäten, Erdrutsche, Überflutungen, Dürren, Megaherbivoren, Bodenwühler, aber auch das ganze Spektrum menschlicher Landnutzung in den Natur- und Kulturlandschaften wie Land- und Forstwirtschaft (*Richter* 2001; Abb. 1). Das Vorkommen von Störungen in allen Öko-

Adresse des Autors und der Autorin: Dr. Andreas von Hessberg, Universität Bayreuth, GEO II, Universitätsstr. 30, D-95447 Bayreuth; E-Mail: andreas.hessberg@uni-bayreuth.de; Prof. Dr. Anke Jentsch, Professur für Störungsökologie und Vegetationsdynamik, Universität Bayreuth, GEO II, Universitätsstr. 30, D-95447 Bayreuth; anke.jentsch@uni-bayreuth.de

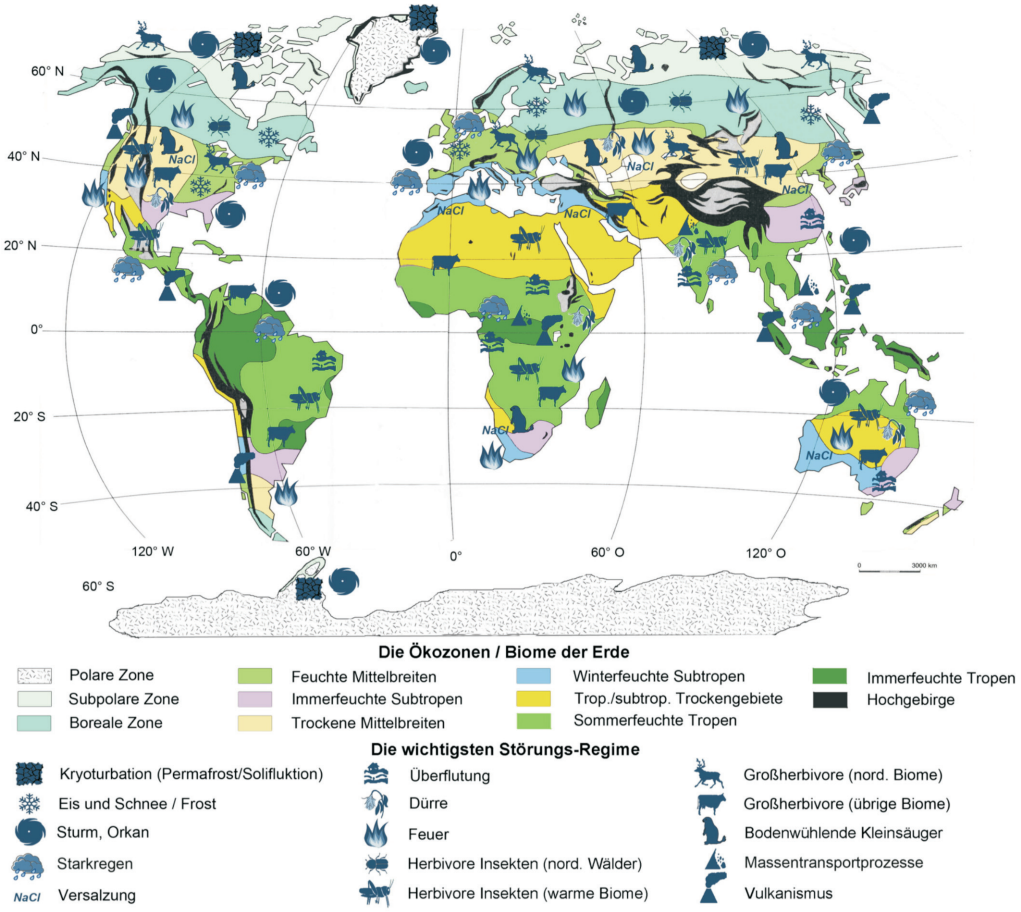

Abb. 1 Die Vegetationszonen der Erde (räumliche Abgrenzung nach *Richter* 2001, Nomenklatur nach *Schultz* 2016) mit den grossen Gebirgszügen (schwarz) und den sie prägenden Störungs-Regimen (graue Piktogramme).

systemen, 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).

Die Ökozonen der Erde mit ihren charakteristischen Pflanzenformationen und Lebensformen werden gemäss *Holdrige* (1967) im Wesentlichen durch zwei Faktoren bestimmt: die mittleren Jahresniederschläge und die mittlere jährliche Biotemperatur – basierend auf der Länge der Vegetationsperiode und den Jahresmitteltemperaturen –, welche besonders entlang von Längengeraden und Höhengradienten variieren. Diese bestimmen die Klimazonen. Das Verhältnis von Niederschlag und potentieller Evaporation durch Einstrahlung bestimmt wiederum die klimatischen Feuchtigkeits-Provinzen von hyper-arid bis perhumid, welche die Pflanzenformationen der Erde entscheidend prägen.

Da eine ausführliche Behandlung der charakteristischen Störungsregime und Klimaextreme aller Ökozonen der Erde den Rahmen dieses Beitrags sprengen würde, beschränken wir uns hier auf die boreale, temperate und mediterrane Zone. Einen umfassenden Überblick über die anderen Vegetationszonen der Erde bietet *Jentsch & von Hessberg* (2019).

2 Die boreale Zone

2.1 Charakterisierung und ökologische Rahmenbedingungen

Die boreale Zone umfasst 13 % der weltweiten Landoberfläche (*Schultz* 2016) und ist zirkumpolar auf die Nordhalbkugel beschränkt. Sie besitzt ein kaltgemässigtes Klima mit langen, kalten Wintern und kurzen, mässig warmen Sommern. Die Vegetationsperiode der borealen Zone ist in der Regel 4–5 Monate lang. Nach Norden ist die Grenze der borealen Zone fast identisch mit der +10 °C Juli-Isotherme. Sie ist in kalt-kontinentale niederschlagsarme und kalt-ozeanische niederschlagsreiche Bereiche unterteilt. In den kalt-kontinentalen Bereichen sind Winter-Minimumwerte von unter -60° C und Sommer-Maximalwerte von +30° C zu finden, z. B. in Nordost-Russland. Die kalt-ozeanischen Bereiche dagegen liegen küstennah am Atlantik und Pazifik, z. B. in Norwegen oder West-Kanada.

In der Vegetation dominieren grosse, zusammenhängende boreale Nadelwälder (Taiga), die im Westen von Kiefern, Fichten und Tannen und im Osten von Lärchen dominiert und mit Mooren und Gebirgstundra durchsetzt sind. In einigen nördlichen Gebieten wachsen die Nadelwälder sogar auf Permafrostböden, die trotz der geringen Niederschlagsmengen eine ausreichende Wasserversorgung der Vegetation ermöglichen. Auf sandigen, wasserdurchlässigen Böden beginnt der Permafrost oft erst in mehreren Metern Tiefe, so dass dort Lärchenwälder mit flechtenreicher Bodenvegetation wachsen. In den eher humiden Bereichen der borealen Zone dominieren die Baum-Gattungen *Pinus, Picea, Abies, Tsuga*, und *Pseudotsuga* sowie viele *Ericaceen*-Zwergsträucher in der Bodenvegetation. Weite Teile der borealen Zone waren eiszeitlich vergletschert, weshalb die Böden ein junges Alter aufweisen. Es dominieren saure, nährstoffarme Böden, die wegen der unvollständigen Zersetzung der säurehaltigen Nadel- und *Ericaceen*-Streu zur Podsolierung neigen.

2.2 Typische Störungsregime und klimatische Extremereignisse

Zu den typischen Störungsregimen der borealen Zone gehören Feuer, Insekten-Massenvermehrungen, Eis- und Schneebruch, Permafrostdynamik durch Bodenerwärmung und in den borealen Gebirgen auch Lawinen. Der Mensch greift in diesem Gebiet hauptsächlich mit grossflächigem Holzeinschlag ein.

- *Feuer* spielen eine dominante Rolle in allen borealen Wäldern, auch auf Permafrostböden. Leicht entzündbare Nadelstreu oder von Flechten dominierte, sommertrockene Bodenvegetation in Kombination mit starker Gewitterneigung an heissen Sommertagen führen zu vielen Waldbränden. Mit zunehmender Kontinentalität steigt die Feuerfrequenz mit Brandereignissen alle 50 bis 200 Jahre an. Die dominanten Nadelbaumarten (*Larix, Pinus*) passen sich durch eine dicke Borke und einen typischen "Klumpfuss" den wiederkehrenden Bodenfeuern an. Die dickere Borke verkohlt äusserlich und schützt die innere, empfindlichere Schicht. Bei einem lange brennenden Kronenfeuer verbrennt allerdings oft der gesamte Baum, der Bestand bricht auf grosser Fläche zusammen. Wegen des kalten Klimas regenerieren solche Bestände in Abhängigkeit von der Wasserversorgung der Böden nur sehr langsam.
- *Insektenfrass* an Nadeln und unter der Borke trägt aufgrund der Dominanz der Nadelbäume zur grossflächigen Dynamik innerhalb dieser Vegetationszone bei. Massenausbreitungen von einzelnen Insektenarten, z. B. verschiedene Borkenkäfer, sind nicht selten und aus der gesamten borealen Zone bekannt (*Heavilin & Powell* 2007). Oft werden die Käfer von chemischen Duft-Signalen verletzter oder geschwächter Bäume angelockt, die durch andere Störungen wie Wind- und Schneebruch, Dürre, Feuer und Holzeinschlag verursacht wurden. Das betrof-

fene Waldgebiet kann vollständig befallen und der gesamte Baumbestand zerstört werden. Die Waldregeneration findet sowohl mit Pionierwaldarten wie Birke, Pappel, Weide als auch mit den ursprünglichen Arten statt. Durch den Klimawandel wird der boreale Lebensraum zunehmend für Insektenmassenausbreitungen vulnerabel (*Price* et al. 2013).

– *Schnee- und Eisbruch* tritt besonders in kalt-ozeanischen Bereichen der borealen Zone auf, wo hohe Luftfeuchtigkeit, milde Temperaturen im Winter und das rasche Umschlagen der Wettersituation dazu führen, dass Niederschlag an den Ästen gefriert und zu dicken Schnee- und Eispanzern anwächst. Unter grosser Last brechen Äste, Wipfel und ganze Stämme. Je nach Art können sich geschädigte Bäume unterschiedlich rasch von solchen Störungen erholen, doch bleibt die Konkurrenzkraft über längere Zeit reduziert.
– *Permafrostdynamik* durch Bodenerwärmung entsteht dort, wo die Wälder durch Störungen lückig werden (Abb. 2). Das Permafrostniveau im Boden sinkt durch die Erwärmung und ein Einsacken des Bodens durch Wasserverlust ist möglich. Es entstehen Thermokarst-Seen, die sich wegen der kurzen Vegetationsperiode und des kühlen Klimas schnell in Torf-Moore umwandeln, mit sehr geringen Zuwachsraten (< 1 mm pro Jahr). In einer späteren Phase schirmt die dichte Moorvegetation die Sonnenenergie ab, so dass die Permafrosttafel ansteigt, in den Wasserkörper eindringt und die gesamte Landschaft aufwölbt (Pingo).
– *Torfnutzung* wird auch in borealen Mooren betrieben. Boreale Moore enthalten aufgrund ihrer enormen Flächengrösse und geringen Mineralisationsraten einen bedeutenden Anteil des terrestrisch gebundenen Kohlenstoffs. Man geht davon aus, dass 500 ± 100 Gt Kohlenstoff in nordischen Mooren gespeichert ist (zum Vergleich: die Atmosphäre speichert ca. 750 Gt Kohlenstoff; *Lees* et al. 2018, *Yu* 2012). Ackerbau und Beweidung zur Selbstversorgung der Bevölkerung spielt dagegen eine untergeordnete Rolle in der borealen Zone. Allerdings wirkt sich der kommerzielle Torfabbau massiv negativ aus, sowohl für die globale Kohlenstoffbilanz als auch für die Wasserspeicherkapazität und Artenvielfalt grosser Landschaften.

Abb. 2 Bodenfliessen an der nördlichsten Baumgrenze in Alaska. *Foto: A. Jentsch*

– *Holzeinschlag* als anthropogenes Störungsregime prägt die boreale Zone dort, wo sie zugänglich gemacht wurde. Speziell auf den nördlichen Permafrostböden können durch einen grossflächigen Holzeinschlag Offenflächen entstehen, die durch die erhöhte Sonneneinstrahlung oberflächlich auftauen und langfristig unbewaldet bleiben.
– *Der Klimawandel* wird in der borealen Zone speziell die Gewitterhäufigkeiten und damit die Feuerzyklen verändern, was den Kohlenstoffausstoss erhöhen wird. Ein Anstieg der grossen Waldbrandflächen in der borealen Zone wird schon in den letzten drei Jahrzehnten beobachtet (*Fauria & Johnson* 2008). In den kalt-ozeanischen Zonen ist mit häufigeren kühl-feuchten Wintern zu rechnen, die vermehrt Eis- und Schneebruch zur Folge haben. Durch eine Verschiebung der Niederschlagsregime können sich auf Grund der monospezifischen Nadelwälder schnell Insektenmassenvermehrungen einstellen.

3 Die temperate Zone

3.1 Charakterisierung und ökologische Rahmenbedingungen

Die temperate oder gemässigte Zone gliedert sich in die "feuchten" und "trockenen" Mittelbreiten. Die feuchten Mittelbreiten liegen zwischen 35° und 60°, wobei die grössten Vorkommen der Nordhemisphäre jeweils an den Ost- und Westseiten der nordamerikanischen und eurasischen Landmassen liegen. Nur kleine, aber ebenfalls küstennahe Teilgebiete finden sich auf der Südhalbkugel in Südamerika (westliches Südchile), Australien (Südost-Australien und Tasmanien), Neuseeland (Südinsel) und auf den subantarktischen Inseln. Alle Teilgebiete sind durch ein maritim beeinflusstes, gemässigtes Klima charakterisiert. Die temperate Zone umfasst 9.7 % (14.5 Mio. km^2) der Landfläche der Erde (*Schultz* 2016). Polwärts grenzt sie an die boreale Zone, äquatorwärts folgen an den Westseiten der Kontinente die winterfeuchten, an den Ostseiten die immerfeuchten Subtropen.

Die feuchten Mittelbreiten zeigen einen saisonal differenzierten Jahresgang der Temperatur und den damit verbundenen, auffälligen Aspektwechsel der Vegetation mit sommergrünen Laub- und Mischwäldern, winterlichem Blattfall und Frühjahrsgeophyten. Es dominiert ein gemässigtes Klima, d. h. die winterliche Abkühlung und die Spanne der jahreszeitlich wechselnden Tageslängen ist geringer als in der borealen, aber grösser als in den äquatorwärts folgenden Zonen. Ein relativ rascher Abbaukreislauf der organischen Streu von ca. vier Jahren, kurze Mineralstoffkreisläufe mit hohen Umsätzen und ein Nettoprimärproduktion von etwa acht bis 13 Tonnen pro Hektar und Jahr führten zur Entstehung der typischen Kulturlandschaften mit vielfältigen anthropogenen Nutzungs- und Störungsregimen.

Die trockenen Mittelbreiten im kontinentalen Eurasien und im Mittleren Westen von Amerika erstrecken sich polwärts bis 55° und grenzen in einigen Bereichen direkt an die tropisch/subtropischen Trockengebiete an. Sie bedecken 11.1 % (16.5 Mio. km^2) der Landfläche der Erde (*Schultz* 2016). Aufgrund heisser Sommer und kalter Winter ist die Vegetationsperiode im Norden thermisch, insbesondere durch Temperaturen unter dem Gefrierpunkt, und im Süden hygrisch, also durch das Niederschlagsregime und die Luftfeuchtigkeit begrenzt.

3.2 Typische Störungsregime und klimatische Extremereignisse

Zu den typischen Störungsregimen der temperaten Zone gehören Winterstürme, winterliche Wärmepulse oft einhergehend mit Spätfrost im Frühling, Frühfrost im Spätsommer, Starkregenereignisse mit Überschwemmungen, sommerliche Hitzewellen mit Dürren, Mahd, Beweidung, Ackerbau und Waldmanagement.

– *Winterstürme* treten in der temperaten Zone als extratropische Wirbelstürme im Rahmen von (Nordatlantik)Tiefdrucksystemen auf, die sich in Form von Blizzards in Nordamerika oder Orkanwinden in Europa über hunderte von Kilometern bewegen und starke Störungen vorhandener Ökosystemstrukturen (und volkswirtschaftliche Schäden in Kulturlandschaften und Siedlungsgebieten) anrichten können. In Mitteleuropa variieren die maximalen Windgeschwindigkeiten zwischen 150 und 250 km/h. Markante Winter-Orkane, die in den letzten Jahrzehnten über die temperate Zone Europas hinweg fegten und wegen der verursachten vehementen Störungen und Schäden das gemeinsame Gedächtnis der betroffenen Menschen prägen (*Benfield* 2013), sind in Tab. 1 zusammengefasst.
  Im Vergleich der Schäden, die von den sommerlichen, subtropischen Wirbelstürmen der Karibik und Nordamerikas (*NOAA* 2011) verursacht werden, scheinen die europäischen Ereignisse fast schon unbedeutend zu sein: Hurrikan Andrew (24.8.1992; 27 Mrd. US$), Sandy (22./29.10.2012; 65 Mrd. US$), Katrina (23./31.8.2005; 125 Mrd. US$) und Harvey (17./30.8.2017; 125 Mrd. US$). Global betrachtet sind Winterstürme der temperaten Zone nach (sub-)tropischen Zyklonen die kostenintensivsten Naturgefahren für die weltweite Versicherungswirtschaft (*Münchener Rückversicherungsgesellschaft* 1999 & 2007).
  Die stärksten Folgen derartiger Winterstürme treten in Verbindung mit Wasser in Form von Erosionsereignissen an der Küste (Sturmfluten) und im Gebirge sowie mit der Wucht der Böen in Waldökosystemen auf. Das Risiko von Windwurf/Windbruch erhöht sich tendenziell mit dem Alter der Bäume/Bestände und rangiert von Astbruch, Stammbruch und Entwurzelung bis zu grossflächigen Waldlücken. Monostrukturierte Alt-Bestände in Wirtschaftsforsten weisen ein höheres Risiko für Sturmschäden auf als natürlich gewachsene, heterogen strukturierte Wälder (*Odenthal-Kahabka* 2004, *Johnson & Miyanishi* 2007).

Tab. 1 Winterstürme, die in der temperaten Zone Europas heftige Störungen und Schäden verursachten.

Name	Zeitraum	Schadensumme in US$
Klaus	23./25.1.2009	3.8 Mrd.
Vivian	25./27.2.1990	zusammen 4 Mrd
Wiebke	28.2./1.3.1990	
Westeuropa-Orkan	15./16.10.1987	4.3 Mrd.
Daria	25./26.1.1990	5 Mrd.
Anatol	3.12.1999	
Lothar	26.12.1999	zusammen 7 Mrd.
Martin	27.12.1999	
Kyrill	18./19.1.2007	10 Mrd.

– *Winterliche Wärmepulse* in der kältesten Jahreszeit der temperaten Zone entstehen durch Grosswetterlagen der Nordatlantischen Oszillation mit Temperaturen deutlich über 0°C. Solche Wärmepulse reduzieren die Winter- und Frosthärte der Pflanzen und können zu einer verfrühten Blattentfaltung führen. Folgt auf die Wärmephase eine erneute Kälteperiode, so können die Pflanzen stark geschädigt werden.
– *Fröste, insbesondere Spätfröste*, welche nach dem Ende des phänologischen Winters und nach dem Einsetzen des Blattaustriebs bis Mitte Mai ("Eisheilige", "Eismänner") auftreten können, reduzieren die ökologische Fitness und verursachen oft grosse ökonomische Schäden in der Landwirtschaft. Sträucher und Bäume, insbesondere Weinreben, Obst- und Walnussbäume sind am stärksten betroffen (*Chmielewski* et al. 2018, *Werner-Gnann* et al. 2017). Frostschäden an diesen Kulturarten führen nicht zum Absterben der Pflanzen, wohl aber zum teilweisen oder vollständigen Verlust der Jahresernte. Viele Baumarten sind gegenüber Spätfrost besonders empfindlich, so die Eichen, der Bergahorn und die Buche (Abb. 3) als natürlicherweise dominante Baumart der temperaten Zone Europas (*Kreyling* et al. 2012). Die winterkahlen Laubbaumarten vertragen dagegen sehr kalte Bedingungen im Winter problemlos. Spätfrost führt neben dem Verlust von reproduktivem Gewebe (Blütenanlage) auch zum Absterben von Meristemgewebe, wodurch bei betroffenen Bäumen das jährliche Längenwachstum des Gipfeltriebs ausbleiben kann und damit die Konkurrenzkraft gegenüber anderen, nicht geschädigten Bäumen insbesondere in der Jungwuchsphase (Buche vs. Eiche) mindern kann. Bei langjährigen Messreihen in Österreich, in der Schweiz und in Deutschland zeigte sich, dass es in knapp der Hälfte der Untersuchungsjahre mehr als zwei Bodenfrostnächte im Mai gab (🌍1).

Abb. 3 Spätfrost nach Blattaustrieb eines Buchenwaldes im Mai. *Foto: A. Jentsch*

– *Überschwemmungen* entstehen durch langanhaltende Starkregenereignisse, welche in relativ kurzer Zeit zur Übersättigung des Bodens führen, wodurch weiteres Wasser nur noch oberirdisch abfliesst und zu einem Übertreten der kleineren Bach- und Flussläufe führt. Die einzelnen Abflusswellen lokaler Hochwässer vereinigen sich dann in den grösseren Flüssen und können zu extremen Hochwässern führen, die zu massiven Erosionsschäden und Überschwemmungen von Landschaften, Infrastrukturen und Gebäuden führen. Tagelanger Starkregen kann in verschiedenen Gegenden zu unterschiedlichen Jahreszeiten auftreten. Im Winter ist aufgrund von gefrorenem Boden oft sowohl die Boden-Infiltration als auch die pflanzliche Interzeption reduziert. Im Frühsommer (Mai, Juni) führen Starkregenereignisse in Folge von Stauwetterlagen im Hochgebirge zu einer massiven Schneeschmelze (Pfingsthochwasser 1999 an den Nordalpen; Abb. 4). Auch im Sommer können Böden nach längerer Dürre zu trocken sein, um grössere Niederschlagsmengen aufzunehmen. In Mitteleuropa gab es in den letzten Jahrzehnten viele gravierende Hochwasserereignisse. In Erinnerung sind das Elbe- und Donau-Hochwasser (Mitte August 2002; 15 Mrd. €), das Alpenhochwasser (20./23.8.2005), das Hochwasser in der Schweiz (8./9.8.2007), das Donau- und Elbe-Hochwasser (Anfang Juni 2013; ca. 11 Mrd. € Schaden) und schliesslich die Flutkatastrophe in West- und Mitteleuropa (Mitte Juli 2021; 46 Mrd. €).

Abb. 4 Der Rhein bei Basel erreichte am 12./13. Mai 1999 ("Pfingsthochwasser") mit 5'090 Kubikmeter pro Sekunde den grössten Abfluss seit 1876 (Hochwassermarke am Kleinbasler Brückenkopf). Anhaltende Niederschläge auf der Alpennordseite führten zusammen mit der Schneeschmelze zu nie gekannten Hochständen der Alpenrandseen und zu Höchstabflüssen. *Foto: A. Schenker*

– *Sommerliche Hitzewellen* dauern oft nur wenige Tage, gehen aber meist mit längeren Dürreperioden einher. Ein Grossteil der Vegetation der temperaten Zone zeigt nur eine geringe Reaktion auf Hitze und Dürre, doch Ackerkulturen und Wiesen der Tieflagen und Wälder der Mittelgebirge können Schaden nehmen. Dürren führen hier zu einer verminderten Photosyntheseleistung und zu Ernte- und Wachstumseinbussen oder zum Absterben der oberirdischen Biomasse. Ausserdem können Dürren und Hitzewellen zu Insektenkalamitäten führen. In den letzten Jahren häufen sich extrem lange Dürren und Hitzewellen in Europa, so in den Jahren 2003, 2015, 2018 und 2019 (Abb. 5).

Abb. 5 Das Trockenjahr 2018 führte im Hardwald, der östlich von Basel liegt (Basel ist im Bild links hinten), vor allem bei der Hauptbaumart Buche (*Fagus sylvatica*) verbreitet zu Dürreschäden (Aufnahme vom April 2019). Dieses stadtnahe Erholungsgebiet musste aus Sicherheitsgründen für Besucher vorübergehend gesperrt werden. *Foto: Bürgergemeinde Basel*

– *Mahd, Beweidung und Ackerbau* sind die prägenden anthropogenen Störungsregime der temperaten Kulturlandschaften. Beim Ackerbau erfolgen regelmässig mechanische Bodenstörungen, die in Trockenperioden oder während Überschwemmungen aufgrund vorübergehend fehlender Pflanzenbedeckung zu Bodenerosion führen können. Bodenverdichtung, Pestizideinsatz und Überdüngung führen zu artenarmen Agrar-Ökosystemen. Beweidung selektiert bestimmte Pflanzenarten auf den Weiden. Von Wiesen wird in hohen (intensiven) oder niedrigen (extensiven) Mahd-Rhythmen der Grossteil der oberirdischen Biomasse entnommen und grosse Teile der natürlichen Biozönosen (Insektenfauna) massiv gestört. Nährstoffe werden sowohl auf Äckern als auch teilweise im Dauergrünland durch Düngung wieder zugefügt. In den Steppengebieten der trockenen Mittelbreiten werden Äcker und Grünland oft regelmässig oder periodisch bewässert.

– *Der Klimawandel* in der temperaten Zone geht vor allem mit zunehmenden Wasserdefiziten in den trockenen Mittelbreiten einher (*Kovats* et al. 2014). Als Folge können sich die Grenzen von Waldsteppen, Langgrassteppen, Kurzgrassteppen, Wüstensteppen, Halbwüsten und Wüsten verschieben (*Sala & Maestre* 2014). Diese unterliegen fast vollständig einer agrarischen Nutzung: Langgrassteppen durch grossbetriebliche Ackerwirtschaft, Kurzgras- und Wüstensteppen durch Ranching (*Schultz* 2016). In den feuchten Mittelbreiten nimmt die Wahrscheinlichkeit von Winterstürmen ebenso wie von winterlichen Wärmeeinbrüchen zu (🌍$_2$). Generell führt die Klimaerwärmung zu einer höheren klimatischen Variabilität, zu einer Verlängerung der Vegetationsperiode und zu einem früheren Einsetzen des Blattaustriebs und dadurch zu einer höheren Schädigungswahrscheinlichkeit bei auftretenden Spätfrösten. Winterniederschläge fallen zunehmend nicht als Schnee, sondern als Regen, die grössere Variabilität der Niederschläge im Sommer bringt Dürren gefolgt von Starkregenereignissen (🌍$_3$).

4 Die mediterrane Zone

4.1 Charakterisierung und ökologische Rahmenbedingungen

Die subtropische Zone besitzt eine breite hygrische Differenzierung von vollariden über sommerfeuchten bis sommertrockenen und immerfeuchten Verhältnissen. Die sommertrockenen Subtropen werden als mediterrane Subtropen oder als mediterrane Zone bezeichnet (*Richter* 2001). Diese findet sich im Mittelmeerraum, in Kalifornien, in Südwest-Australien, in der Kap-Region Südafrikas und in einem kleinen Gebiet Chiles. Das mediterrane Klima wird dominiert von einem saisonalen Wechsel von winterlich niederschlagsreichen Zyklonendurchzügen und sommerlich trockenen Hochdruckgebieten. Tiefe Temperaturen und starke Fröste sind selten.

Es dominieren immergrüne Baumarten mit zumeist skleromorphen Blättern wie Eichen (*Quercus* ssp.), Olive (*Olea europaea*), Lorbeer (*Laurus* ssp.), Eukalyptus (*Eucalyptus* ssp.) und Nadelbäume wie Kiefern (*Pinus* ssp.) und Sequoien (*Sequoiadendron* ssp.). In der anthropogen überprägten Kulturlandschaft ist dichtes Buschwerk charakteristisch, auf den semiariden Standorten gedeihen sukkulente Arten, u. a. eingeschleppte Opuntien und Agaven. In der mediterranen Zone gibt es ein breites Spektrum an unterschiedlichen Lebensräumen und daher eine sehr grosse Biodiversität mit einem hohen Anteil an Endemiten (*Walker* 1999). Sobald die sommerliche Trockenheit mehr als 7 Monate beträgt und die jährliche Niederschlagsmenge geringer als 300 mm ist, geht die mediterrane Zone nach Süden in die subtropischen Trockengebiete über.

4.2 Typische Störungsregime und klimatische Extremereignisse

Zu den typischen Störungsregimen der sommertrockenen, mediterranen Zone gehören Feuer, Erosion, Beweidung, Verkarstung (Badlands) und eine oft jahrtausendealte, landwirtschaftliche Nutzung.

– *Feuer* gehören in allen mediterranen Räumen zur natürlichen und prägenden Dynamik der Ökosysteme. Sie werden in der mediterranen Zone häufig durch Sommergewitter hervorgerufen und zeigen aufgrund der hohen Winterproduktivität Wiederkehrintervalle von nur wenigen Jahrzehnten (*Buhk* et al. 2007). Die sommertrockene Hartlaub- oder Nadelstreu ist wegen des hohen Gehaltes an ätherischen Ölen und Harzen leicht entzündlich und fördert regelmässige, bodennahe Buschfeuer. Kronenfeuer kommen vor, wenn die Phase der Akkumulation von toter Biomasse zu lange anhält und Bodenfeuer ausbleiben. Daher wird heute in vielen Gebieten, besonders in Australien und Kalifornien, ein aktives Feuermanagement durchgeführt. In

der mediterranen Vegetation gibt es verschiedene Anpassungen an Feuer, Hitze und Rauch. Nach einem Buschfeuer können sich mehrjährige, feuerangepasste Arten schnell regenerieren, haben Licht und mineralisierte Nährstoffe zur Verfügung. Samen von Pyrophyten mit serotinen Zapfen heben erst nach einem Feuer ihre Keimruhe auf (z. B. *Pinus halepensis*). Bei Kronenfeuern bricht der Baumbestand zusammen, die sommertrockenen Böden degradieren schnell und es kommt zu Erosionsvorgängen.

– *Erosion* kann durch heftige Sommergewitter oder langanhaltende Winterstarkregen verursacht werden und ist am stärksten auf Brand- oder Rodungsflächen. Der Oberboden wird bei einem Verlust der schützenden Vegetationsdecke in grossem Ausmass erodiert. Durch die anthropogene Überprägung des gesamten Mittelmeerraumes ist schon seit der Antike ein Grossteil der tertiär gebildeten humusreichen Böden verschwunden. Seit der Zeitenwende (vorchristlich) gibt es keine flächig intakten, zonal-typischen Wälder wie die Lorbeer- und Steineichenwälder mehr (*Rundel* 1999). Reliktstandorte haben sich z. B. auf den Kanarischen Inseln erhalten (Abb. 6).

Abb. 6 Feuchter Lorbeerwald (hier auf der Insel La Palma, Kanarische Inseln) als ursprüngliche Waldvegetation im Mittelmeergebiet in vorchristlicher Zeit. *Foto: A. Jentsch*

– *Beweidung* mit Ziegen und Schafen dominiert in weiten Gebieten des europäischen Mittelmeerraumes, jedoch nur in geringem Ausmass in den anderen vier mediterranen Gebieten der Erde. Bei sommerlicher Trockenheit kann eine Überbeweidung starke Schäden und eine Degradation der Vegetation herbeiführen. Diese kann zu dauerhaftem Verschwinden von Bäumen (Verbuschung) oder auch zum Verschwinden von Büschen (Versteppung) mit anschliessender Bodenerosion führen. In einigen Gebieten des Mittelmeerraumes wird eine Transhumanz mit Weidetieren betrieben: in den Sommermonaten im Bergland, in den feuchten Wintermonaten in den Tälern. Das verteilt den Weidedruck lokal.

– *Verkarstung* kann ebenfalls anthropogen bedingt sein und entsteht im Mittelmeerraum in Gebieten mit starker Überweidung auf karbonatischem Gestein, teilweise schon seit der Antike. Dort entstehen "Badlands", die für fast alle Pflanzenarten und eine weitere menschliche Nutzung ungeeignet sind.
– *Landnutzungswandel*: Im Mittelmeerraum führt der demografische Wandel mit einer einhergehenden Intensivierung der Landwirtschaft zur Verdrängung der Transhumanz in die Bergregionen oder der vollständigen Aufgabe der Weidewirtschaft (*Oteros-Rozas* et al. 2013, *Sklavou* et al. 2017). Im Zuge des Klimawandels werden erhöhte Sommertemperaturen und verlängerte Trockenperioden prognostiziert, die einen zusätzlichen Stressor gerade für landwirtschaftlich übernutzte Regionen darstellen können (🌍3).

5 Fazit

Störungsereignisse und Störungsregime sind einer dynamischen Landschaft inhärent, sie gehören zur natürlichen Ausstattung einer Landschaft oder einer Klimazone. Der anthropogene Landnutzungswandel wie auch der Klimawandel bewirken jedoch, dass sich diese Störungsereignisse und -regime verändern. Die zukünftige Entwicklung des für eine Klimazone typischen Störungsregimes kann daher aktuell nur abgeschätzt werden. Durch die Veränderungen der Auftretungs-Frequenzen und -Amplituden der Störungsereignisse werden sich ganze Landschaften und Artengemeinschaften wandeln. Diese Prozesse nicht nur wissenschaftlich zu begleiten, sondern auch zu prognostizieren, ist ein Tätigkeitsfeld der Störungsökologie.

Literatur

Benfield A. 2013 *Winterstürme in Europa. Historie von 1703 bis 2012*. Hamburg, 1–42. Online verfügbar: http://aonbenfield.de/sturmhistorie/sturmhistorie.pdf [Eingesehen am 15.02.2022]

Buhk C., Meyn A. & Jentsch A. 2007. The challenge of plant regeneration after fire in the Mediterranean Basin: scientific gaps in our knowledge on plant strategies and evolution of traits. *Plant Ecology* 192: 1–19.

Chmielewski F.-M., Götz K.-P., Weber K.C. & Moryson S. 2018. Climate change and spring frost damages for sweet cherries in Germany. *International Journal of Biometeorology* 62: 217–228.

Fauria M.M. & Johnson E.A. 2008. Climate and wildfires in the North American boreal forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 363: 2317–2329.

Heavilin J. & Powell J. 2007. Dynamics of Mountain Pine Beetle Outbreaks. In: Johnson E.A. & Miyanishi K.: *Plant Disturbance Ecology – the process and the response*. London & New York, 527–553.

Holdridge L. 1967. *Life Zone Ecology*. San Jose, 1–206.

Jentsch A. & Beierkuhnlein C. 2011. Explaining biogeographical distributions and gradients: floral and faunal responses to natural disturbances. In: Millington A., Blumler M. & Schickhoff U. (Hrsg.): *The SAGE Handbook of Biogeography*. Los Angeles, 191–211.

Jentsch A. & von Hessberg A. 2019. Die Störungsregime und Klimaextreme der Vegetationszonen der Erde. In: Wohlgemuth T., Jentsch A. & Seidl R. (Hrsg.): *Störungsökologie*. Stuttgart, 45–74.

Johnson E.A. & Miyanishi K. (Hrsg.) 2007. *Plant disturbance ecology: the process and the response*. Amsterdam, 1–562.

Kreyling J., Stahlmann R. & Beierkuhnlein C. 2012. Spatial variation in leaf damage of forest trees and the regeneration after the extreme spring frost event in May 2011. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 183: 15–22.

Kovats R.S., Valentini R., Bouwer L.M., Georgopoulou E., Jacob D., Martin E., Rounsevell M. & Soussana J.-F. 2014. Europe. In: IPCC (Hrsg.): *Climate Change 2014 – Impacts, Adaptation and Vulnerability. Part B: Regional Aspects*. New York, 1267–1326.

Lees K.J., Quaife T., Artz R.R.E., Khomik M. & Clark J.M. 2018. Potential for using remote sensing to estimate carbon fluxes across northern peatlands – A review. *Science of The Total Environment* 615: 857–874.

Münchener Rückversicherungsgesellschaft 1999. *Naturkatastrophen in Deutschland: Schadenerfahrungen und Schadenpotentiale*. München, 1–98.

Münchener Rückversicherungsgesellschaft 2007. *Zwischen Hoch und Tief: Wetterrisiken in Mitteleuropa*. München, 1–56.

NOAA 2011. *The Deadliest, Costliest, and most intense United States Tropical Cyclones from 1851 to 2010 (and other frequently requested Hurricane Facts)*. Florida, 1–47. Online verfügbar: www.nhc.noaa.gov/pdf/nws-nhc-6.pdf [Eingesehen am 15.02.2022]

Odenthal-Kahabka J. 2004. *Orkan "Lothar"– Bewältigung der Sturmschäden in den Wäldern Baden-Württembergs. Dokumentation, Analyse, Konsequenzen.* Stuttgart, 1–443.

Oteros-Rozas E., Ontillera-Sánchez R., Sanosa P., Gómez-Baggethun E., Reyes-García V. & González J.A. 2013. Traditional ecological knowledge among transhumant pastoralists in Mediterranean Spain. *Ecology and Society* 18(3): 33.

Price D.T., Alfaro R.I., Brown K.J., Flannigan M.D., Fleming R.A., Hogg E.H., Girardin M.P., Lakusta T., Johnston M., McKenney D.W., Pedlar J.H., Stratton T., Sturrock R.N., Thompson I.D., Trofymow J.A. & Venier L.A. 2013. Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews* 21: 322–365.

Richter M. 2001. *Vegetationszonen der Erde*. Gotha, 1–448.

Rundel P.W. 1999. Disturbance in Mediterranean-climate shrublands and woodlands. In: Walker L.R.: *Ecosystems of Disturbed Ground*. Amsterdam: 271–285.

Sala O.E. & Maestre F.T. 2014. Grass-woodland transitions: determinants and consequences for ecosystem functioning and provisioning of services. *Journal of Ecology* 102: 1357–1362.

Schultz J. 2016. *Die Ökozonen der Erde*. Stuttgart, 1–332.

Sklavou P., Karatassiou M., Parissi Z., Galidaki G., Ragkos A. & Sidiropoulou A. 2017. The Role of Transhumance on Land Use/Cover Changes in Mountain Vermio, Northern Greece: A GIS Based Approach. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 45(2): 589–596.

Walker L.R. 1999. *Ecosystems of disturbed ground*. Amsterdam, 1–868.

Werner-Gnann B., Minardi S. & Ganninger-Hauck D. 2017. *Obstbauern in Schockstarre*. Online verfügbar: https://www.lbv-bw.de/Obstbauern-in-Schockstarre,QUlEPTU0MTE3NjEmTUlEPTU1NzEw.html [Eingesehen am 20.05.2022]

White P.S. & Jentsch A. 2001. Towards generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progess in Botany* 61: 399–450.

Wohlgemuth T., Jentsch A. & Seidl R. (Hrsg.) 2019. *Störungsökologie*. Stuttgart, 1–396.

Yu Z.C. 2012. Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review. *Biogeosciences* 9: 4071–4085.

Internetquellen

[1] www.meteoschweiz.admin.ch/home/klima/klima-der-schweiz/altweibersommer-eisheilige-und-andere-spezialitaeten/die-eisheiligen.html

[2] https://archive.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg1/en/ch3s3-8-4.html

[3] www.ipcc.ch/report/ar5/ mindex.shtml