REGIO BASILIENSIS 63/2 2022 S. 89-98

Störungen und Extremereignisse: ein Überblick

Thomas Wohlgemuth

Zusammenfassung
Alle Ökosysteme werden episodisch oder periodisch durch kleinere oder grössere Extremereignisse in ihrem Wachstum gestört. Diese Störungen führen zum Absterben von Biomasse bzw. zur Transformation von lebender zu toter Biomasse. Das Wissen um die Vielfalt der Störungen und der Störungsregime, die in einer Landschaft wirken, ist wichtig für das Verständnis der Ökosysteme, weil davon sowohl die Charakteristik der Pflanzen- und Tiergemeinschaften als auch deren Dynamik der Biodiversität abhängen. Der Artikel vermittelt wichtige Inhalte der Störungsökologie und erklärt einige Konzepte, die aus Störungsereignissen abgeleitet wurden. Insbesondere wird die für die Biodiversität wichtige 'Intermediate disturbance'-Hypothese vorgestellt.

1 Einleitung

Ein Ökosystem besteht aus Lebewesen in einem Gebiet und der physikalischen Umgebung, mit der sie interagieren. Natürliche Ökosysteme verändern sich in der Regel nur langsam, so wie zum Beispiel ein Wald, der über Jahrzehnte stetig wächst. Ein Sturm kann das Wachstum abrupt stoppen, indem Bäume durch Böen umgestossen werden. Borkenkäfer, die sich während einer Trockenheit in Massen vermehren, können ganze Fichtenbestände befallen und zum Absterben bringen. Der abrupte Verlust von lebender Biomasse bzw. die abrupte Transformation von lebender zu toter Biomasse wird Störung genannt.

Die Häufigkeit von Störungen in der Zeit bestimmt neben anderen Umweltbedingungen, welche Arten in einem Ökosystem vorkommen. *Episodische Störungen* wie im Wald ein forstlicher Eingriff oder ein Windwurf stellen die Waldentwicklung zurück in die Pionierphase (Abb. 1). Völlig veränderte Lichtverhältnisse ermöglichen das Aufkommen einer "Schlagflur" an Orten, wo der Boden aufgebrochen ist. Den ersten Kräutern folgen Sträucher, die dann nach wenigen Jahren von Baumarten überwachsen werden. Von der vorübergehend üppigen Vegetation profitieren Insekten und Vögel, zerfallendes Totholz bildet ein neues Habitat für viele Gliederfüsslerarten. Wenn die Waldöffnung nach wenigen Jahrzehnten mit jungen Bäumen zugewachsen ist, nimmt die Vielfalt an Pflanzen und Insektenarten ab. Diejenige der Pilze aber nimmt zu.

Adresse des Autors: Dr. Thomas Wohlgemuth, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf; E-Mail: thomas.wohlgemuth@wsl.ch

Abb. 1 Spuren unterschiedlicher Störungen im Entlebuch, Kanton Luzern. Der Wintersturm Lothar (1999) hinterliess grosse Windwürfe, die geräumt wurden (kahle Flächen). Borkenkäfer vermehrten sich in Massen und befielen die Fichten in den umliegenden Beständen (stehende kahle Bäume). Im Vordergrund zeugen Bergwiesen von einer regelmässigen Nutzung bzw. Störung in Form von Beweidung oder Schnitt.
Foto: A. Bürgi

Regelmässige oder periodische Störungen ereignen sich sowohl in natürlicher als auch vom Menschen geprägter Vegetation. In natürlichen Flusssystemen ist der Wasserstand durch das Niederschlagsregime während des Jahresverlaufs geprägt. Schwankende Wasserstände unter dem Jahr bedingen die auentypische Vegetation. Unsere Wiesen und Weiden (Abb. 1) sind in der Vegetationszeit teils mehreren Schnitten und Beweidungen durch Tiere ausgesetzt. Zugabe von Dünger, Anzahl Schnitte oder Beweidungsintensität bestimmen, wie gross die Artenvielfalt ist. In fünf- bis sechsmal gemähten Wiesen beschränkt sich die Pflanzenartenvielfalt auf wenige Gräser, die nach einem Schnitt wieder nachwachsen. Bei zwei Schnitten pro Jahr, traditionell Heu und Emd genannt, können viele Kräuter rechtzeitig Samen bilden und ihre Populationen erhalten – solche Wiesen sind artenreich (*Bosshard* 2016). Blütenbesuchende Insekten profitieren davon und bilden einen grossen Beitrag zur Artenvielfalt (*Abrahamczyk* et al. 2020). Unser Grünland würde sich ohne Bewirtschaftung zu einem Wald zurückentwickeln.

Die Beispiele zeigen, dass Ökosysteme dynamisch zu betrachten sind. Immer zahlreicher auftretende Extremereignisse wie Trockenheit und Überschwemmungen werden heute als Folgen des Klimawandels angesehen. Mit der Zunahme von Störungen stellt sich die Frage, welche Rolle die Störungen für die Stabilität der Vegetation in einer Landschaft haben, sei es bezüglich der Biodiversität oder bezüglich der Anpassung der einzelnen Arten. Im Folgenden werden einige wichtige Elemente der Störungsökologie vorgestellt.

2 Definitionen

2.1 Störungsereignis

Störungen sind zeitlich und räumlich diskrete Ereignisse, die zum Verlust von lebender Biomasse bzw. zur Umwandlung von lebender in tote Biomasse führen und die Verfügbarkeit von Ressourcen in Lebensgemeinschaften verändern (erweitert nach *Jentsch* et al. 2019). Die charakteristischen Eigenschaften eines Störungsereignisses sind ein abrupter Anfang, die Dauer und die Stärke (Abb. 2). Die Dauer einer diskreten Störung ist kurz verglichen mit der Lebensspanne, der Reproduktionsrate, der Wachstumsrate oder der Sukzessionsrate einer Art oder eines Ökosystems. Die Abruptheit eines Störungsereignisses ergibt sich aus seiner Stärke als Funktion der Dauer. Die Stärke kann als die prozentuale 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 (Abb. 3). Prozesse, die über lange Zeiträume wirken, keinen Ereignischarakter aufweisen und/oder keinen Biomasseverlust nach sich ziehen, werden als Umweltvariabilität und nicht als Störung bezeichnet.

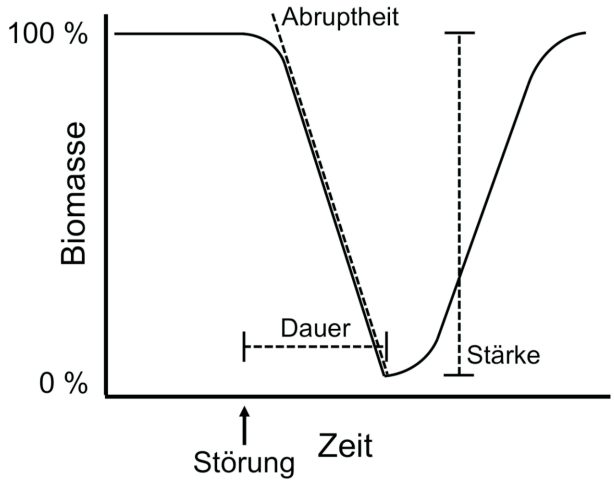

Abb. 2 Drei Kriterien für die Definition eines Störungsereignisses: 1) Diskreter Anfang und Dauer (Abruptheit), 2) kurze Dauer relativ zur Lebensspanne der dominanten Organismen oder Ökosysteme und 3) Stärke/Magnitude als anteilige Veränderung einer Messgrösse, wie z. B. Biomasse (aus *White & Jentsch*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

2.2 Extremereignisse, Naturkatastrophen

Extremereignisse sind seltene Ereignisse, die stark von einem statistischen Mittelwert abweichen. Sie sind nicht unbedingt mit Schäden verbunden, doch falls sie zu Biomasseverlust führen, sind sie als Störungsereignis zu betrachten. Eine Naturkatastrophe ist ein Schadenereignis, dessen Folgen von den Betroffenen nicht alleine bewältigt werden können. Sie wird nicht immer durch Extremereignisse verursacht. Naturgefahren sind natürliche Prozesse und Zustände, die die Gesellschaft und Umwelt bedrohen (*Hohmann* et al. 2003).

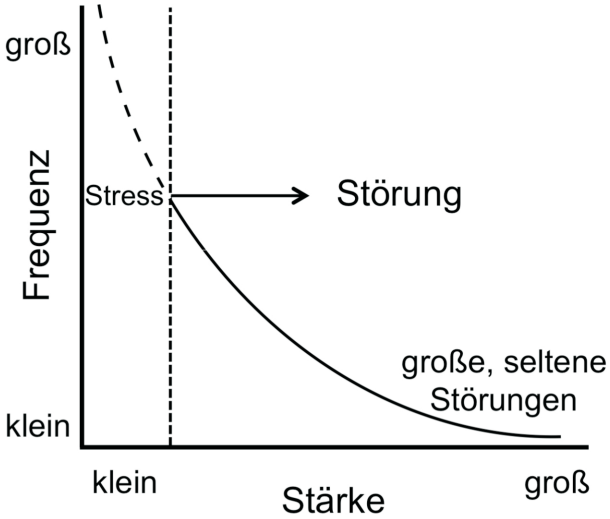

Abb. 3 Stärke und Häufigkeit von Störungsereignissen verhalten sich oft umgekehrt proportional, wobei starke Störungsereignisse in der Regel selten sind, da es Zeit für die Regeneration braucht, bis genug Ressourcen für das nächste Störungsereignis bereitstehen. Ereignisse von äusserst geringer Stärke (links der gestrichelten Linie) werden in der Regel nicht als Störung, sondern als Stress bezeichnet (aus *White & Jentsch* 2001).

2.3 Störungsregime

Das Störungsregime beschreibt die zeitliche und räumliche Dynamik aller in einer Landschaft wirkenden Störungen sowie ihrer wechselseitigen Beziehungen (Interaktionen) über einen längeren Zeitraum hinweg (*Jentsch* et al. 2019). Die Elemente eines Störungsregimes sind die Art der Störungen, räumliche und zeitliche Eigenschaften, Magnitude (Stärke), Spezifität und Interaktion mit anderen Störungen. Räumliche Eigenschaften schliessen die Fläche, Form und räumliche Verteilung von Störungen mit ein. Zeitliche Eigenschaften 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. Die wichtigsten Parameter zur Erfassung der Eigenschaften von Störungsregimen sind in Tab. 1 zusammengefasst.

3 Inhalte und Themen der Störungsökologie

Auf der ganzen Erde entwickeln sich Ökosysteme unterschiedlich entsprechend der lokalen Standorteigenschaften, die durch abiotische Faktoren wie Wasser, Wärme, Licht, Nährstoffe, Salze, durch mechanische, limitierende Faktoren (Störungen) wie Wind, Feuer, Schnee, Herbivorie, Mahd sowie durch biotische Faktoren wie Artenpool, biotische Interaktionen und trophische Netzwerke bestimmt werden. 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, als auch um Halbtrockenrasen, die durch Beweidung mit Nutztieren entstanden sind. Die Störungsökologie beschäftigt sich mit Störungen in Raum und Zeit, mit ihren Rhythmen und ihren ökologischen Auswirkungen. Es gibt keine Ökosysteme ohne Störungen. Die Störungsregime prägen ihre natürliche Dynamik. Störungen fördern die Biodiversität und ein dynamisches Gleichgewicht. Alle Ökosysteme werden von den

Tab. 1 Komponenten eines Störungsregimes nach *Jentsch* et al. (2019). 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**
Räumlich	
Ausdehnung, Verteilung	Flächengrösse 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
Zeitlich	
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
Magnitude	
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, Prozent der zerstörten Biomasse
Raum-zeitlich	
Störungsinteraktionen	Kausaler Zusammenhang zwischen zwei Störungen: z. B. steigendes Risiko von Borkenkäfer-Massenvermehrungen nach Windwurf

zu ihnen gehörenden Störungsregimen geprägt und durch diese erhalten. Daher geht es in der Störungsökologie sowohl um Resilienz, d. h. die Regenerationsfähigkeit nach Störungsereignissen, und funktionelle Stabilität als auch um Extremereignisse und langfristige Veränderungen in Landschaften. Untersucht werden Störungen meistens auf der Skala von Ökosystemen und Lebensgemeinschaften, oftmals anhand der Vegetation und ihrem Beitrag zu den Ökosystemleistungen.

In Europa gehören zu den typischen natürlichen Störungen Windwurf, Feuer, Überflutung, Insektenmassenvermehrung, Schneebruch, Spätfrost, Starkregen, Dürre- 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 durch Gewässerverbauungen.

4 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’) als Ausgangspunkt für Waldentwicklungen entlang von ökologischen Gradienten (z. B. *Bugmann* 2001). Die Biodiversitätsfor-

schung erbrachte unzählige Belege für den Einfluss von Störungen auf Artengemeinschaften (z. B. *Thom & Seidl* 2016). Die positiven Wirkungen von Störungen auf die langfristige Aufrechterhaltung der Heterogenität von Ökosystemen und damit ihre Funktion für die Erhaltung der Biodiversität ist ein weites wichtiges Untersuchungsfeld (*Kulakowski* et al. 2017). Hohe Artenvielfalt und Diversität wiederum vergrössern die Resistenz gegenüber Störungen, hier insbesondere klimatische Extremereignisse wie langwährende Trockenheit sowie Früh- und Spätfrost (*Isbell* et al. 2015). Hiermit beschäftigt sich der Forschungszweig der funktionellen Biodiversität (z. B. *Hector* et al. 2010) und generell die experimentelle Störungsökologie (*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 Landschaften.

5 Relevante Skalen der Störungsökologie

Zur Bedeutung von Störungen für die Dynamik von Landschaften sowie für den Erhalt von Biodiversität und Ökosystemfunktionen interessieren räumlich besonders die Kategorien “Kleinfläche” und “Landschaft”, zeitlich “Ereignis” und “Regime”. Die Auswirkungen einer Störung innerhalb des gestörten Bereiches wirken sich auf die Änderung der Ressourcenverfügbarkeit, der Dominanzmuster (*Wohlgemuth* et al. 2002) und der organischen Reste aus. Diese beeinflussen die Mechanismen und die Geschwindigkeit der Erholung nach einer Störung. Auf landschaftlicher Ebene werden die Auswirkungen von Störungen auf die Biodiversität, die Ökosystemfunktionen und das dynamische Gleichgewicht untersucht. Die Interaktionen zwischen verschiedenen Störungen haben je nach Störungstyp unterschiedlich grosse Bedeutungen. Auf allen Skalen interessieren die funktionellen Eigenschaften von Arten, welche die Anpassungen an die gesamte raum-zeitliche Dynamik darstellen.

5.1 Störungsfrequenz und Magnitude

Häufigkeit und Ausmass von Störungen sind oft invers miteinander korreliert, was auch als Frequenz-Areal-Potenzgesetz, z. B. im Auftreten von Waldbränden, beschrieben wurde (*Malamud* et al. 2005; Abb. 3). Zahlreiche Beobachtungen legen nahe, dass Ereignisse von geringem Ausmass häufig auftreten (z. B. Bodenveränderung durch Tiere oder Verbiss), Ereignisse von grossem Ausmass dagegen selten (z. B. Feuer und Windwurf). Dies gilt insbesondere für Störungsregime, bei denen der Zustand des Ökosystems, z. B. das Vorhandensein brennbarer Biomasse, eine entscheidende Vorbedingung für das Zustandekommen des nächsten Ereignisses darstellen. Feuerregime, forstliche Holznutzung oder Mahdfrequenz in Offenlandschaften zeigen typischerweise eine solche ökosystem-spezifische Rückkopplung.

5.2 Unterdrückungs-Hypothese

Die Unterdrückungs-Hypothese (engl. ‘suppression hypothesis’) besagt, dass Störungsereignisse umso stärker werden, je mehr und je öfter ihr Auftreten unterdrückt wurde. Im Fall von Feuerregimen kann die Vermeidung von natürlich auftretenden Feuern (engl. ‘wildfire’) durch Frühwarnung und rascher Löschung dazu führen, dass sich im Unterwuchs der Bäume immer mehr Bio-

masse in Form von Sträuchern oder Krautvegetation anreichert. Wenn während einer starken Trockenheit dann z. B. durch Blitzschlag oder durch menschlichen Einfluss ein Feuer entsteht, das nicht rasch genug gelöscht werden kann, ist ein katastrophales Grossfeuer die Folge (engl. 'fire paradox'). Kleine, häufige Störungen sind in ihrer Auftretenswahrscheinlichkeit gut vorhersagbar und ermöglichen daher ein speziell an diese Störungsregime angepasstes Artenspektrum, welches oftmals aus konkurrenzschwachen, aber störungsadaptierten Arten besteht (Abb. 4a und 4b). Grosse, seltene Störungen treten dagegen nur sporadisch auf. Sie liegen oftmals jenseits der historischen Variation der betroffenen Ökosysteme (*Landres* et al. 1999), was die Lebensspannen und Reproduktionszeiträume der darin enthaltenen Arten angeht. An solche Störungen sind die betroffenen Arten nur unspezifisch oder gar nicht angepasst.

6 Störungen und Nischendifferenzierung in Pflanzengemeinschaften

Störungen erzeugen räumliche Heterogenität, sie setzen Sukzessionen in Gang und fördern die Entstehung von Artenvielfalt und von vielfältigen Lebensgemeinschaften. Störungen erzeugen Selektionsdruck und evolutive Anpassungen, die zu einer Nischen-Differenzierung in Lebensgemeinschaften führ(t)en. Solche funktionellen Adaptionen unterliegen zwei Mechanismen: Nischen-Komplementarität und Nischen-Redundanz. Einerseits verändern sich nach einer Störung infolge veränderter Ressourcen, z. B. mehr Licht, sowohl die Zusammensetzung als auch die Dominanzen der Arten innerhalb der Artengemeinschaft. Andererseits sind von einer Störung oft dominante Arten betroffen, wodurch weniger dominante Arten zunehmen. Diese haben oft eine höhere Toleranz gegenüber Störungen (Komplementarität), auch wenn ihre funktionellen Eigenschaften und Beiträge im Funktionsgefüge von Ökosystemen denen der vormals dominanten Arten ähnlich sind (Nischen-Redundanz). Dominante und weniger dominante Arten variieren bei ändernden Umweltbedingungen in ihrer Individuenzahl (Abundanz) und tragen so zur funktionellen Stabilität bei. Somit spielt die funktionelle Redundanz (z. B. mehrere Gräser können eine Wiese bilden) eine grosse Rolle, wenn es darum geht, die Fortdauer der Funktionen des Ökosystems während sich ändernder Umweltbedingungen zu erhalten und die Widerstandsfähigkeit oder funktionelle Resilienz gegenüber Störungen sicherzustellen. Beide Mechanismen, also sowohl die Komplementarität als auch die Redundanz, können zur Ökosystemstabilität beitragen.

7 'Intermediate Disturbance-Hypothese'

Die 'Intermediate Disturbance-Hypothese' (IDH) besagt, dass die Artenzahl entlang eines Gradienten zunehmender Störungsfrequenz, Regenerationszeit und Grösse zunächst zunimmt und dann wieder abnimmt, wobei intermediäre bzw. mittlere Störungseigenschaften den grössten Artenreichtum hervorbringen (*Connell* 1978). Grundvoraussetzung für dieses Muster sind zwei Annahmen: einerseits die Existenz eines hierarchischen Konkurrenzgefüges zwischen Arten und andererseits die evolutive Entwicklung des Kompromisses (engl. 'trade-off') zwischen Konkurrenzkraft und Störungstoleranz. Hierbei sind störungstolerante Arten in der Regel konkurrenzschwach bezüglich der effektiven Aufnahme limitierender Ressourcen. So entstehen entlang von Störungsgradienten verschiedene Habitate, die von Arten mit ihren unterschiedlichen Eigenschaften über kürzere oder längere Zeit und auf unterschiedlich grosser Fläche besiedelt werden. Konkurrenzschwache Pionierarten, die kurz nach einer Störung auftreten, bilden einen ersten Teil des Arten-

Abb. 4 Profiteure von Störungen:
a [oben]) Der nicht einheimische Schmetterlingsstrauch *(Buddleja davidii*) besiedelt offene Flächen wie zum Beispiel Ödland oder Waldschläge.
b [links]) Die Brennnessel (*Urtica dioica*) ist ebenfalls eine Lückenbüsserin, die gestörte, nährstoffreiche Böden bevorzugt. *Fotos: a) W. Bischoff b) P. Steiger*

pools und konkurrenzstarke, später überhandnehmende Arten – z. B. Gräser, Sträucher oder Bäume – bilden den zweiten Teil des Pools. Bei mittleren Bedingungen können Arten aus beiden Artenpools koexistieren und tragen so zur Maximierung der Diversität bei (Abb. 5).

Die Auswirkungen von Störungen auf die Artenvielfalt hängen massgeblich von der Produktivität des Standorts ab. Basierend auf der 'Intermediate Disturbance-Hypothese' hat Huston (1994) präzisiert, dass die höchste Artenvielfalt bei intermediären Störungsraten nur bei mittlerer Standortproduktivität auftritt. Bei hohen Wachstumsraten ist die Artenvielfalt bei hoher Störungsfrequenz maximal, bei niedrigen Wachstumsraten bei niedriger Störungsfrequenz (Abb. 5).

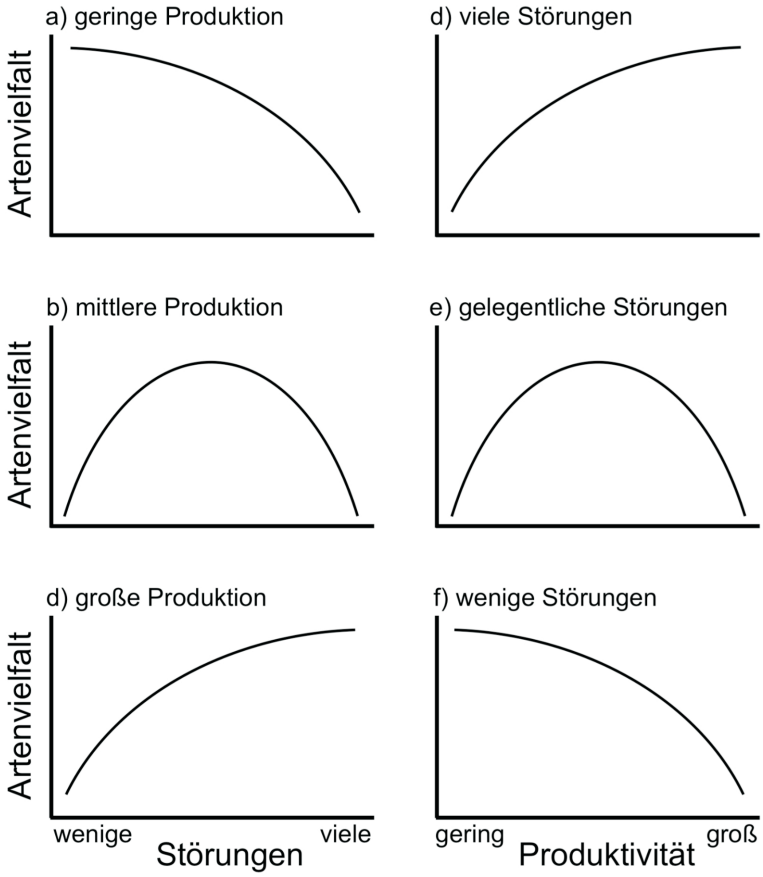

Abb. 5 Die Auswirkung der Störung auf die Artenvielfalt ist abhängig von der Frequenz der Störungen und der Produktivität, die als Wachstumsrate des Standorts gemessen werden kann. Gelegentliche Störungen führen nur bei mittlerer Produktivität zu maximaler Artenvielfalt (aus *Huston* 1994).

8 Fazit

Die umfassendere Beschäftigung mit Ökosystemen – vom Individuum über Pflanzengemeinschaften bis zu Vegetationslandschaften – zeigt die besondere Bedeutung von Störungen, die das Wachstum von Pflanzengemeinschaften unterbrechen und damit eine Dynamik für die Koexistenz anderer Lebewesen ermöglichen. Aus dieser Dynamik erklärt sich ein beträchtlicher Teil der Biodiversität. Für den Erhalt dieser natürlichen Artenvielfalt sind daher Störungen unentbehrlich. Während in grossen Schutzgebieten genügend Raum für Störungen aller Art und damit für die

Erhaltung der Biodiversität besteht (Mosaikzykluskonzept; *Remmert* 1991, *Scherzinger* 1996), fehlt in kleinen isolierten Schutzgebieten das Nebeneinander von verschiedenen Entwicklungszuständen. Um ausgesuchte Arten längerfristig zu erhalten, kann bzw. muss der Naturschutz hier verschiedene natürliche Störungsereignisse nachahmen.

Literatur

Abrahamczyk S., Wohlgemuth T., Nobis M., Nyffeler R. & Kessler M. 2020. Shifts of food plant abundances for flower visiting insects between 1900 and 2017 in the canton of Zurich. *Switzerland. Ecol. Appl.* 30: 1–11. [e2138]

Bosshard A. 2016. *Das Naturwiesland der Schweiz und Mitteleuropas*. Bern, 1–265.

Bugmann H. 2001. A review of forest gap models. *Clim. Change* 51: 259–305.

Connell J.H. 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.

Hector A., Hautier Y., Saner P., Wacker L., Bagchi R., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Spehn E.M., Bazeley-White E., Weilenmann M., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Mulder C.P.H., Palmborg C., Pereira J.S., Siamantziouras A.S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Schmid B. & Loreau M. 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91: 2213–2220.

Hohmann R., Pfister C. & Frei C. 2003. Extremereignisse, Naturgefahren und Naturkatastrophen: eine Begriffserklärung. In: Hohmann R. (Hrsg.): *Extremereignisse und Klimaänderung*. Bern, 14–15.

Holling C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 4: 1–23.

Huston M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes.* Cambridge, 1–685.

Isbell F., Craven D., Connolly J., Loreau M., Schmid B., Beierkuhnlein C., Bezemer T.M., Bonin C., Bruelheide H., De Luca E., Ebeling A., Griffin J.N., Guo Q., Hautier Y., Hector A., Jentsch A., Kreyling J., Lanta V., Manning P., Meyer S.T., Mori A.S., Naeem S., Niklaus P.A., Polley H.W., Reich P.B., Roscher C., Seabloom E.W., Smith M.D., Thakur M.P., Tilman D., Tracy B.F., Van Der Putten W.H., Van Ruijven J., Weigelt A., Weisser W.W., 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.

Jentsch A., Seidl R. & Wohlgemuth T. 2019. Definitionen und Quantifizierungen. In: Wohlgemuth T., Jentsch A. & Seidl R. (Hrsg.): *Störungsökologie*. Stuttgart, 21–44.

Johnson E.A. & Miyanishi K. 2007. *Plant disturbance ecology: the process and the responce.* Amsterdam, 1–698.

Kulakowski D., Seidl R., Holeksa J., Kuuluvainen T., Nagel T.A., 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 P.B., Morgan P. & Swanson F.J. 1999. Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecol. Appl*. 9: 1179–1188.

Malamud B.D., Millington J.D.A. & Perry G.L.W. 2005. Characterizing wildfire regimes in the United States. Proc. *Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102: 4694–4699.

Remmert H. 1991. The mosaic-cycle of ecosystems – an overview. In: Remmert H. (Hrsg.): *The mosaic-cycle concept of ecoystems.* Berlin & Heidelberg, 1–21.

Scherzinger W. 1996. *Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung*.Stuttgart, 1–448.

Thom D. & Seidl R. 2016. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biol. Rev.* 91: 760–781.

White P.S. & Jentsch A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Prog. Bot.* 62: 399–449.

Wohlgemuth T., Bürgi M., Scheidegger C. & Schütz M. 2002. Dominance reduction of species through disturbance – a proposed management principle for central European forests. *Forest Ecol. Manag.* 166: 1–15.