

Simulation der Baumartenmigration im Klimawandel

Heike Lischke Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, WSL (CH)*

Simulation der Baumartenmigration im Klimawandel

Der Klimawandel verändert die Lebensbedingungen von Bäumen. Verschlechtern sich für bestimmte Baumarten die Umweltbedingungen stark, bedeutet dies nicht unbedingt deren sofortiges lokales Aussterben. Oft können die Baumarten noch eine Weile überdauern, bevor sie wegen fehlender Verjüngung verschwinden. Neue, an die klimatischen Bedingungen angepasste Baumarten sind jedoch nicht immer schon an Ort und Stelle, um sich selbstständig und natürlich zu verjüngen. Das Waldlandschaftsmodell TreeMig beschreibt die Walddynamik im Raum: In Zellen eines regelmässigen Gitters wird die Änderung der Populationsdichte der verschiedenen Baumarten in den einzelnen Höhenklassen mit klimaabhängigen populationsdynamischen Prozessen formuliert. Ergänzt durch Samenproduktion, -transport, Samenbankdynamik und Entwicklung der Jungbäume, simuliert TreeMig so die Migration der Baumarten. Simulationen mit Klimaänderungsszenarien deuten darauf hin, dass die räumlich-zeitliche Walddynamik wegen der begrenzten Wandergeschwindigkeit der Bäume der klimawandelbedingten Veränderung der Standortbedingungen hinterherhinkt. Der Rückstand ist in Gebieten mit flachen Temperaturgradienten, zum Beispiel in der borealen Zone, ausgeprägt. In der Schweiz mit ihren steilen Temperaturgradienten ist er geringer. Es zeigt sich zudem, dass die Alpenpässe als Flaschenhals für die Ausbreitung von trockenheitsadaptierten submediterranen Arten wirken können.

Keywords: forest landscape model, TreeMig, tree species migration, climate change
doi: 10.3188/szf.2020.0151

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail heike.lischke@wsl.ch

Das sich ändernde Klima beeinflusst die Lebensbedingungen für Bäume und damit den Wald und seine Ökosystemleistungen. So ist zu erwarten, dass sich die potenziellen Verbreitungsgebiete von Baumarten zunehmend verschieben (Zimmermann et al 2016). Für viele Arten wird es am trockenen Rand der heutigen Verbreitung (d.h., wo sie durch Trockenheit limitiert sind) kritisch, am kalten Rand (d.h., wo sie durch tiefe Wintertemperaturen oder geringe Jahresgradsummen limitiert sind) dagegen besser. Doch Verschiebungen der Baumarten aufgrund des sich ändernden Klimas geschehen nicht unmittelbar. Baumarten können auch schlechte Umweltbedingungen noch eine Weile überdauern, bevor sie wegen ausbleibender Verjüngung ganz verschwinden. Ausserdem wirken sich lokale Interaktionen zwischen Bäumen stark auf die Etablierung, das Wachstum und die Mortalität und damit die mittel- und langfristige Walddynamik aus. So kann sich das Wachstum einer Population an neuen, für sie guten Standorten durch Konkurrenz verzögern. Zusätzlich müssen die Arten aber

überhaupt erst einmal dorthin gelangen. Natürlicherweise geschieht dies durch Migration (Wanderung), die von den Eigenschaften der Art, der Konkurrenz und den Umweltbedingungen abhängt. Samen werden von Mutterbäumen gebildet, wobei es umso mehr Samen gibt, je zahlreicher und fruchtbarer die Mutterbäume sind. Diese Samen kommen mehr oder weniger weit, je nachdem, ob sie in der Nähe des Mutterbaums herunterfallen oder durch den Wind oder Vögel transportiert werden. Dort, wo sie landen, können dann einige dieser Samen keimen. Gewisse Keimlinge überleben, und mehr oder weniger schnell (in etwa 5 bis 100 Jahren, je nach Art und Bedingungen) wachsen sie zu Mutterbäumen heran. Durch diese lange Generationszeit und die zum Teil nur kurze Verbreitungsstrecke ist die Migration verhältnismässig langsam, in der Grössenordnung von 10 bis 1000 m pro Jahr. Dies ist deutlich langsamer als die vorhergesagte Verschiebung des Klimas in Regionen mit flachem Temperaturgradienten, d.h., wo sich die Temperatur pro Strecke nur wenig ändert (Settele et al 2014).

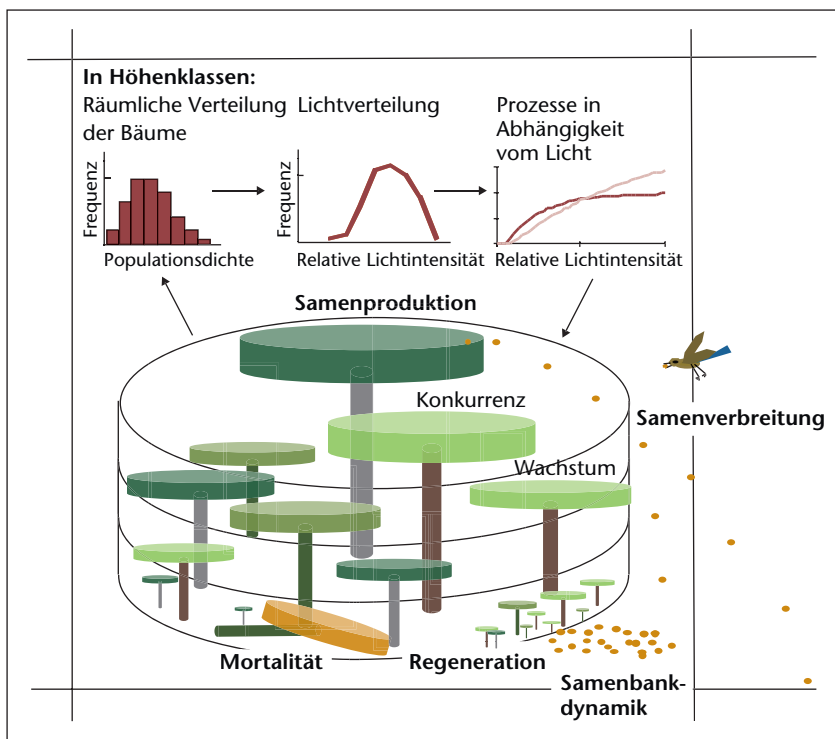


Abb 1 Arbeitsprinzip von TreeMig. Dargestellt sind eine Zelle in einem Gitter mit unterschiedlichen Umweltbedingungen sowie der Samentransport zwischen den Zellen.

Wie wirkt sich nun die Migration auf die zukünftige Walddynamik und die Verschiebung von Biomgrenzen aus? Wie wird sie durch andere Faktoren wie konkurrierende Arten, Störungen und natürliche oder anthropogene Hindernisse beeinflusst? Werden die Baumarten mit der Verschiebung ihrer potenziellen Verbreitungsgebiete durch den Klimawandel mithalten können?

Unter anderem für solche Fragestellungen wurden Waldlandschaftsmodelle entwickelt (He et al 2017, Shifley et al 2017), die in Zellen eines regelmäßigen Gitters jeweils die Walddynamik simulieren sowie räumliche Störungen und insbesondere den Samenaustausch zwischen den Zellen berücksichtigen. Allerdings nimmt mit steigender Anzahl

Gitterzellen der Rechenaufwand überproportional zu. In Simulationsstudien werden deshalb oft entweder die Simulationsflächen klein gehalten (z.B. wenige Quadratkilometer) oder die Gitterzellen vergrößert (z.B. von 25 m auf 1 km Seitenlänge). Zusätzlich werden die Modelle möglichst einfach gehalten.

TreeMig

Das Modell TreeMig (Lischke & Löffler 2006, Lischke et al 2006) ist ein solches Waldlandschaftsmodell. Es wurde für Anwendungen in einzelnen Einzugsgebieten (Landschaft) bis hin zu ganzen Kontinenten und für Zeiträume von einigen Dekaden bis hin zu Jahrtausenden entwickelt. TreeMig arbeitet mit Gitterzellen von einer Seitenlänge von wahlweise 100 bis 1000 m und einem Zeitschritt von einem Jahr (Abbildung 1, Kasten 1).

Die meisten Prozesse und Umweltabhängigkeiten von TreeMig sowie deren Parameterwerte gehen auf das Modell ForClim zurück (siehe Bugmann & Huber 2020, dieses Heft). Eingangsdaten sind tägliche oder monatliche Temperatur- und Niederschlagsdaten für jede Gitterzelle, die zu den jährlichen bioklimatischen Variablen Jahresgradsumme, minimale Wintertemperatur und einem Indikator für Trockenstress aggregiert werden. Der Trockenstress wird mit einem einfachen Modell für die Wasserbilanz berechnet, in das auch die Wasserspeicherkapazität der Zelle als eine der sensitivsten Umweltgrößen eingeht.

Wie ForClim basiert TreeMig auf den populationsdynamischen Prozessen Mortalität und Regeneration sowie auf der Konkurrenz um Licht, wobei das Licht durch die Baumhöhe und damit durch das ebenfalls modellierte Wachstum beeinflusst wird. Alle Prozesse sind semiempirisch, umweltabhängig und artspezifisch formuliert.

$$k_s(i, z) = \frac{(1-\kappa)}{\alpha_{s,1} \times h_i} \exp\left(-\frac{z}{\alpha_{s,1} \times h_i}\right) + \frac{\kappa}{\alpha_{s,2} \times h_i} \exp\left(-\frac{z}{\alpha_{s,2} \times h_i}\right)$$

$$N_{s,i,x,y,t+1} = N_{s,i,x,y,t} - \bar{\mu}_{s,i,x,y,t} \times N_{s,i,x,y,t} - \frac{\bar{\gamma}_{s,i-1,x,y,t}}{h_{i+1} - h_i} \times N_{s,i,x,y,t} + \begin{cases} \frac{\bar{\gamma}_{s,i-1,x,y,t}}{h_{i+1} - h_i} & i = 1, \dots, 15 \\ S_{b,s,x,y,t} \times \text{germ}_s & i = 0 \end{cases}$$

Zustandsvariablen	Demografische Prozesse	Indizes
N Populationsdichte der Bäume (#/m ²)	(abhängig von Bioklima und Licht, werden über alle Lichtklassen gemittelt)	s Art
SB Populationsdichte der Samen in Samenbank	μ Mortalität	i Höhenklasse (0–15)
Variablen	germ Keimung	x,y Koordinaten der Gitterzelle
t Zeit	γ Wachstum	l Lichtklasse (1–10, von ganz dunkel bis volles Licht)
z Distanz vom Mutterbaum		Parameter
k Verbreitungsfunktion («dispersal kernel»)		h_i Höhe der i-ten Klasse
		$\alpha_{s,1}, \alpha_{s,2}$ Mittlere Verbreitungsdistanz, Steilheit der Verbreitungsfunktion
		κ Anteil des Ferntransports

Kasten 1 Zentrale Gleichung und Verbreitungsfunktion («dispersal kernel») von TreeMig.

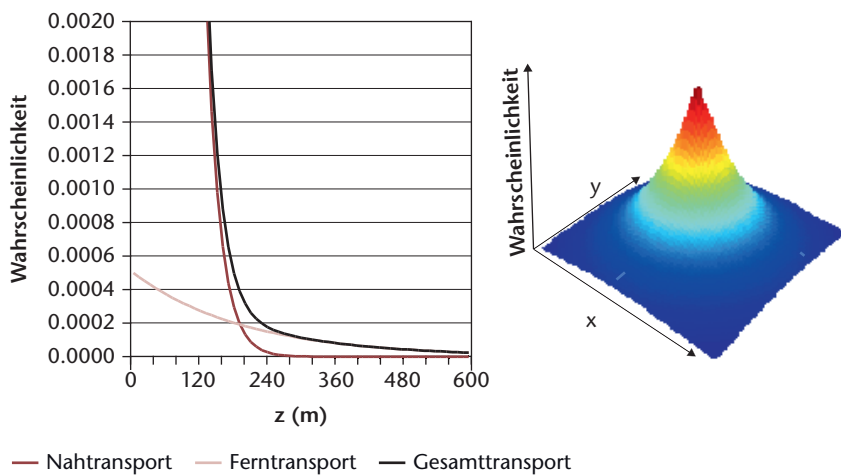


Abb 2 Verbreitungsfunktion («dispersal kernel»), d.h. die Wahrscheinlichkeit für einen Samen, im Abstand z vom Mutterbaum (0) zu landen. Links: 1-D-Darstellung, rechts: 2-D-Darstellung mit Position des Mutterbaums im Zentrum.

Ein zentraler Unterschied zu ForClim ist, dass nicht individuelle Bäume in vielen kleinen Teilflächen des Bestandes («patches») zufällig simuliert werden, sondern die Populationsdichte N jeder Art s in der gesamten Gitterzelle x,y (Kasten 1). Diese Populationsdichte wird weiter aufgeteilt in Baumhöhenklassen von etwa 4 m, wobei die unterste Klasse von 0 bis 1.37 m reicht (Kreisscheiben in Abbildung 1). Die Variabilität innerhalb des Bestandes, die in ForClim durch die Zufallsprozesse in den kleinen Teilflächen entsteht, wird in TreeMig durch die Annahme erzeugt, dass die Bäume zufällig verteilt sind (verteilungsbasierter Ansatz). Daraus ergibt sich in jeder Höhenklasse eine bestimmte Verteilung der Lichtbedingungen und damit der demografischen Prozessraten.

Ein weiterer wichtiger Unterschied zu ForClim ist die Modellierung der Verjüngung. In TreeMig produzieren die Bäume Samen, sobald sie eine artspezifische minimale Höhe erreichen. Die Samen gelangen dann mit einer gewissen distanzabhängigen Wahrscheinlichkeit (Abbildung 2) in umliegende Zellen. Die verwendete Verbreitungsfunktion («dispersal kernel») besteht aus zwei übereinandergelagerten exponentiell abfallenden Funktionen, einer für den häufigen Nahtransport und einer für den sehr seltenen Ferntransport, zum Beispiel durch Vögel oder Föhnstürme. Parametrisiert wurden die Verbreitungsfunktionen für die Arten mit Literaturwerten. In den Landezellen sammeln sich die Samen an und bilden eine Samenbank, aus der sie bei guten Licht- und Temperaturbedingungen mit einer gewissen Rate keimen. Die jungen Bäume reagieren besonders empfindlich gegenüber Schatten, sonst werden sie wie die adulten Bäume behandelt.

Die Mortalität wird für alle Höhenklassen auf die gleiche Art berechnet. Sie setzt sich zusammen aus einem konstanten Anteil und zeitlich veränderlichen Anteilen, die vom Umweltstress und vom Wachstum abhängig sind. Anders als in ForClim

wird die Mortalität nur aufgrund der Bedingungen des jeweils simulierten Jahres berechnet. Weitere Störungen (z.B. Lawinen oder Holzschlag) können entweder als zufällige oder auch als räumlich und zeitlich explizite Einflüsse miteinbezogen werden.

Die Konkurrenz in einer Höhenklasse ergibt sich durch die Beschattung durch alle Bäume in den darüberliegenden Höhenklassen. Die umwelt- und grössenabhängige Höhenwachstumsrate bestimmt, welcher Anteil der Bäume einer Höhenklasse in einem Jahr in die nächsthöhere Höhenklasse einwächst. Biomasse, Brusthöhendurchmesser (BHD), Grundfläche, Blattfläche, Blattflächenindex (LAI) und Samenproduktion werden über fixe Allometrien aus der Baumhöhe berechnet. Für Zentraleuropa sind standardmässig 30 Baumarten parametrisiert, aber auch für andere Gebiete (mittlerer Westen der USA, Nordostchina, Sibirien) sind Parametrisierungen vorhanden.

Initialisiert werden die Simulationen entweder mit Samen aller Arten für einige Jahre zu Beginn oder durch einzulesende Baumanzahlen pro Art, Zelle und Höhenklasse. Sehr häufig wird das Modell mit Samen aller Arten initialisiert und dann über mehrere Jahrhunderte (in einer Spin-up-Phase) ins Gleichgewicht laufen gelassen. Ausgegeben werden wahlweise pro Zeitpunkt, Zelle und Baumart die Zustandsvariablen Stammzahl und Samen oder abgeleitete Variablen wie Biomasse, LAI oder Grundfläche, entweder pro Höhenklasse oder summiert über alle Höhen.

Bedeutung der Baumartenmigration

... in der Vergangenheit in der Schweiz

Mit TreeMig untersuchten wir die potenzielle Baumausbreitung über grosse Entfernungen und lange Zeiträume. In einer Studie simulierten wir die Baumartenwanderungen im Wallis während des Holozäns, 14000 bis 6000 Jahre vor heute (Lischke 2004, 2005). Die frühesten Einwanderungszeiten und -orte wurden dabei mithilfe von Pollenfunden im südlichen Mittelland und südlich des Simplonpasses geschätzt, der Klimaverlauf wurde aus verschiedenen anderen paläoökologischen Daten rekonstruiert. Die Simulationen zeigten eine lebhaftere Dynamik in der Artenzusammensetzung mit zwischenzeitlich sehr grossem Artenreichtum dort, wo unterschiedliche Einwanderungswellen aufeinandertrafen. Ausserdem liessen wir das Modell mit verschiedenen konstanten Klimaverhältnissen aus der Klimarekonstruktion ins Gleichgewicht laufen, was den häufig genutzten Baumartenpotenzialen (z.B. Zimmermann et al 2016) entspricht. Im Vergleich mit diesen Gleichgewichtssimulationen ergab sich, dass über solch lange Zeiträume die Migration und die Wechselwirkungen zwischen den Arten für die Dynamik entscheidend sind.

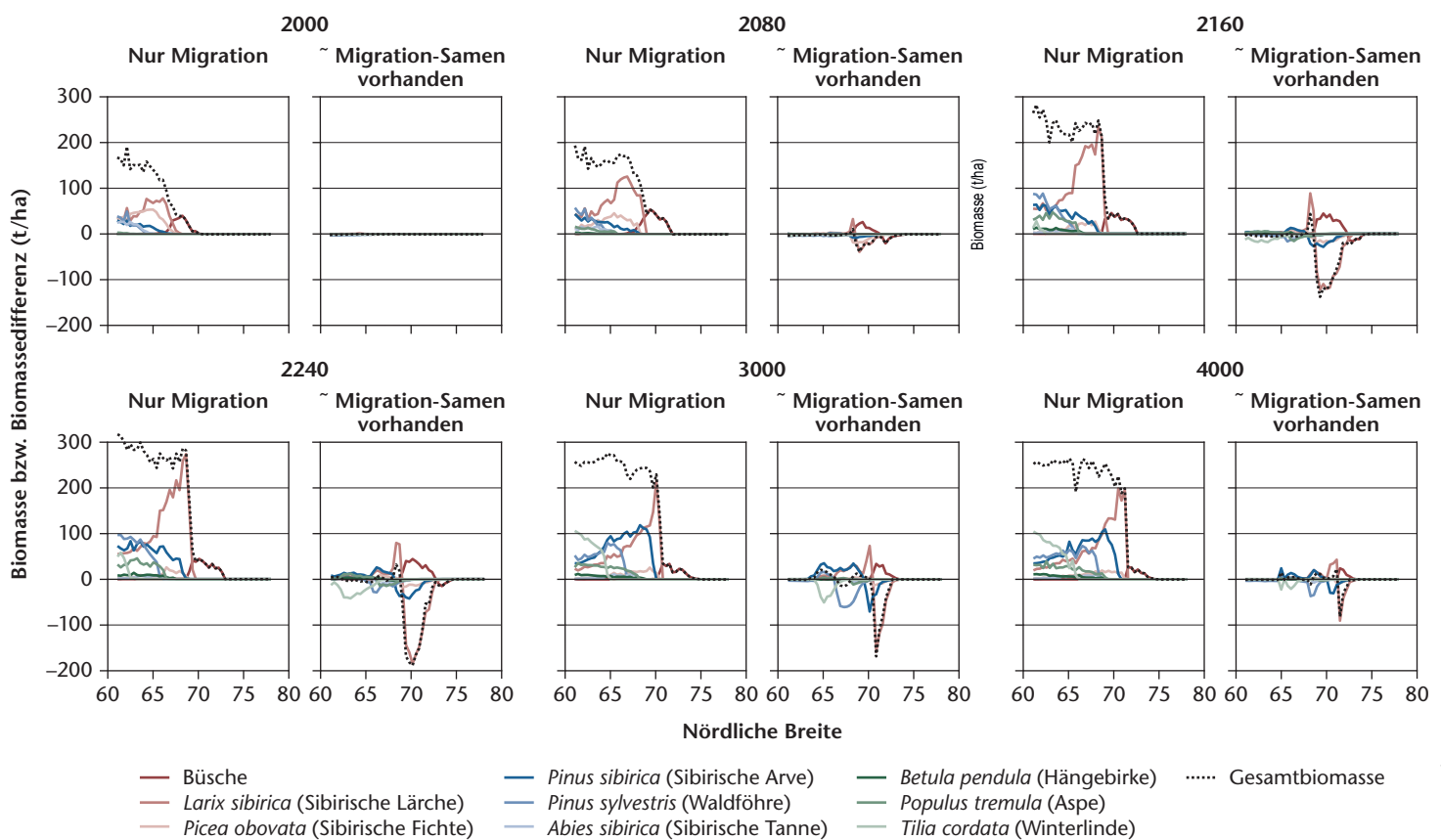


Abb 3 Wanderungsrückstand («migrational lag»): Simulation der Baumartenausbreitung entlang eines Transektes von 60° bis 78° nördlicher Breite in Sibirien unter einem Temperaturanstieg von 7 °C im Winter und 3.5 °C im Sommer. Dargestellt sind ausgewählte Jahre der Simulation mit jeweils links den Biomassen für die Simulation «Nur Migration» und rechts den Biomassedifferenzen zwischen den Simulationen «Nur Migration» und «Samen vorhanden».

... in der Zukunft in der borealen Zone

Mit Szenarien für den heutigen und zukünftigen Klimawandel simulierten wir die Baumartenzusammensetzung entlang eines Süd-Nord-Transektes durch Sibirien (Epstein et al 2007, Goetz et al 2011) unter der vereinfachten Annahme, dass sich die Temperatur von einem Jahr zum folgenden um 3.5 °C im Sommer und 7.5 °C im Winter erhöht und danach konstant bleibt. Für die Migration nahmen wir zwei verschiedene Szenarien an: Im ersten breiteten sich die Bäume entsprechend des TreeMig-Standards nur über ihre Samen aus («Nur Migration»), im zweiten wurden (wenige) Samen jeder Art in jedem Zeitschritt in alle Zellen «gestreut» («Samen vorhanden»). Das erste Szenario entspricht der natürlichen Dynamik mit Naturverjüngung, das zweite einem dauerhaften Aussäen oder Pflanzen durch den Menschen. Die Differenz zwischen den Biomassen, die mit diesen beiden Szenarien simuliert wurden, gibt einen Hinweis darauf, ob die natürliche Migrationsgeschwindigkeit die Ausbreitung einer Art oder des ganzen Waldes limitiert (Wanderungsrückstand, «migrational lag»). Eine solche Limitierung zeigte sich deutlich: Die Biomassen der Simulationen nur mit Migration waren über grosse Strecken und lange Zeiten geringer als diejenigen, wo Samen immer vorhanden waren (Abbildung 3, rechte Grafik im jeweiligen Zeitschritt). Besonders ausgeprägt war sie an

der Baumgrenze (im Bereich zwischen etwa 68° und 73° nördlicher Breite), sowohl für alle Arten zusammen als auch für einzelne Arten. Aber auch im bewaldeten Gebiet traten für einzelne Arten (z.B. Sibirische Tanne) solche Wanderungsrückstände auf. Andererseits gab es auch einige Gruppen, die profitierten, zum Beispiel die Büsche. Auffällig ist zudem, dass der Wanderungsrückstand erst gegen Ende des 21. Jahrhunderts auftrat, sich verstärkte und erst nach mehreren Jahrtausenden ausgeglichen war (Abbildung 3).

... in der Zukunft in der Schweiz

Wie sieht es nun in den Alpen mit der zukünftigen Artenverteilung aus, und welche Rolle spielt dabei die Migration? Dazu simulierten wir die Walddynamik in der gesamten Schweiz mit einer Auflösung von 200 m (Bugmann et al 2014). Die Simulationen starteten wir mit einer Spin-up-Phase von 1600 bis 2006, wobei wir für die Jahre vor 1930 die Klimadaten einzelner Jahre zufällig aus den gemessenen und interpolierten Klimadaten von 1930 bis 2006 zogen, um die Klimavariabilität zu erhalten. Von 2007 bis 2100 verwendeten wir das Klimaszenario A1B (CH2011 2011), ein mittleres Klimawandelszenario. Bis zum Jahr 2006 begrenzten wir den Wald auf die heutige Waldfläche, für die Zeit danach nahmen wir an, dass extensiv genutzte Wiesen (Alp-

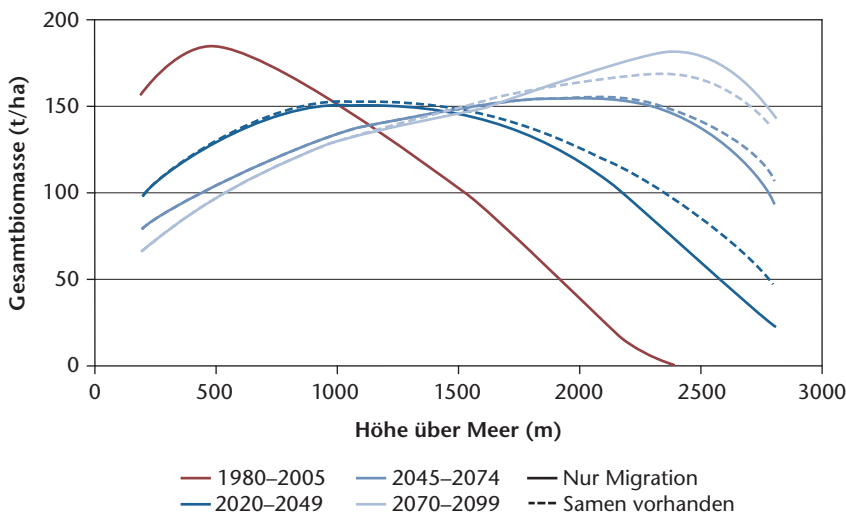


Abb 4 Simulation der Gesamtbiomasse in der Schweiz in Abhängigkeit von der Höhenlage für den Zeitraum von 1980 bis 2100 mit dem A1B-Klimaszenario, gemittelt in vier Perioden (1980–2005, 2020–2049, 2045–2074, 2070–2099) jeweils für «Nur Migration» (durchgezogen) und mit «Samen vorhanden» (gestrichelt).

weiden) nicht mehr bewirtschaftet wurden und vom Wald besiedelt werden konnten. Wir verwendeten wieder die Szenarien «Nur Migration» und «Samen vorhanden». Die Simulationen mit diesen Szenarien ergaben, dass mit fortschreitendem Klimawandel die Gesamtbiomasse pro Hektare in den Tieflagen ab- und in den Hochlagen zunahm, begleitet von einer deutlichen Verschiebung des Waldes in höhere Lagen (Abbildungen 4 und 5a). Dies ist zum grossen Teil auf die Änderung der Landnutzung zurückzuführen. In einigen Regionen (z.B. Tessin) schien es zu einem extremen Rückgang der Biomasse zu kommen, verursacht vor allem durch mehrere Trocken-

jahre am Ende des 21. Jahrhunderts im benutzten Klimaszenario. Allerdings waren in dieser Studie potenziell von Süden einwandernde submediterrane Arten nicht miterfasst, die diesen Biomasserückgang hätten ausgleichen können. Die Migration hatte einen recht geringeren Effekt, zu erkennen an den kleinen Biomassedifferenzen (± 20 t/ha; Abbildungen 4 und 5b). Bis Mitte des Jahrhunderts trat in der Gesamtbiomasse in den mittleren und hohen Lagen ein Wanderungsrückstand auf, die Biomassen nur mit Migration waren kleiner, als wenn Samen vorhanden waren. Gegen Ende des Jahrhunderts dagegen war in den höchsten bewaldeten Regionen die Biomasse im Szenario nur mit Migration höher (Abbildung 5b). Ein Hinweis auf die Mechanismen hinter diesem überraschenden Verhalten findet sich, wenn man den Effekt der Migration auf einzelne Arten betrachtet (Abbildung 5c). Bei einigen (hier Buche, Arve, Flaumeiche) trat tatsächlich ein Wanderungsrückstand auf. Diese Arten sind durch die relativ kurze Verbreitungsdistanz ihrer Samen (trotz dem kleinen Anteil Samen, der von Tieren sehr weit transportiert wird) gebremst in ihrer Wanderung die Berghänge hinauf bzw. über die weiten Strecken vom heutigen Verbreitungsgebiet (Tessin, Wallis) bis zu den neuen günstigen Gebieten. Andere Arten hatten dagegen, wenn sie wandern mussten, eine höhere Biomasse, hier exemplarisch Fichte und Lärche (Abbildung 5c). Dies ist zurückzuführen auf indirekte Effekte, nämlich die Wechselwirkungen zwischen den Arten: Dadurch, dass andere, konkurrierende Arten (im Beispiel Buche und Arve) langsam wandern, hatten konkurrenzschwächere, aber schneller wandernde Arten (im Beispiel Fichte und Lärche) ei-

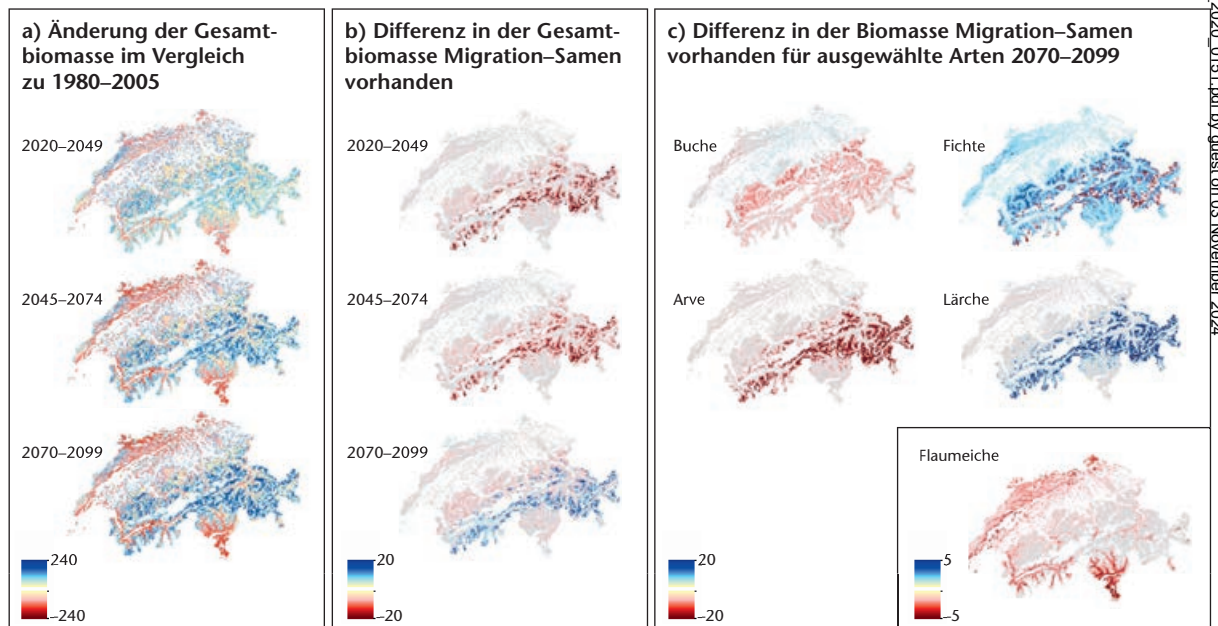


Abb 5 Simulation von Biomassedifferenzen (t/ha) mit dem A1B-Klimaszenario. a) Änderung in der Gesamtbiomasse in den Perioden 2020–2049, 2045–2074, 2070–2099 im Vergleich zur Periode 1980–2005 für die Simulation «Nur Migration». b) Differenz in der Gesamtbiomasse zwischen den Simulationen «Nur Migration» und «Samen vorhanden» für die drei Perioden. c) wie b), aber Differenz in der Biomasse für 5 der insgesamt 30 simulierten Arten und nur für die Periode 2070–2099.

nen Vorteil gegenüber der Situation, wo die Konkurrenten schon da waren.

... für trockenheitsangepasste Arten aus dem Mittelmeerraum

Die potenzielle Ausbreitung von trockenadaptierten submediterranen Baumarten vom Tessin über die Alpenpässe bis in die Voralpen und ins Mittelland untersuchten wir mit TreeMig bei einem mittleren Klimawandelszenario (CLM-A1B) am Beispiel der Hopfenbuche (Nabel et al 2013). Unter zahlreichen Varianten blieb die Ausbreitungsgeschwindigkeit stets unter 100 m/Jahr (siehe Tabelle 2.3 in Nabel 2013), was bedeutet, dass die Art erst nach mehreren Jahrhunderten auf natürliche Art die Alpen überqueren könnte. Die Alpenpässe wirkten als Flaschenhälse, und der Erfolg der Ausbreitung hing daher unter anderem stark davon ab, wie zusammenhängend die von der Art besiedelbaren Flächen im Bereich der Pässe waren.

Diskussion

TreeMig eignet sich gut, um Wandergeschwindigkeiten und grundsätzliche Eigenschaften von Baumarten in grösseren Gebieten und über längere Zeiträume zu simulieren. Feinskalige Anwendungen auf Bestandesniveau und kurzfristige Simulationen von Tagen bis wenigen Jahren sind dagegen weniger aussagekräftig, da der verteilungsbasierte Ansatz eine gewisse Fläche voraussetzt und das Modell nicht strikt mit Daten kalibriert wurde. Eine Unsicherheit liegt in den Parameterwerten. Diejenigen Artparameter, die die Klimaabhängigkeit charakterisieren, wurden unter anderem an die bioklimatischen Artverbreitungsgrenzen aus den Landesforstinventardaten und an Baumringdaten angepasst. Dies ergab zum Beispiel eine etwas grössere Trockenheitstoleranz der Fichte gegenüber der Tanne, was im Widerspruch zur gängigen Lehrmeinung und zu den Parametrisierungen anderer Modelle steht. Besonders schwierig ist zudem die Parametrisierung der Verbreitungsfunktionen, da kaum direkte Daten zu den Ausbreitungsprozessen vorliegen und noch weniger solche zur gesamten räumlich-zeitlichen Dynamik von Wäldern. Auch die Eingangsdaten sind teilweise unsicher. Vor allem die Wasserspeicherkapazität des Bodens, auf die das Modell sehr sensitiv reagiert, ist oft nur grob bekannt. Die Modellprozesse sind bewusst einfach (semiempirisch) gehalten. In Einzelfällen können kleine Änderungen in Prozessen grosse Effekte haben. Insbesondere die Formulierung der Mortalität ist kritisch – wie allgemein in der Waldmodellierung (Bugmann et al 2019). Auch die ansteigende CO₂-Konzentration, in TreeMig ignoriert, könnte bei Klimawandelsimulationen zu einer weit geringeren Trockenempfindlichkeit führen (Scherstjanoi et al 2014).

In Tests hat sich das Modell meist als recht robust und plausibel erwiesen, es soll aber noch mit verschiedenen Datenquellen umfassend getestet werden. Insgesamt gehen wir davon aus, dass TreeMig die Prozesse im Grossen und Ganzen realistisch beschreibt und quantifiziert und insbesondere die generellen Phänomene der Artensukzession und -migration treffend simuliert.

Die vorgestellten Migrationssimulationen sind im Lichte der erwähnten Unsicherheiten zu interpretieren. Sie zeigen nicht, was genau passieren wird, sondern sie zeigen mögliche bis wahrscheinliche Entwicklungen. Die Simulationen geben Hinweise darauf, dass auf den flachen Süd-Nord-Temperaturgradienten der borealen/arktischen Zone die natürliche Wandergeschwindigkeit die Baumausbreitung immens limitieren kann, mit Auswirkungen auf die Albedo, die Kohlenstoffspeicherung, das Auftauen des Permafrosts und damit auch auf Rückkopplungen zum globalen Klima. Auf der Skala der Schweiz oder einzelner Schweizer Regionen ist der Effekt des Wanderungsrückstands deutlich geringer, weil sich das Klima hier über kurze Distanzen ändert. Dies gilt besonders für die Gesamtbiomasse im Landesdurchschnitt, während für einzelne Arten vorübergehend und lokal grössere Effekte auftreten können. Für einzelne trockenangepasste Arten im südlichen Bereich der Alpen kann es auch schwierig werden, auf natürliche Weise rechtzeitig die neuen guten Habitate zu erreichen, zum Beispiel für die Flaumeiche oder submediterrane Arten. Hier wird unter Umständen der Mensch unterstützen müssen, um die Ökosystemleistungen der Wälder zu erhalten. Waldlandschaftsmodelle wie TreeMig können dabei helfen, zum Beispiel, um günstige Orte und Zeiten für eine unterstützte («assisted») Migration zu ermitteln. ■

Eingereicht: 31. Mai 2019, akzeptiert (mit Review): 10. März 2020

Literatur

- BUGMANN HKM, BRANG P, ELKIN C, HENNE P, JAKOBY O ET AL (2014) Climate change impacts on tree species, forest properties, and ecosystem services. In: OCCR, FOEN, MeteoSwiss, C2SM, Agroscope, ProClim, editors. CH2014-Impacts. Toward quantitative scenarios of climate change impacts in Switzerland. Bern: OCCR. pp. 79–89.
- BUGMANN H, SEIDL R, HARTIG F, BOHN F, BRUNA J ET AL (2019) Tree mortality submodels drive simulated long-term forest dynamics: assessing 15 models from the stand to global scale. *Ecosphere* 10 (2): e02616.
- 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
- CH2011 (2011) Swiss climate change scenarios CH2011. Zurich: C2SM. 88 p.
- EPSTEIN HE, YU Q, KAPLAN JO, LISCHKE H (2007) Simulating future changes in arctic and subarctic vegetation. *Comput Sci Eng* 9: 12–23.

- GOETZ SJ, EPSTEIN HE, BHATT U, JIA GJ, KAPLAN ET AL (2011)** Recent changes in arctic vegetation: Satellite observations and simulation model predictions. In: Gutman G, Reissell A, editors. Eurasian arctic land cover and land use in a changing climate. Dordrecht: Springer. pp. 9–36.
- HE HS, GUSTAFSON EJ, LISCHKE H (2017)** Modeling forest landscapes in a changing climate: theory and application. *Landsc Ecol* 32: 1299–1305.
- LISCHKE H (2004)** Simulation of dynamic tree species patterns in the Alpine region of Valais (Switzerland) during the Holocene. In: Pahl-Wostl C, Schmidt S, Rizzoliand AE, Jakeman AJ, editors. Complexity and integrated resources management. Manno: iEMS, Transactions vol. 2. pp. 908–913.
- LISCHKE H (2005)** Modeling tree species migration in the Alps during the Holocene: What creates complexity? *Ecol Complexity* 2: 159–174.
- LISCHKE H, LÖFFLER T (2006)** Intra-specific density dependence is required to maintain diversity in spatio-temporal forest simulations with reproduction. *Ecol Model* 198: 341–361.
- LISCHKE H, ZIMMERMANN NE, BOLLIGER J, RICKEBUSCH S, LÖFFLER TJ (2006)** TreeMig: A forest-landscape model for simulating spatio-temporal patterns from stand to landscape scale. *Ecol Model* 199: 409–420.
- NABEL JEMS (2013)** Simulating tree species dynamics in a changing climate: requirements, problems and implementation of model upscaling when tree species migration is simulated explicitly. Zürich: ETH Zürich, PhD-thesis. 224 p.
- NABEL JEMS, ZURBRIGGEN N, LISCHKE H (2013)** Interannual climate variability and population density thresholds can have a substantial impact on simulated tree species' migration. *Ecol Model* 257: 88–100.
- SCHERSTJANOI M, KAPLAN JO, LISCHKE H (2014)** Application of a computationally efficient method to approximate gap model results with a probabilistic approach. *Geosci Model Dev* 7: 1543–1571.
- SETTELE J, SCHOLES R, BETTS R, BUNN S, LEADLEY P ET AL, EDITORS (2014)** Climate Change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: Global and sectoral aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge Univ Press. pp. 271–359.
- SHIFLEY SR, HE HS, LISCHKE H, WANG W, 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.
- ZIMMERMANN NE, SCHMATZ DR, GALLIEN L, KÖRNER C, HUBER B ET AL (2016)** Baumartenverbreitung und Standorteignung. In: Pluess AR, Augustin S, Brang P, editors. Wald im Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien. Bern: Haupt. pp. 199–221.

Simulation de la migration des espèces d'arbres dans le cadre du changement climatique

Le changement climatique modifie les conditions de vie des arbres. Si les conditions environnementales de certaines espèces d'arbres se détériorent de manière significative, cela ne signifie pas nécessairement leur extinction locale immédiate. Souvent, les espèces d'arbres peuvent survivre pendant un certain temps avant de disparaître par manque de régénération. Cependant, de nouvelles espèces d'arbres adaptées aux conditions climatiques ne sont pas toujours déjà en place pour se rajourner de manière indépendante et naturelle. Le modèle de paysage forestier TreeMig décrit la dynamique des forêts dans l'espace: dans les cellules d'une grille régulière, le changement des densités de population des espèces d'arbres dans différentes classes de hauteur est formulée avec les processus de dynamique de population dépendant du climat. Complété par la production de semences, le transport des semences, la dynamique des banques de semences et le développement des jeunes arbres, TreeMig simule ainsi la migration des espèces d'arbres. Les simulations avec des scénarios de changement climatique indiquent que la dynamique spatio-temporelle des forêts est en retard par rapport au changement des conditions du site induit par le changement climatique à cause de la vitesse de migration limitée des arbres. Le décalage est prononcé dans les régions où les gradients de température sont plats, par exemple dans la zone boréale. En Suisse, avec ses forts gradients de température, il est plus faible. Les simulations montrent également que les cols alpins peuvent constituer un goulot d'étranglement pour la propagation des espèces subméditerranéennes adaptées à l'aridité.

Simulation of tree species migration under climate change

Climate change alters the living conditions of trees. If the environmental conditions for certain tree species deteriorate significantly, this does not necessarily signify their immediate local extinction. Often tree species can survive for a while before disappearing due to lack of regeneration. However, new tree species adapted to climatic conditions are not always already in place to rejuvenate themselves independently and naturally. The forest landscape model TreeMig describes the forest dynamics in space: in cells of a regular grid, the change of the population densities of tree species in different tree height classes are formulated with climate-dependent population dynamical processes. Complemented by seed production, seed transport, seed bank dynamics and development of young trees, TreeMig thus simulates the migration of tree species. Simulations with climate change scenarios indicate that the spatio-temporal forest dynamics lag behind the climate change induced change of site conditions due to the limited migration speed of the trees. The lag is pronounced in areas with flat temperature gradients, for example in the boreal zone. In Switzerland, with its steep temperature gradients, it is smaller. Simulations also show that the Alpine passes can act as a bottleneck for the spread of drought-adapted sub-Mediterranean species.