

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 171 (2020)

Heft: 3

Artikel: Borkenkäferdynamik im Klimawandel : die Bedeutung der Landschaftsebene

Autor: Temperli, Christian / Bugmann, Harald

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1097289>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 02.05.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Borkenkäferdynamik im Klimawandel: die Bedeutung der Landschaftsebene

Christian Temperli
Harald Bugmann

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)*
Professur Waldökologie, ETH Zürich (CH)

Borkenkäferdynamik im Klimawandel: die Bedeutung der Landschaftsebene

Der Klimawandel wirkt auf die Waldentwicklung direkt über steigende Temperaturen und veränderte Niederschlagsmuster und indirekt über Änderungen im Störungsregime. Wo die Fichte (*Picea abies*) dominiert, ist der Borkenkäfer ein Schlüsselfaktor in der zukünftigen Waldentwicklung, doch die vielfältigen Interaktionen zwischen Baumbestand, Borkenkäfer und Witterung bzw. Klima sind schwierig zu analysieren. Um diese Einflüsse quantifizieren zu können, wurden Wald-Landschaftsmodelle wie LandClim entwickelt. Typischerweise kombinieren diese Modelle Prozesse der lokalen Waldentwicklung (Wachstum, Mortalität, Verjüngung) mit solchen, die auf der Landschaftsebene ablaufen (Samenausbreitung, Bewirtschaftung, Störungen). Dieser Artikel zeigt anhand von LandClim, wie Wald-Landschaftsmodelle strukturiert sind und wie sie angewendet werden können, um die zukünftige Waldentwicklung auf Landschaftsebene abzuschätzen. Im Fallbeispiel wurde die Dynamik von Störungen durch den Buchdrucker (*Ips typographus*) im Dischmatal bei Davos (Kanton Graubünden) unter historischem Klima und unter einem Klimawandelszenario mit jeweils zwei Windwurfszenarien untersucht. Die Simulationen zeigten einen markanten Anstieg der käferbedingten Fichtenmortalität im Zuge des Klimawandels und einen verstärkenden Effekt von Windwurf auf Käferschäden, der nur beim Klimawandelszenario, nicht aber unter dem historischen Klima auftritt. Wir diskutieren den breiten Anwendungsbereich von LandClim, der von der klimaadaptiven Bewirtschaftung bis zur Störungs- und Paläoökologie reicht, sowie die Nachteile, die sich aus der generellen Modellstruktur ergeben. LandClim eignet sich am besten, um die relative Bedeutung von Klima-, Störungs- und Bewirtschaftungseffekten zu verstehen, aber weniger, um den Holzvorrat, die Stammzahl oder das Erntepotenzial präzise vorherzusagen.

Keywords: LandClim, landscape model, disturbances, dispersal, forest management, spatially explicit
doi: 10.3188/szf.2020.0142

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail christian.temperli@wsl.ch

Der Klimawandel wirkt sich direkt und indirekt auf die Entwicklung des Waldes aus. Direkte Einflüsse sind der Temperaturanstieg, der in den höheren Lagen der Alpen das Wachstum zum Beispiel der Fichte (*Picea abies*) fördern dürfte, oder der Rückgang der Sommerniederschläge, der zu Trockenstress und höherer Baum mortalität führen kann. Indirekt wirkt der Klimawandel aber auch auf grossflächige Störungen wie Waldbrand und Borkenkäferbefall (Abbildung 1). Mit zunehmender Trockenheit steigen zum Beispiel das Risiko für Waldbrand und die Anfälligkeit der Fichte gegenüber Borkenkäferbefall. Höhere Temperaturen führen zu einer grösseren Anzahl möglicher Käferbruten pro Saison und damit zu zunehmender Fichten mortalität. Durch die Förderung trockenheitstoleranter

Baumarten und stabiler Bestandesstrukturen kann die Waldbewirtschaftung das Störungsrisiko vermindern. Es ist jedoch äusserst schwierig, die Wechselwirkungen zwischen diesen direkten und indirekten Klimaeinflüssen und die Einflüsse der Bewirtschaftung auf die zentralen Prozesse der Waldentwicklung (Wachstum, Mortalität und Verjüngung) zu untersuchen und zu quantifizieren. Zu diesem Zweck wurden Wald-Landschaftsmodelle (WLM) entwickelt (Shifley et al 2017). Typischerweise kombinieren WLM die Waldentwicklung auf lokaler Ebene (Wachstum, Mortalität und Verjüngung) mit räumlichen Prozessen auf der Landschaftsebene wie grossflächigen Störungen, Samenausbreitung und Waldbewirtschaftung. Werden WLM über grössere Gebiete angewendet, müssen grosse Umweltgradienten be-



Abb 1 Fichtenbestand mit Borkenkäferbefall im polnischen Teil des Tatra-Gebirges.

Foto: Alejandro Casteller/WSL

rücksichtigt werden. Damit realistische Modellsimulationen über solch grosse Gradienten möglich sind, muss ein Modell allgemeingültig formuliert sein. Levins (1966) postulierte, dass es nicht möglich ist, ein Modell zu formulieren, das gleichzeitig allgemeingültig, realitätsnah (bezüglich seiner Struktur) und lokal präzise ist. Wenn Allgemeingültigkeit (hier: grosse Umweltgradienten) und eine realitätsnahe Struktur betont werden, geht dies gemäss dem Levins-Postulat auf Kosten der lokalen Präzision, was bei der Anwendung und Interpretation solcher Modelle beachtet werden muss.

Das WLM LandClim, das hier vorgestellt wird, wurde im Rahmen einer Dissertation an der Professur Waldökologie an der ETH Zürich entwickelt (Schumacher 2004). LandClim kombiniert die rasterbasierte Darstellung einer Landschaft aus dem WLM LANDIS (Mladenoff & He 1999) mit einer vereinfachten Version des Gap-Modells ForClim (siehe Bugmann & Huber 2020, dieses Heft) zur Modellierung der Waldsukzession in jeder Rasterzelle. Die Weiterentwicklungen und Anwendungen von LandClim (z.B. Temperli et al 2013a, Thrippleton et al 2018) erfolgten bisher vor allem im Rahmen von Dissertations- und Postdoc-Projekten, also im akademischen Bereich.

Im vorliegenden Artikel illustrieren wir die Anwendungsmöglichkeiten und Grenzen von LandClim anhand einer Arbeit, die den Einfluss von Klimawandel und Windwurf auf die Fichtenmortalität durch Borkenkäfer im Dischmatal bei Davos (Kanton Graubünden) untersuchte (Temperli et al 2013a). Von besonderem Interesse war die Frage, ob sich Klimawandel und Windwurf als Einflussfaktoren gegenseitig verstärken oder eher abschwächen.

Modellbeschreibung

Modellaufbau

In LandClim wird das Untersuchungsgebiet (die Landschaft) als ein Raster von Zellen mit in der Regel 25 m Seitenlänge dargestellt. Aufgrund rechenzeitlicher Einschränkungen können auch mit moderner Simulationstechnologie Landschaften von maximal ca. 100 km² simuliert werden, weshalb meistens räumlich abgegrenzte Talschaften wie das Dischmatal (Schuler et al 2017) oder das Saastal im Oberwallis (Elkin et al 2013) als Fallstudien dienen. Das Modell wird von räumlichen Daten im Rasterformat angetrieben. Diese umfassen ein digitales Höhenmodell (Höhe, Exposition und Neigung), Bodeneigenschaften (z.B. nutzbare Feldkapazität, nFK), die Verbissintensität, die Zugehörigkeit jeder Rasterzelle zu einer Bewirtschaftungseinheit und einem Standorttyp sowie Witterungsdaten in der Form monatlicher Mitteltemperaturen und Niederschlagssummen über den ganzen Simulationszeitraum (Klima). Die meisten dieser Daten liegen nicht zellenscharf vor, sondern müssen interpoliert (z.B. Klimadaten) oder geschätzt (z.B. Verbissintensität) werden. Aus den Klima-, Boden- und Höhendaten werden bioklimatische Variablen wie Tagesgradsummen und Trockenheitsindizes berechnet, die das Baumwachstum, die Verjüngung und die Mortalität, aber auch Prozesse wie Waldbrand und Borkenkäferbefall beeinflussen (Abbildung 2).

Bäume werden in LandClim nicht einzeln, sondern als Kohorten simuliert, wobei eine Kohorte alle Bäume der gleichen Art und mit gleichem Alter in einer Zelle umfasst. Für jede Kohorte werden alle zehn Jahre aufgrund der jährlich evaluierten Witterungsbedingungen der Zuwachs (Biomassenzunahme pro Baum) und die Mortalität (Abnahme der Stammzahl) berechnet. Andere Grössen wie der Brusthöhendurchmesser (BHD), die Baumhöhe oder der Blattflächenindex werden mit allometrischen Funktionen aus der Biomasse abgeleitet. Samenausbreitung/Verjüngung, Bewirtschaftung und Störungen werden ebenfalls alle zehn Jahre simuliert und wirken zellenübergreifend. Somit verbinden diese Prozesse die Walddynamik in den einzelnen Zellen, was in Modellen wie 3-PG (siehe Forrester et al 2020, dieses Heft) oder ForClim (Bugmann & Huber 2020, dieses Heft), die nur einen Bestand simulieren, nicht berücksichtigt werden kann.

Initialisierung

Wenn man die zukünftige Entwicklung einer konkreten Waldlandschaft mit LandClim präzise simulieren wollte, müsste das Modell mit der Position, der Art und der Biomasse jedes einzelnen Baumes bzw. jeder Kohorte initialisiert werden. Derart detaillierte Daten sind trotz des derzeitigen Booms der Fernerkundung nicht verfügbar, sodass für die An-

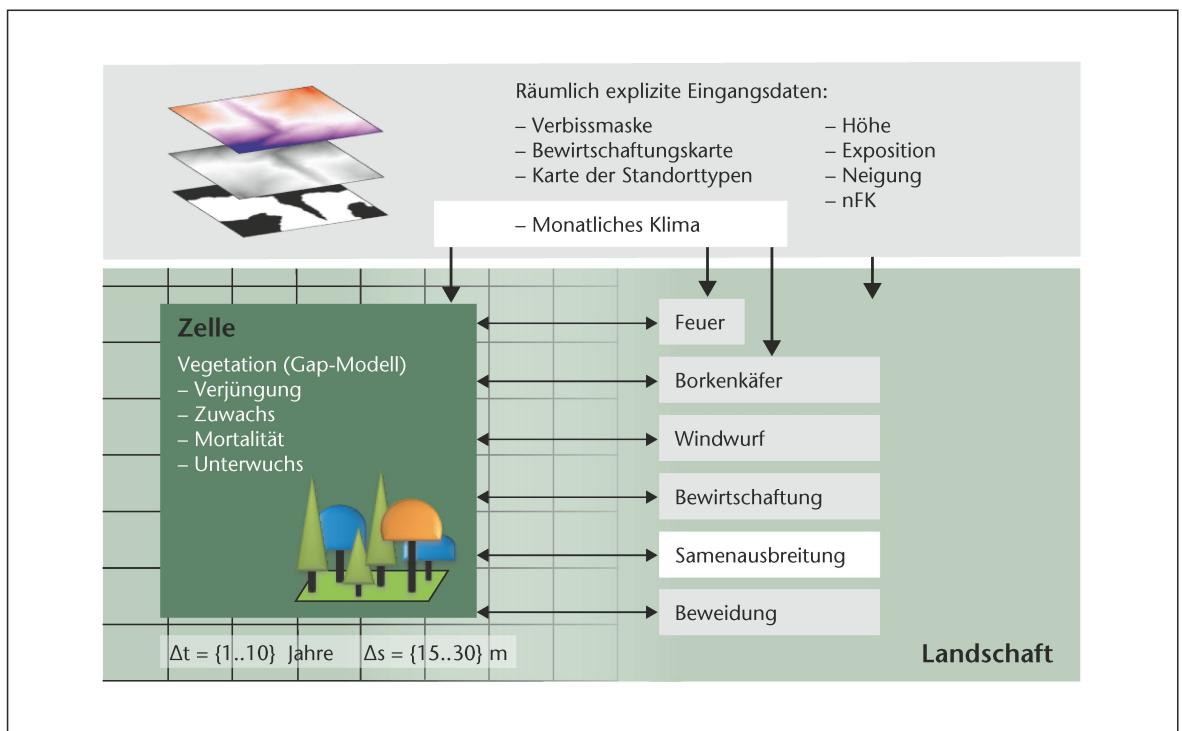


Abb 2 Struktur von LandClim. Die Pfeile symbolisieren Wechselwirkungen zwischen Modellkomponenten (Kästchen). Modellerte Variablen werden jährlich (z.B. Tagesgradsummen) oder in Zeitschritten (Δt) von zehn Jahren (z.B. Mortalitätswahrscheinlichkeit) berechnet. Die Seitenlänge (Δs) der Rasterzellen beträgt wahlweise 15 bis 30 m. Das Modell enthält auch Module für die Beweidung (Wytweiden; Snell et al 2017) und den Unterwuchs (Thrippleton et al 2016). Diese werden im vorliegenden Artikel aber nicht thematisiert. nFK = nutzbare Feldkapazität.

wendung von WLM der aktuelle Zustand der Waldlandschaft immer angenähert werden muss.

Eine Studie im Schwarzwald zeigte, wie sich die Initialisierung von LandClim auf die Projektion von Waldleistungen auswirkt (Temperli et al 2013b). Dafür wurden einerseits Daten aus zwei unterschiedlich fein aufgelösten Inventuren und andererseits mit LandClim selbst generierte Daten verwendet. Aus den Inventurdaten wurden mit verschiedenen statistischen Verfahren für jeden Bestand (benachbarte Zellen gemäss lokaler Bestandskarte) baumartenspezifische BHD-Verteilungen abgeleitet, womit dann für jede Zelle eine Liste der vorhandenen Kohorten erstellt werden konnte. Der LandClim-Datensatz wurde erstellt, indem mit einer sogenannten Spin-up-Simulation die Waldentwicklung von einem hypothetischen, unbewaldeten Zustand unter der historischen Bewirtschaftung und unter dem historischen Klima über einen so langen Zeitraum (>500 Jahre) simuliert wurde, bis sich ein Gleichgewicht einstellte. Dieser Datensatz bildet natürlich nicht die einzelnen heutigen Bestände ab. Auf der Ebene der ganzen Landschaft zeigte er jedoch in Bezug auf Baumartenzusammensetzung, Stammzahlverteilung und Verteilung der Entwicklungsstufen recht ähnliche Eigenschaften wie die inventurbasierten Initialisierungsdatensätze.

In den ersten 100 Jahren der Fortschreibung der Landschaftsdynamik unter dem historischen Klima unterschied sich die Zusammensetzung und

die räumliche Verteilung der Baumarten aufgrund der Initialisierungsdaten stark. Unter Klimawandel-szenarien wurde dieser Initialisierungseffekt etwas überdeckt, und in langfristigen Simulationen (>150 Jahre) spielte die Initialisierung keine wesentliche Rolle mehr. Daraus folgt, dass für Anwendungen, die Bewirtschaftungseffekte auf die räumliche Verteilung von Bestandesvariablen untersuchen, eine genaue Initialisierung nötig ist. Dies gilt insbesondere für die kleinstrukturierten Landschaften in der Schweiz und in anderen zentraleuropäischen Ländern. Eine genaue Initialisierung kann mithilfe von Bestandskarten und Inventur- und Fernerkundungsdaten erreicht werden (Schumacher & Bugmann 2006, Temperli et al 2013b). Für Anwendungen hingegen, die die langfristige Dynamik sowie Wechselwirkungen in Waldökosystemen unter veränderten Umweltbedingungen untersuchen, ist eine Initialisierung mit Spin-up-Simulationen akzeptabel oder sogar erwünscht, da so die Anfangsbedingungen besser kontrolliert werden können und strukturelle Modellfehler weniger zum Tragen kommen (Elkin et al 2013, Henne et al 2015, Schuler et al 2019, Thrippleton et al 2018). Letztere sind Abweichungen der im Simulationsmodell (LandClim) implementierten Repräsentation der Walddynamik von der realen Walddynamik. Sie kommen vor allem durch ein mangelndes quantitatives Verständnis der im Wald ablaufenden Prozesse und durch modellierungstechnische Kompromisse (z.B. generelle versus

lokal präzise Zuwachsfunktion der Bäume) zustande. Solche strukturellen Fehler können dazu führen, dass die aus Modellsicht angemessensten Initialisierungsdaten zur Repräsentation eines aktuellen Bestandes nicht den bestmöglichen empirischen Messwerten entsprechen.

Dynamik auf der Ebene der einzelnen Zellen

Auf der Ebene der einzelnen Zellen werden Wachstum, Mortalität und Verjüngung modelliert. Das Modell für das Wachstum geht von einem freistehenden Baum unter idealen Umweltbedingungen aus. Es basiert auf der Annahme des logistischen Wachstums, was bedeutet, dass der Zuwachs am Anfang des Baumlebens exponentiell zunimmt und sich ab einer bestimmten Grösse wieder verlangsamt. Diese Wachstumsfunktion wird durch die maximal erreichbare Biomasse (K) und die maximale Wachstumsrate (r) gesteuert. Beide Parameter wurden für jede Baumart aus der Literatur und/oder aus Ertrags tafeln abgeleitet. Der maximale Zuwachs wird je nach Baumart, Lichtverfügbarkeit (modelliert über den Blattflächenindex der grösseren Kohorten), Temperatur (Tagesgradsummen) und Trockenheit reduziert, um so die Konkurrenzsituation und die Umweltbedingungen abzubilden. Das Wachstumsmodell in LandClim wurde von jenem in ForClim (siehe Bugmann & Huber 2020, dieses Heft) in vereinfachter Form übernommen.

Die Berechnung der Mortalitätsrate bzw. die jährliche Wahrscheinlichkeit, dass ein Mitglied einer Kohorte stirbt, beruht auf dem Zuwachs im vorangehenden Jahrzehnt, der Bestandesdichte und einer intrinsischen Mortalitätsrate. Die Verbindung zwischen Zuwachs und Mortalität bildet Stressfaktoren ab. Mit jedem Jahr in Folge, in dem ein Baum gestresst ist, erhöht sich die Mortalität. Dichteabhängige Mortalität tritt in der hier verwendeten Version von LandClim ein, wenn die gesamte Biomasse in einer Zelle einen nutzerdefinierten Schwellenwert (üblicherweise 300 t/ha) erreicht. Die intrinsische Mortalität wirkt zusätzlich zur stress- und zur dichteabhängigen Mortalität und ergibt sich aus der Annahme, dass ein Baum mit einer Wahrscheinlichkeit von einem Prozent ein artspezifisches Maximalalter erreicht. Mit dieser Annahme werden alle weiteren Faktoren, die die Mortalität beeinflussen, approximiert.

Die Samenverfügbarkeit und die Umweltbedingungen bestimmen das Aufkommen neuer Verjüngung. Ähnlich wie bei der Modellierung des Zuwachses werden verschiedene Faktoren berücksichtigt. Hier sind es die Lichtverfügbarkeit am Waldboden, die mit dem Beer-Lambert-Gesetz modelliert wird und die Konkurrenzsituation widerspiegelt (Thrippleton et al 2016), die Temperatur im kältesten Monat, die Tagesgradsumme, die Trockenheit, der Verbiss und die baumartenspezifischen Toleranzen gegenüber diesen Faktoren. Die anhand dieser

Faktoren ermittelte potenzielle Verjüngungsfähigkeit bestimmt für jede Baumart, ob eine neue Verjüngungskohorte entsteht und wie hoch deren Biomasse und Stammzahl ist.

Dynamik auf der Ebene der Landschaft

Auf der Ebene der Landschaft erfolgt die Modellierung der Samenausbreitung, der Bewirtschaftung sowie der Störungen Windwurf, Verbiss, Waldbrand und Borkenkäfer (Abbildung 3). Die Wahrscheinlichkeit für Samenausbreitung von einer Zelle zur anderen nimmt mit zunehmender Distanz zwischen den Zellen mit einer baumartenspezifischen Rate exponentiell ab. Die Rate wurde dabei aufgrund der Samenmorphologie und des Verbreitungsvektors bestimmt. Die sogenannte effektive Ausbreitungsdistanz (d.h. die Distanz, die nur von 5% der Samen überschritten wird) wurde zum Beispiel für die Arve (*Pinus cembra*) mit 30 m und für die Aspe (*Populus tremula*) mit 240 m parametrisiert (Schumacher 2004).

Für das Bewirtschaftungsmodell wird die Landschaft in Bewirtschaftungseinheiten und jede Bewirtschaftungseinheit wiederum in Bestände unterteilt. Für jede Bewirtschaftungseinheit kann ein spezifisches Bewirtschaftungssystem mit einer beliebigen Anzahl von Eingriffen definiert werden. Die Eingriffszeitpunkte können über den dominanten BHD eines Bestandes gesteuert, und die Entnahme prozente können für spezifische BHD-Bereiche und Baumarten eingestellt werden. So können zum Beispiel Pflegeeingriffe zur Mischungsregulierung oder zu Durchforstungen und Endnutzungen ab einem

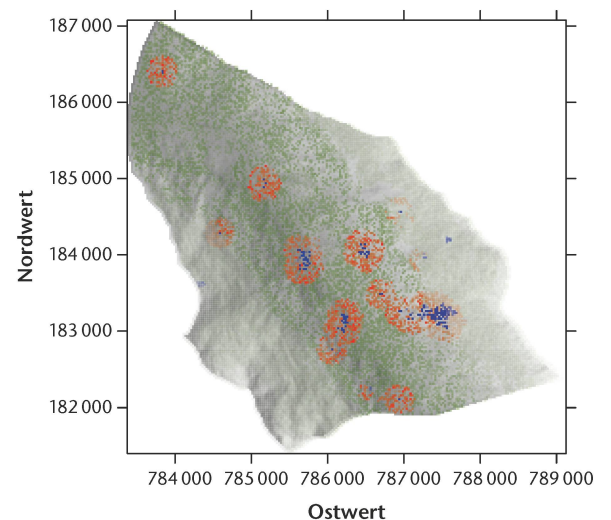


Abb 3 Einfluss von Windwurf auf Borkenkäferbefall in LandClim für die Fallstudie Dischmatal unter dem A1B-Klimaszenario. In den blau eingefärbten Zellen wurden Fichten von zufällig simuliertem Sturm geworfen, was das Risiko für Käferbefall (rot eingefärbte Zellen) in den umliegenden Zellen markant erhöhte. Im Hintergrund ist das Höhenmodell (in Graustufen) und die simulierte Fichtenbiomasse (grün eingefärbte Zellen) dargestellt.

festgelegten Zieldurchmesser definiert werden (Temperli et al 2012). Eine weitere Möglichkeit besteht in der Festlegung eines Hiebsatzes, der dann in jedem Jahrzehnt in nach Biomasse priorisierten Beständen geerntet wird.

Die Simulation von Windwurf wird mittels Angaben zur Windwurffläche und zur Windwurfrequenz definiert. Soweit verfügbar werden empirische Daten verwendet, um die Waldentwicklung unter dem historischen Windwurfregime zu simulieren. Mit Szenarioannahmen können Auswirkungen eines veränderten Windwurfregimes (z.B. unter Klimawandel) untersucht werden. Das Mortalitätsrisiko eines Baumes auf einer Windwurffläche wird durch einen baumartenspezifischen Toleranzparameter (z.B. Traubeneiche [*Quercus petraea*] > Buche [*Fagus sylvatica*] > Fichte) bestimmt. Es nimmt ausserdem mit dem Baumdurchmesser (der eng mit der Baumhöhe korreliert ist) zu (Schuler et al 2019).

Schäden durch Verbiss von Wild- und Hausduftieren beeinflussen neben den klimatischen und edaphischen Faktoren die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Verjüngung. Je stärker der Verbiss und je geringer die Toleranz auf Verbiss sind, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit einer Baumart, sich zu verjüngen. Simulationen unter Verbißszenarien trugen zum Beispiel zur Erklärung der Tannenverbreitung während des Holozäns (Henne et al 2013) und der Baumartendiversität in zentraleuropäischen Gebirgswäldern bei (Schuler et al 2019).

Die Wahrscheinlichkeit, dass sich ein Feuer in einer Zelle entzündet und sich in eine benachbarte Zelle ausbreitet, ist eine Funktion der Trockenheit und der Biomasse des brennbaren Totholzes. Ob ein Baum durch Feuer stirbt, wird durch die Rindendicke und den Anteil der Baumkrone bestimmt, der durch das simulierte Feuer als Funktion der Trockenheit, der Totholzbiomasse und der Baumhöhe beschädigt worden ist. Die Modelle zur feuerbedingten Mortalität stammen ursprünglich aus den westlichen USA (Schumacher et al 2006) und wurden für die Baumarten und Umweltbedingungen in den Schweizer Alpen angepasst. Die Anwendung des Feuermoduls zeigte, dass Waldbrand für die zukünftige Vegetationsentwicklung ebenso wichtig sein kann wie der direkte Einfluss des Klimawandels (Schumacher & Bugmann 2006).

Die Anfälligkeit des Waldes gegenüber Borkenkäferbefall und die klimagesteuerte Dynamik der Käferpopulation bestimmen in LandClim das Ausmass sowie die Intensität von Störungen durch Borkenkäfer. Der Beurteilung der Anfälligkeit auf Käferschäden in LandClim liegen empirische und expertenbasierte Zusammenhänge zwischen Befallsrisiko und Umwelt- und Bestandesvariablen zugrunde (Netherer & Nopp-Mayr 2005). Der Grundflächenanteil, das Alter der dominanten Fichten, der trockenheitsbedingte Stress der Fichten sowie die Biomasse von

frischem Fichtensturmholz bestimmen die Käferanfälligkeit einer Zelle. Der Klimaeinfluss auf die Entwicklung der Käferpopulation wird mit einem nicht linearen Phänologiemodell erfasst, das die Tagesgradsumme mit der potenziell möglichen Anzahl Käfergenerationen in Beziehung bringt (Baier et al 2007). In den befallenen Zellen wird die käferbedingte Fichtenmortalität durch den Trockenstress, das Alter der Fichten sowie die Anzahl möglicher Käfergenerationen bestimmt (Temperli et al 2013a, Temperli et al 2015). Das Borkenkäfermodul wurde für den Buchdrucker (*Ips typographus*) aufgrund von Daten aus Österreich und dem Bayerischen Wald (Temperli et al 2013a) und für den nordamerikanischen Fichtenborkenkäfer (*Dendroctonus rufipennis*) parametrisiert (Temperli et al 2015).

Modellanwendung

Für die Fallstudie im Dischmatal zur Untersuchung der Klimawandeleffekte auf die Wechselwirkungen zwischen Windwurf und Störungen durch Borkenkäfer in subalpinen Fichtenwäldern wurden die Simulationen mittels einer Spin-up-Phase initialisiert. Hierfür wurde eine vereinfachte Schutzwaldbewirtschaftung mittels kleinflächiger (zellenweiser) Verjüngungseinleitung implementiert. Es wurden Simulationen mit und ohne Borkenkäfer, unter historischem Klima (1950–2000) und unter Klimawandel (eher extremes A1B-Szenario mit einem Anstieg der Jahresmitteltemperatur um 4.6 °C und einer Reduktion des Jahresniederschlags um 10%) und mit für die Schweiz durchschnittlichem und verdoppeltem Windwurf (Biomasse der von Stürmen gefällten Fichten) gerechnet. Die Simulationszeit betrug 200 Jahre, wobei für die ersten 100 Jahre Szenariodaten für die Jahre 2000 bis 2100 verwendet wurden, während für die folgenden 100 Jahre angenommen werden musste, dass sich das Klima auf dem Niveau der Jahre 2080–2100 stabilisiert. Letzteres ist wenig realistisch, aber es gibt keine Klimasimulationen für die Schweiz, die sich über das Jahr 2100 hinaus erstrecken.

Ein Vergleich der Simulationen mit und ohne Borkenkäfer zeigte, dass bis zum Ende der Simulationen im Jahr 2200 unter historischem Klima mit Borkenkäfer eine lediglich 4% geringere Fichtenbiomasse resultierte, während Käferbefall unter dem Klimawandelszenario die Fichtenbiomasse um 25% verringerte (Abbildung 4a). Dies bedeutet, dass für den Rückgang der Fichte die Wechselwirkung (Synergie) zwischen Klimawandel und Borkenkäfern verantwortlich ist und nicht einfach die Summe der Klimawandel- und Käfereffekte. Die höheren Temperaturen führten ausserdem zu günstigeren Wuchsbedingungen für die Buche und andere Baumarten, die bis zum Ende des simulierten Zeitraums stark

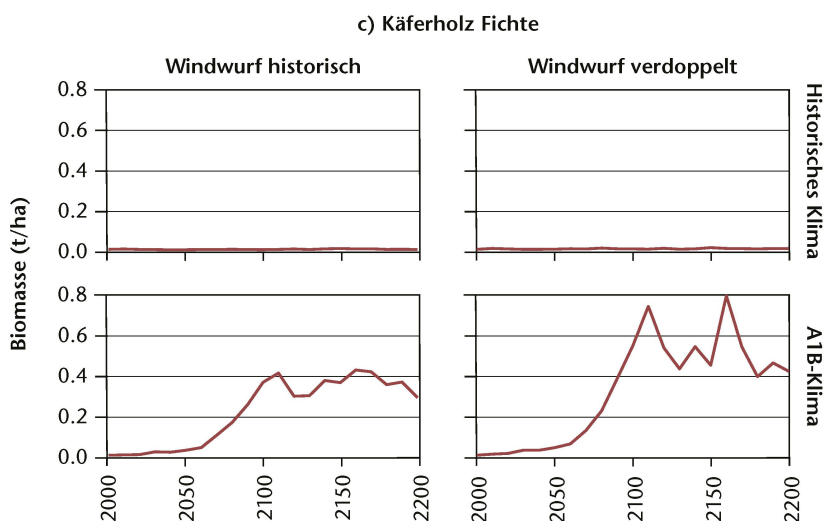
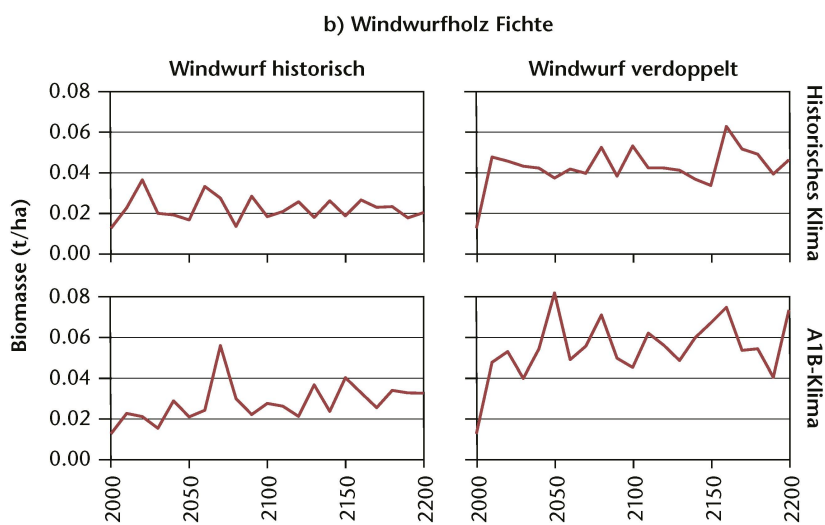
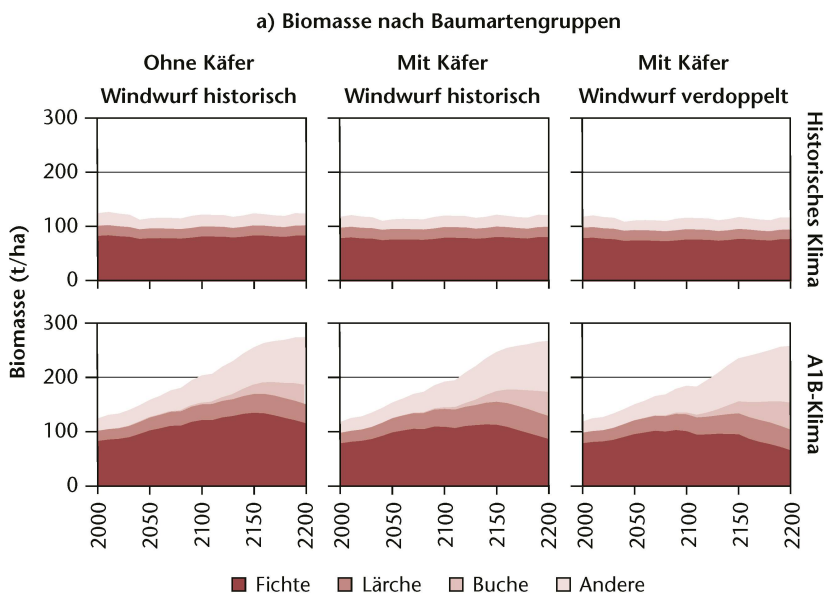


Abb 4 LandClim-Simulationsresultate für das Dischmatal bei Davos, jeweils unter dem historischen Klima sowie einem A1B-Klimawandelszenario. a) Biomasseentwicklung nach Baumartengruppen ohne Borkenkäfer und unter historischem Windwurfregime (links) sowie mit Käfer unter historischem (Mitte) und verdoppeltem Windwurfregime (rechts). b) Entwicklung der durch Wind geworfenen und c) der durch Borkenkäfer abgestorbenen Fichtenbiomasse in Simulationen mit Borkenkäfer sowie mit historischem und verdoppeltem Windwurfregime für die Jahre 2000–2200.

zulegen konnten (Abbildung 4a). Dies führte langfristig zu einer geringeren Anfälligkeit des Waldes gegenüber Borkenkäferbefall, sodass die Borkenkäferschäden bis zum Ende der Simulationen wieder abnahmen. Unter dem historischen Klima hatte die Verdopplung des Fichtensturmholzes keinen merklichen Einfluss auf die Käfer, da im Dischmatal die Temperaturen zu tief sind, um zu grösseren Borkenkäferkalamitäten bei vermehrt vorhandenem Brutmaterial zu führen. Unter den höheren Temperaturen des Klimawandelszenarios verstärkte das Mehr an Sturmholz die Käferschäden im Zeitraum 2100–2200 hingegen um 46% (Abbildungen 4b und 4c), das heisst, dass hier wiederum synergistische Effekte wirkten.

Diskussion

Anwendungen von LandClim

Die Resultate für das Dischmatal zeigen das Zusammenspiel von direkten (Temperatur und Niederschlag) und indirekten (klimasensitive Störungen) Auswirkungen des Klimawandels auf die Waldentwicklung. Eine Reihe weiterer LandClim-Studien untersuchte solche Wechselwirkungen. Beispielsweise fanden Schumacher & Bugmann (2006), dass Waldbrand ähnlich starke Auswirkungen auf die Waldentwicklung hat wie der direkte Einfluss des Klimawandels, und zwar auch in Gebieten, die heute nur wenig brandgefährdet sind. Eine andere Studie quantifizierte die relativen Effekte von Windwurf und Wildverbiss auf die Baumartenvielfalt (Schuler et al 2019). Bewirtschaftungseffekte unter Klimawandelszenarien wurden im Schwarzwald (Temperli et al 2012) und im Saastal (Briner et al 2013, Elkin et al 2015) analysiert. Diese Fallstudien kamen zum Schluss, dass klimaadaptive Bewirtschaftungsmassnahmen, zum Beispiel die Förderung von trockenheitstoleranteren Baumarten wie die Douglasie im Schwarzwald oder stärkere Durchforstungen zur Minderung der Evapotranspiration im Saastal mindestens für die nächsten Jahrzehnte zum Erhalt der Waldleistungen beitragen können. Solche Modellanwendungen illustrieren die Stärke von WLM. Diese können für unterschiedliche Klimaszenarien, Bewirtschaftungsgeschichten und -massnahmen sowie Umweltbedingungen die relative Bedeutung der Treiber der Waldentwicklung auf der Landschaftsebene aufzeigen. Ohne Beizug von Modellen wären solche Analysen weitgehend spekulativ, wenn nicht sogar gänzlich unmöglich.

Wegen dieser Stärke wurde LandClim auch in mehreren paläoökologischen Anwendungen in den Alpen, im Mittelmeerraum und im Nordwesten der USA genutzt. Mit den Simulationen konnten jene Faktoren ermittelt werden, die die Vegetationsentwicklung nach der letzten Eiszeit bestimmten (siehe

Schwörer et al 2019). Unter anderem konnte gezeigt werden, dass die realisierte ökologische Nische der Tanne unter dem Druck von Brandrodungen nach etwa dem Jahr 5000 vor unserer Zeitrechnung schrumpfte (Schwörer et al 2014) und die Tanne unter Klimawandelbedingungen potenziell auch nördlich der Alpen bestandesbildend sein könnte, sofern die Häufigkeit und die Intensität von Verbiss und Waldbränden gering sind (Henne et al 2015, Henne et al 2013). Untersuchungen zur Rolle der Schneeschmelze im Olympic National Park in Washington (USA) wiesen auf drastische Veränderungen in der Baumartenzusammensetzung bis hin zur Verstepung hin, falls sich mit dem Klimawandel der Aufbau der Schneedecke im Winter und damit die Schmelzwasserverfügbarkeit im Sommer verringert (Schwörer et al 2016). Eine Studie in Neuseeland konnte die Waldsukzession nach dem Taupa-Vulkanausbruch vor etwa 1800 Jahren mit Konkurrenz- und Temperatureinflüssen erklären (Thrippleton et al 2014). Diese und auch die weiter oben genannten Anwendungen bieten einen Überblick über das grosse thematische und geografische Spektrum der LandClim-Anwendungen.

Vorteile und Grenzen des Modells

Ein breiter Anwendungsbereich des Modells war eines der zentralen Ziele bei der Konzipierung von LandClim. Dieses Ziel wurde erreicht, indem zur Beschreibung der einzelnen Prozesse Funktionen verwendet wurden, die über grosse Umweltgradienten gültig sind. Diese Betonung der Allgemeingültigkeit wird aber mit einer geringeren Genauigkeit auf lokaler Ebene und für kurze (<20 Jahre) Zeiträume erkauft. Zum Beispiel kann mit LandClim der Biomassezuwachs einer Fichte im Dischmatal für die nächsten zehn Jahre nur ungenau simuliert werden; ein empirisches Wachstumsmodell, das mit Daten kalibriert wurde (siehe z.B. Zell et al 2020, dieses Heft) wäre hier weitaus überlegen. Dafür kann mit LandClim mit grosser Wahrscheinlichkeit das Wachstum einer Fichte im Mittelland besser vorhergesagt werden als ein empirisches Modell, das lediglich mit Daten aus dem Dischmatal kalibriert worden ist. Ähnlich verhält es sich mit der Verjüngung, der Mortalität, der Bewirtschaftung und anderen Teilmodellen in LandClim: Ihre allgemeingültige Konzeption macht LandClim eher ungeeignet, um für ein spezifisches Gebiet Vorrat, Holzerntemengen oder Zuwächse zu prognostizieren. Das können empirische, inventurbasierte Modelle sehr wahrscheinlich besser, auch wenn bis jetzt noch nicht für alle Prozesse (z.B. Wachstum, Mortalität und Verjüngung) theoretische Modelle (wie in LandClim oder ForClim) und empirische Modelle verglichen worden sind (siehe Thrippleton et al 2019 für einen Vergleich von empirischen und theoretischen Mortalitätsmodellen in ForClim).

Ein weiterer Nachteil von LandClim und klimasensitiven WLM im Allgemeinen ist, dass ihre Ergebnisse nur sehr schwer anhand von unabhängigen Daten überprüft werden können. Die einzelnen Teile oder Prozesse von LandClim wurden zwar mit unabhängigen Daten überprüft, zum Beispiel Waldsukzession und Bestandesdynamik (Schumacher 2004), Waldbrand (Schumacher et al 2006), Borkenkäfer (Temperli et al 2015, Temperli et al 2013a), Verjüngung und Bodenvegetation (Thrippleton et al 2016). Jedoch ist es nicht möglich, dem Zusammenspiel dieser Prozesse Beobachtungen gegenüberzustellen, da es kaum räumlich explizite Daten zur Entwicklung ganzer Landschaften gibt. Solche Daten wären aber nötig, um die simulierte Landschaftsdynamik abzugleichen. Ausserdem verunmöglichen historische Bewirtschaftungs- und Störungseffekte, die bis heute nachwirken, sowie Zufallskomponenten in LandClim (z.B. Wind und Feuer) die exakte Reproduktion einer heute beobachteten Landschaft mit all ihren Attributen. Rekonstruktionen der Vegetationszusammensetzung anhand von Pollen aus Seesedimenten integrieren die Einflussfaktoren der Vegetationsentwicklung über die Landschaft um den See für Zeiträume von mehreren tausend Jahren. Zusammen mit Klimarekonstruktionen können solche Daten verwendet werden, um simulierte Vegetationsentwicklungen in Abhängigkeit von historischen Klimaschwankungen zu verifizieren. Allerdings funktioniert das nur aggregiert über die Landschaft und nicht in einer räumlich expliziten Weise. In jüngster Zeit entwickelte Fernerkundungsmethoden und -produkte (siehe z.B. Rüetschi et al 2019 und Forzieri et al 2020) können in Zukunft die Grundlagen liefern für genauere Simulationen auch von räumlichen Aspekten wie Form und Grössenverteilung von Windwurfflächen.

Bewirtschaftungsplanung

Zukünftige Anwendungen von LandClim im Bereich der langfristigen und strategischen Bewirtschaftungsplanung könnten von einer besseren Repräsentation von Störungsereignissen profitieren. LandClim-Simulationen können aber bereits schon jetzt verwendet werden, um zu beurteilen, welche Bewirtschaftungsszenarien zu möglichst geringen Zielkonflikten zwischen geforderten Waldeleistungen führen oder mit welchen Bewirtschaftungsszenarien die heutigen Waldeleistungen im Klimawandel bestmöglich erhalten werden (Albrich et al 2018). Für Landschaften von bis zu ca. 100 km² Grösse und in Anbetracht der Möglichkeit, im Modell spezifische Bewirtschaftungssysteme für einzelne Waldabteilungen und Bestände zu definieren, eignet sich LandClim grundsätzlich für die strategische Waldplanung auf der Ebene grosser Forstbetriebe. Idealerweise würden solche Anwendungen im Rahmen einer Zusammenarbeit zwischen Betrieb und For-

schung stattfinden, da so die Relevanz der Szenarien für den Betrieb, die Datengrundlage zur Modellinitialisierung und das Know-how zum Aufsetzen, Ausführen und Interpretieren der Simulationen gewährleistet wäre. Eine grafische Benutzeroberfläche und eine gut dokumentierte Fallstudie mit den Standardeinstellungen des Modells könnten helfen, LandClim für praxisnahe Anwendungen zugänglicher zu machen.

Schlussbemerkung

Die in LandClim implementierten Algorithmen, Funktionen und Parameter synthetisieren ein breites waldökologisches Wissen, was erlaubt, das Zusammenspiel der treibenden Faktoren der Waldentwicklung unter sich ändernden Umweltbedingungen besser zu verstehen. Weniger geeignet ist LandClim für präzise Vorhersagen von forstlichen Kennzahlen wie Vorrat und Zuwachs auf Bestandesebene. Die meisten Anwendungen analysieren langfristige (>100 Jahre) Szenarien und liefern so Antworten auf «Was wäre wenn?»-Fragen. Daraus können neue Erkenntnisse zum betrachteten System gewonnen und allgemeine Bewirtschaftungsempfehlungen abgeleitet werden. ■

Eingereicht: 3. Oktober 2019, akzeptiert (mit Review): 19. März 2020

Literatur

- ALBRICH K, RAMMER W, THOM D, SEIDL R (2018) Trade-offs between temporal stability and level of forest ecosystem services provisioning under climate change. *Ecol Appl* 28: 1884–1896.
- BAIER P, PENNERSTORFER J, SCHOPF A (2007) PHENIPS – a comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *For Ecol Manage* 249: 171–186.
- BRINER S, ELKIN C, HUBER R (2013) Evaluating the relative impact of climate and economic changes on forest and agricultural ecosystem services in mountain regions. *J Environ Manage* 129: 414–422.
- BUGMANN H, HUBER N (2020) Entwicklung von Mischbeständen mit komplexer Struktur im Klimawandel. *Schweiz Z Forstwes* 171: 133–141. doi: 10.3188/szf.2020.0133
- ELKIN C, GIUGGIOLA A, RIGLING A, BUGMANN H (2015) Short- and long-term efficacy of forest thinning to mitigate drought impacts in mountain forests in the European Alps. *Ecol Appl* 25: 1083–1098.
- ELKIN C, GUTIÉRREZ AG, LEUZINGER S, MANUSCH C, TEMPERLI C ET AL (2013) A 2 °C warmer world is not safe for ecosystem services in the European Alps. *Glob Chang Biol* 19: 1827–1840.
- FORZIERI G, PECCHI M, GIRARDELLO M, MAURI A, KLAUS M ET AL (2020) A spatially-explicit database of wind disturbances in European forests over the period 2000–2018. *Earth Syst Sci Data* 12: 257–276.
- HENNE PD, ELKIN C, COLOMBAROLI D, SAMARTIN S, BUGMANN H ET AL (2013) Impacts of changing climate and land use on vegetation dynamics in a Mediterranean ecosystem: insights from paleoecology and dynamic modeling. *Landsc Ecol* 28: 819–833.

- HENNE PD, ELKIN C, FRANKE J, COLOMBAROLI D, CALÒ C ET AL (2015) Reviving extinct Mediterranean forest communities may improve ecosystem potential in a warmer future. *Front Ecol Environ* 13: 356–362.
- LEVINS R (1966) Strategy of model building in population biology. *Am Sci* 54: 421–431.
- MLADENOFF DJ, HE HS (1999) Design and behavior of LANDIS, an object-orientated model of forest landscape disturbance and succession. In: Mladenoff DJ, Baker WL, editors. *Advances in spatial modeling of forest landscape change: approaches and applications*. Cambridge: Cambridge Univ Press. pp. 125–162.
- NETHERER S, NOPP-MAYR U (2005) Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management – rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *For Ecol Manage* 207: 99–107.
- RÜETSCHI M, SMALL D, WASER LT (2019) Rapid detection of windthrows using Sentinel-1 C-Band SAR Data. *Remote Sens* 11: 115.
- SCHULER LJ, BUGMANN H, PETTER G, SNELL RS (2019) How multiple and interacting disturbances shape tree diversity in European mountain landscapes. *Landsc Ecol* 34: 1279–1294.
- SCHULER LJ, BUGMANN H, SNELL RS (2017) From monocultures to mixed-species forests: is tree diversity key for providing ecosystem services at the landscape scale? *Landsc Ecol* 32: 1499–1516.
- SCHUMACHER S (2004) The role of large-scale disturbances and climate for the dynamics of forested landscapes in the European Alps. Zürich: Swiss Federal Institute of Technology ETH, Zürich. Dissertation 15573. 149 p.
- SCHUMACHER S, BUGMANN H (2006) The relative importance of climatic effects, wildfires and management for future forest landscape dynamics in the Swiss Alps. *Glob Chang Biol* 12: 1435–1450.
- SCHUMACHER S, REINEKING B, SIBOLD J, BUGMANN H (2006) Modeling the impact of climate and vegetation on fire regimes in mountain landscapes. *Landsc Ecol* 21: 539–554.
- SCHWÖRER C, HENNE PD, TINNER W (2014) A model-data comparison of Holocene timberline changes in the Swiss Alps reveals past and future drivers of mountain forest dynamics. *Glob Chang Biol* 20: 1512–1526.
- SCHWÖRER C, FISHER DM, GAVIN DG, TEMPERLI C, BARTLEIN PJ (2016) Modeling postglacial vegetation dynamics of temperate forests on the Olympic Peninsula (WA, USA) with special regard to snowpack. *Clim Change* 137: 379–394.
- SCHWÖRER C, AMMANN B, CONEDERA M, TINNER W (2019) Wälder in der Zeitmaschine – Möglichkeiten und Grenzen der Paläoökologie. *Schweiz Z Forstwes* 170: 117–124. doi: 10.3188/szf.2019.0117
- SHIFLEY SR, HE HS, LISCHKE H, WANG WJ, JIN W ET AL (2017) The past and future of modeling forest dynamics: from growth and yield curves to forest landscape models. *Landsc Ecol* 32: 1307–1325.
- SNELL RS, PERINGER A, BUGMANN H (2017) Integrating models across temporal and spatial scales to simulate landscape patterns and dynamics in mountain pasture-woodlands. *Landsc Ecol* 32: 1079–1096.
- TEMPERLI C, BUGMANN H, ELKIN C (2012) Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. *Ecol Appl* 22: 2065–2077.
- TEMPERLI C, BUGMANN H, ELKIN C (2013A) Cross-scale interactions among bark beetles, climate change, and wind disturbances: a landscape modeling approach. *Ecol Monogr* 83: 383–402.
- TEMPERLI C, ZELL J, BUGMANN H, ELKIN C (2013B) Sensitivity of ecosystem goods and services projections of a forest landscape model to initialization data. *Landsc Ecol* 28: 1337–1352.
- TEMPERLI C, VELEN TT, HART SJ, KULAKOWSKI D, TEPLEY AJ (2015) Interactions among spruce beetle disturbance, climate change and forest dynamics captured by a forest landscape model. *Ecosphere* 6 (11): art231.

- THRIPPLETON T, DOLOS K, PERRY GLW, GROENEVELD J, REINEKING B (2014) Simulating long-term vegetation dynamics using a forest landscape model: the post-Taupo succession on Mt Hauhungatahi, North Island, New Zealand. *N Z J Ecol* 38: 26–38.
- THRIPPLETON T, BUGMANN H, KRAMER-PRIEWASSER K, SNELL RS (2016) Herbaceous understorey: an overlooked player in forest landscape dynamics? *Ecosystems* 19: 1240–1254.
- THRIPPLETON T, BUGMANN H, FOLINI M, SNELL RS (2018) Overstorey–understorey interactions intensify after drought-induced forest die-off: long-term effects for forest structure and composition. *Ecosystems* 21: 723–739.
- THRIPPLETON T, HÜLSMANN L, CAILLERET M, BUGMANN H (2019) Projecting forest dynamics across Europe: potentials and pitfalls of empirical mortality algorithms. *Ecosystems* 23: 188–203.
- ZELL J, NITZSCHE J, STADELMANN G, THÜRIG E (2020) Swiss-StandSim: ein klimasensitives, einzelbaumbasiertes Waldwachstumsmodell. *Schweiz Z Forstwes* 171: 116–123. doi: 10.3188/szf.2020.0116

La dynamique des bostryches dans un contexte de changement climatique: l'importance de l'échelle du paysage

Le changement climatique affecte le développement forestier directement par le biais de la hausse des températures et la modification des régimes de précipitations, et indirectement par le biais des changements du régime de perturbations. Le bostryche typographe (*Ips typographus*) est un facteur clé du développement futur des forêts dominées par l'épicéa (*Picea abies*), mais les multiples interactions entre le peuplement forestier, le bostryche et la météo respectivement le climat sont difficiles à analyser. Pour quantifier ces influences, des modèles de paysage forestier tels que LandClim ont été développés. Ces modèles combinent généralement les processus de développement des forêts locales (croissance, mortalité, régénération) avec ceux qui se déroulent au niveau du paysage (dispersion des graines, gestion, perturbations). Cet article utilise l'exemple de LandClim pour montrer comment les modèles de paysage forestier sont structurés, et comment ils peuvent être appliqués à la modélisation du développement forestier futur à l'échelle du paysage. Nous avons pris la vallée de Dischma près de Davos (canton des Grisons) pour étudier la dynamique des perturbations par les bostryches typographes sous le climat passé, ainsi que sous un scénario de changement climatique et deux scénarios de chablis. Les simulations ont montré une augmentation marquée de la mortalité des épicéas due aux bostryches typographes sous le scénario de changement climatique et un effet amplifiant du chablis sur les dommages causés par les bostryches. Cet effet se produit sous le scénario de changement climatique mais pas dans le contexte du climat passé. Nous discutons de l'application générale de LandClim, qui va de la gestion adaptée au climat à l'écologie des perturbations et à la paléoécologie, ainsi que des inconvénients résultant de la structure générale du modèle. LandClim est approprié pour comprendre l'importance relative des effets du climat, des perturbations et de la gestion, mais il est moins apte à faire des prévisions précises sur l'approvisionnement en bois, le nombre de tiges ou le potentiel de récolte.

Bark beetle dynamics under climate change: the importance of the landscape scale

Climate change affects forest development directly through rising temperatures and changing precipitation patterns and indirectly through changes in the disturbance regime. Bark beetles are a key factor in the future development of forests dominated by spruce (*Picea abies*), but the manifold interactions between forest stand, bark beetles and weather and climate are difficult to analyse. To quantify these influences, forest landscape models such as LandClim have been developed. These models typically combine processes of local forest development (growth, mortality, regeneration) with those taking place at landscape level (seed dispersal, forest management, disturbances). This article uses the example of LandClim to show how forest landscape models are structured and how they can be applied to model future forest development at the landscape level. In a case study in the Dischma valley near Davos (canton of Grisons, Switzerland) we investigated the dynamics of disturbances by the European spruce bark beetle (*Ips typographus*) under past climate and under a climate change scenario with two windthrow scenarios. The simulations showed a marked increase in beetle-induced spruce mortality under climate change and an amplifying effect of windthrow on beetle damage, which only occurred under climate change but not under the past climate. We discuss the broad application of LandClim, which ranges from climate-adaptive management to disturbance ecology and palaeoecology, and the disadvantages resulting from the general model structure. LandClim is best suited to understand the relative importance of climate, disturbance and management effects, but less suited for precise predictions of timber supply, stem numbers or harvesting potential.