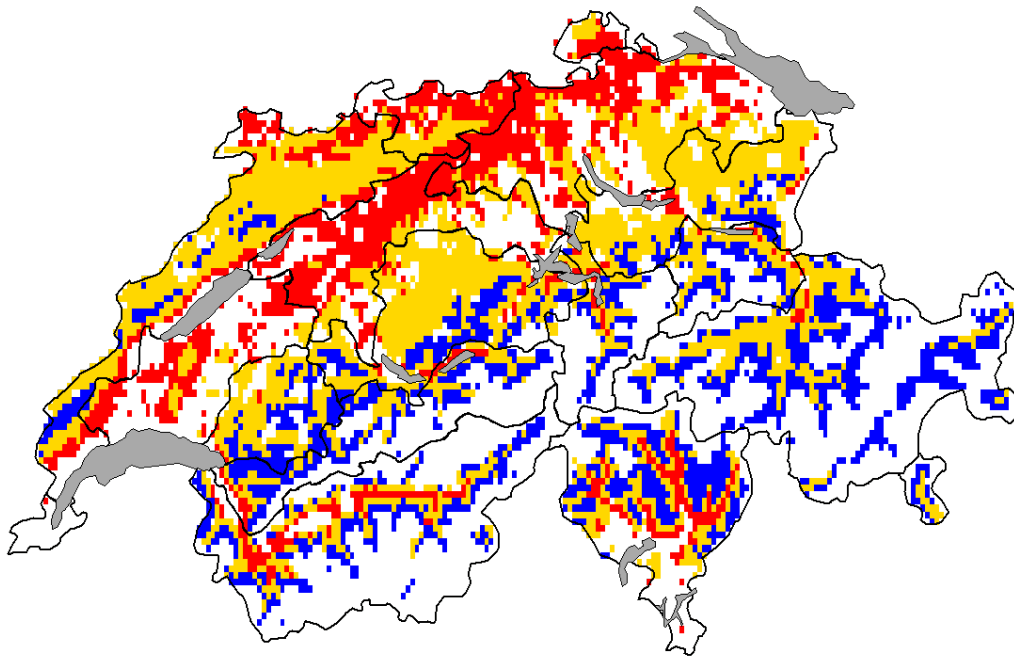


Borkenkäfer im Klimawandel

Modellierung des künftigen Befallsrisikos
durch den Buchdrucker (*Ips typographus*)



Oliver Jakoby
Beat Wermelinger
Golo Stadelmann
Heike Lischke



Eidgenössische Forschungsanstalt WSL
CH-8903 Birmensdorf

Dieses Dossier wurde im Rahmen des Projekts "Umsetzung der Buchdrucker-Risikomodellierung" (UmBuRi) ausgearbeitet und basiert auf Modellen, die im Projekt "Borkenkäfer als Schlüsselfaktoren der zukünftigen Waldnutzung?" (BarBeeKey) entwickelt wurden. Beide Projekte wurden an der Eidg. Forschungsanstalt WSL durchgeführt und vom Bundesamt für Umwelt BAFU finanziert.

Zitierung

Jakoby O., Wermelinger B., Stadelmann G., Lischke H., 2015: Borkenkäfer im Klimawandel – Modellierung des künftigen Befallsrisikos durch den Buchdrucker (*Ips typographus*). Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, 45 S.

Download

ETH Zürich e-collection: <http://dx.doi.org/10.3929/ethz-a-010532135>.

Inhaltsverzeichnis

ZUSAMMENFASSUNG	3
1. EINLEITUNG	4
2. ÖKOLOGIE DES BUCHDRUCKERS	5
2.1 Biologie	5
2.2 Natürliche Regulation	5
2.3 Befallsstrategien	6
2.4 Befallsentwicklung	7
3. KLIMASZENARIEN SCHWEIZ	9
4. BEDEUTUNG DES KLIMAWANDELS FÜR DEN BUCHDRUCKER	10
5. METHODIK: VERWENDETE MODELLE	12
5.1 Phänologiemodell	12
5.2 Trockenheitsmodell	13
5.3 Modellierung der zukünftigen Fichtenverbreitung	13
5.4 Modellierung der Prädisposition	14
6. MODELLIERUNG DER BUCHDRUCKER-PHÄNOLOGIE UNTER KLIMAWANDEL	15
6.1 Anzahl Generationen unter heutigem Klima	15
6.2 Einfluss des Klimawandels auf die Generationenzahl	16
6.3 Einfluss von Klimawandel auf das Schwärmverhalten	20
6.4 Bedeutung von zusätzlichen Generationen	21
7. KLIMAWANDEL UND WIRTSBAUM FICHTE	22
7.1 Trockenstress der Fichte	22
7.2 Entwicklung der Fichten-Verbreitung	24
8. MODELLIERUNG DER BEFALLSPRÄDISPOSITION	25
9. ENTWICKLUNG DES BUCHDRUCKERS UND DER TROCKENHEIT IN BEISPIELGEBIETEN	27
9.1 Mittelland-Ost (400 m ü.M.)	28
9.2 Voralpen-Mitte (1000 m ü.M.)	29
9.3 Jura-West (800 m ü.M., südexponiert)	31
9.4 Alpen-Südost (1000 m ü.M., Nord- und Süd-Exposition)	32
9.5 Alpen-Nordwest (1500 m ü.M.)	34
10. GRENZEN DER MODELLIERUNG	36
11. MANAGEMENT UNTER VERÄNDERTEN BEDINGUNGEN	37
11.1 Bekämpfungsmassnahmen	37
11.2 Prophylaktische Massnahmen	38
Literatur	41

Borkenkäfer im Klimawandel

ZUSAMMENFASSUNG

Bereits unter heutigen Bedingungen ist der Buchdrucker (*Ips typographus*) eines der wichtigsten Schadinsekten in Schweizer Wäldern. Neben Topographie, Fichtenvorrat, Sturmschäden und Vorjahresbefall sind vor allem die Temperatur und die Trockenheit entscheidende Faktoren, die einen Befall beeinflussen. Der zukünftige Klimawandel wird das abiotische und biotische Umfeld sowohl für den Wirtsbaum Fichte als auch für den Buchdrucker verändern und der Käfer dürfte weiter an Bedeutung gewinnen. Geringere Sommerniederschläge werden die Wasserverfügbarkeit für die Fichten reduzieren und höhere Temperaturen die Entwicklungs- und Vermehrungsraten des Käfers beschleunigen. Mit verschiedenen Modellen wurden die Auswirkungen eines veränderten Klimas auf den Buchdrucker, die Fichte und deren Befallswahrscheinlichkeit für die Schweiz quantifiziert.

Die Modellierung zeigte, dass steigende Temperaturen einen Anstieg der mittleren Anzahl Käfergenerationen auf allen Höhenlagen der Schweiz bewirken. Im Mittelland werden bis Ende des Jahrhunderts häufig drei, in den Voralpen und im Jura zwei Generation angelegt, eine Situation wie sie heutzutage nur unter extremen Bedingungen wie im Hitzejahr 2003 zu beobachten ist. Auch werden die Käfer ihren Flug früher im Jahr beginnen. Die Fichte wird durch die höheren Temperaturen und die geringeren Sommerniederschläge vor allem im Mittelland und den alpinen Tallagen vermehrt mit starker Trockenheit zu kämpfen haben. Insgesamt ist bis Ende des Jahrhunderts mit einer erhöhten Befallsprädisposition der Fichtenbestände zu rechnen.

Vor allem in fichtenreichen Wäldern tieferer Lagen wird die zusätzliche Generation dem Buchdrucker ermöglichen, besonders nach Störungsereignissen schneller eine kritische Populationsgrösse aufzubauen und die durch die zunehmende Trockenheit geschwächten Fichten erfolgreich zu besiedeln. Dies wird zu einem deutlichen Rückgang dieser Baumart in tiefen Lagen führen.

1. EINLEITUNG

Der Buchdrucker (*Ips typographus*) ist ein fester Bestandteil jedes Waldes mit Fichten (*Picea abies*) und besiedelt normalerweise stark geschwächte oder frisch abgestorbene Bäume. Im ökologischen Kontext ist er ein wichtiges Pionierinsekt beim Initiieren des Abbaus abgestorbener Fichten. Damit es zu grossflächigem Massenbefall kommt und der Buchdrucker zum ökonomischen Schädling wird, braucht es ökologische Störungen, meist in Form von Windwürfen. Dadurch kann der Käfer selber zu einer ökologischen Störung werden. Wind und Borkenkäfer waren in den letzten Jahren die wichtigsten Störungsfaktoren in mitteleuropäischen Nadelwäldern (Thom *et al.*, 2013). Die Stürme Vivian (1990) und Lothar (1999) schafften in der Schweiz die Voraussetzungen für den Aufbau von grossen Buchdruckerpopulationen im liegenden Sturmholz. Der anschliessende Folgebefall an stehenden Fichten verursachte 2 Millionen Kubikmeter Käferholz nach Vivian und 8 Millionen Kubikmeter nach Lothar (vgl. Abb. 1). Die Fichte ist mit rund einem Drittel Vorratsanteil immer noch die häufigste und somit wichtigste Baumart der Schweiz, obwohl ihr Anteil im Mittelland in den letzten zehn Jahren vor allem als Folge der Grossstürme, Trockenheit und Käferbefall um 31 % zurückging (Camin *et al.*, 2015).

Der laufende Klimawandel verändert das abiotische und biotische Umfeld sowohl für den Wirtsbaum Fichte als auch für den Buchdrucker. Steigende Temperaturen führen zu einem höheren Wasserbedarf. Mit der gleichzeitig prognostizierten Abnahme der Sommer-Niederschläge wird dies vermehrt zu Trockenstress der Wirtsbäume führen (Fuhrer *et al.*, 2006), was wiederum die Disposition der Fichten für Borkenkäferbefall erhöht (Temperli *et al.*, 2013; Netherer *et al.*, 2015). Ausserdem könnten auch die Sturmschäden im Wald zukünftig weiter ansteigen (Usbeck *et al.*, 2010). Höhere Temperaturen beschleunigen aber auch die Wachstumsraten des Buchdruckers (Wermelinger und Seifert, 1999), was mehr Generationen pro Jahr ermöglicht. Die überragende Bedeutung der Temperatur für die Entwicklung der Käferholzmengen – im Wesentlichen das Resultat der Temperatureinflüsse auf Wirtsbaum und Käferpopulation – konnte mit statistischen Modellen anhand der Schweizerischen Befallsdaten der letzten zwei Jahrzehnte klar gezeigt werden (Stadelmann *et al.*, 2013a, 2013b).

Vor diesem Hintergrund wurde in den beiden Projekten *BarBeeKey* (Wermelinger *et al.*, 2014) und *UmBuRi* (Wermelinger *et al.*, 2015) die Populationsentwicklung des Buchdruckers und die Befallsprädisposition für verschiedene Klimaszenarien modelliert. Die Modellrechnungen sollen Hinweise darauf geben, wie sich die Befallswahrscheinlichkeit von Fichten in verschiedenen Regionen der Schweiz in Zukunft entwickeln könnte.

2. ÖKOLOGIE DES BUCHDRUCKERS

Der Buchdrucker ist die bestuntersuchte der 119 in der Schweiz vorkommenden Borkenkäferarten. Die wesentlichen Erkenntnisse zur Biologie, Ökologie und Populationsdynamik wurden bereits in früheren Publikationen zusammengefasst (Nierhaus-Wunderwald und Forster, 2004; Wermelinger, 2004). Die wichtigsten Punkte sind hier nochmals dargestellt und mit neueren Aspekten ergänzt.

2.1 BIOLOGIE

Für das Brutgeschäft suchen zuerst die Männchen geeignete Wirtsbäume (in den allermeisten Fällen Fichten, ganz selten Föhren) zur Besiedlung. Nach dem Einbohren in die Rinde legen sie im Bast eine Rammelkammer an und befördern das anfallende Bohrmehl zum Einbohrloch hinaus. Beim Einbohren wird ein Aggregationspheromon ausgestossen, das weitere Artgenossen anlockt: Männchen für das gemeinsame Überwinden der Abwehrmechanismen des Baums und Weibchen für die Paarung in der Rammelkammer und die Anlage der Brut. Jedes Weibchen legt entlang eines Muttergangs durchschnittlich etwa 50 Eier ab. Aus diesen schlüpfen die Larven und verpuppen sich nach rund einem Monat Entwicklungsdauer am Ende der Larvengänge. Die geschlüpften Jungkäfer vollziehen ihren Reifungsfrass unter der Rinde, bevor sie ausfliegen. Ein Teil der Altkäfer (Parentalkäfer) fliegt nach der Eiablage erneut aus und legt in anderen Bäumen nochmals kleinere, sogenannte Geschwisterbruten an.

Im Mittelland entwickeln sich heute üblicherweise zwei Generationen pro Jahr. Nach dem Flug der überwinterten, zweiten Generation des Vorjahres im April werden die Bruten der ersten Generation des aktuellen Jahres angelegt. Die erste diesjährige Generation fliegt im Juli aus, besiedelt neue Bäume und begründet die zweite Generation, die überwintern wird. Im Hitzejahr 2003 wurde in tiefen Lagen oftmals sogar eine dritte Generation angelegt (Forster, 2006). In höheren Lagen entwickelt sich typischerweise nur eine Generation pro Jahr mit Flug von Mai bis Juli.

2.2 NATÜRLICHE REGULATION

Borkenkäfer besitzen eine Vielzahl von natürlichen Feinden, angefangen bei den Spechten über räuberische und parasitische Insekten bis hin zu Pathogenen und Nematoden (Kenis *et al.*, 2004; Wegensteiner *et al.*, 2015). Räuberische Käfer werden von denselben Duftstoffen angelockt wie die Borkenkäfer, die parasitischen Wespen hingegen von flüchtigen Substanzen, die von Pilzen und Mikroorganismen in den Borkenkäfergängen

emittiert werden. Natürliche Feinde können lokal zu extrem hohen Mortalitätsraten unter den Borkenkäfern führen. Offensichtlich können sie aber Massenvermehrungen nicht verhindern, wenn geeignetes Brutmaterial im Überfluss vorhanden ist. Mindestens die Parasitoiden entwickeln aber ihre Populationen im Sturmholz gleich schnell wie die Borkenkäfer (Wermelinger *et al.*, 2013) und tragen damit ebenfalls zum Rückgang der Käferdichten bei. Ein weiterer wichtiger Begrenzungsfaktor ist die Eigenkonkurrenz. Bei limitiertem Angebot an Brutsubstrat wird die Besiedlungsdichte so hoch, dass die Überlebensrate der Brut durch die intraspezifische Konkurrenz sinkt (Anderbrant *et al.*, 1985). Dies bewirkt vor allem bei der zweiten Generation im Jahr eine reduzierte Populationswachstumsrate (Faccoli und Bernardinelli, 2011). Der entscheidende Faktor ist jedoch der Wirtsbaum Fichte. Sind die Käferdichten zu klein, um Bäume mit einer bestimmten Disposition (Widerstandskraft) zu besiedeln, nehmen die Befälle ab. Diese Disposition hängt unter anderem mit der Fähigkeit des Baumes zur Harzproduktion zusammen. Trockenheit ist ein wichtiger Faktor, der die Harzabwehr limitiert und dadurch die Befallsrate durch Borkenkäfer erhöht (Gaylord *et al.*, 2013).

2.3 BEFALLSTRATEGIEN

Für den «Mountain Pine Beetle» (*Dendroctonus ponderosae*) in Nord-Amerika wurden zwei verschiedene Befallsstrategien vorgeschlagen (Raffa *et al.*, 2015), die sich auch auf den Buchdrucker übertragen lassen dürften. Der Mountain Pine Beetle hat eine sehr ähnliche Biologie und Ökologie wie *I. typographus* und ist in Nordamerika der Hauptschädling auf Föhren.

Normalerweise verfolgen die Käfer eine *Sicherheitsstrategie*: Die nur in geringen Populationsdichten vorhandenen Käfer entwickeln sich in geschwächten, frisch abgestorbenen Bäumen oder Strünken. Diese sind zwar wegen der minimalen Harzabwehr leicht besiedelbar, haben jedoch eine schlechte Nahrungsqualität, eine geringere Phloemdicke, und die Konkurrenz durch andere Borken- und Bockkäfer ist gross. Gelingt es den Käfern aber, ihre Populationen so stark zu erhöhen, dass sie auch lebende Bäume besiedeln können, so gehen sie zur *Risikostrategie* über: Sie besiedeln vitale Bäume mit hoher Abwehrkapazität, aber auch mit dickerem Phloem von höherer Nahrungsqualität. Insbesondere entwickeln sie sich in diesen Bäumen ohne Konkurrenz durch andere Käfergruppen. Diese Strategie ist zwar wegen der hohen Abwehrfähigkeit der Bäume riskanter und einige der Pionierkäfer bleiben auch im Harz stecken. Durch die hohe Zahl an gleichzeitig einbohrenden Käfern gelingt es aber, die Abwehr der Bäume zu überwinden und sie erfolgreich zu besiedeln. Der Übergang von der Sicherheits- zur Risikostrategie wird durch eine externe Störung verursacht, bei uns meistens ein Windwurf, der für ein üppiges Angebot an Sturmholz sorgt und so den Populationsaufbau der Käfer ermöglicht.

Die Risikostrategie können die Buchdrucker solange verfolgen wie ihre Populationsdichten hoch bleiben und genügend Wirtsbäume vorhanden sind. Sinkt die Populationsdichte infolge Eigenkonkurrenz, natürlicher Feinde, widriger Witterung oder auch Bekämpfung, sind die Tiere wieder auf geschwächte oder gar frisch tote Fichten angewiesen. Selbstverständlich gibt es Übergänge zwischen diesen Extremstrategien. Je kleiner die Populationsdichte der Käfer ist, umso stärkerem (momentanem) Stress müssen die Bäume für eine erfolgreiche Besiedlung ausgesetzt sein. Auch das Umgekehrte gilt: Je kleiner die Abwehrfähigkeit eines Wirtsbaums, desto geringer ist die minimal benötigte Anzahl Käfer für eine erfolgreiche Besiedlung.

2.4 BEFALLESENTWICKLUNG

Wie oben dargelegt, braucht es für eine grossflächige Massenvermehrung eine ökologische Störung als Auslöser, meist in Form eines Windwurfs in fichtenreichen Wäldern. In diesem Sturmholz können sich die Populationen des Buchdruckers aufbauen, um nach dem Austrocknen des Basts meist zuerst die geschwächten Steilränder der Sturmfläche zu befallen und sich von dort weiter in den Bestand auszubreiten. Da meistens auch in den von Flächenwürfen verschonten Waldteilen Einzelwürfe zu kleinen Befallsherden führen, entstehen aber schnell im ganzen Gebiet mosaikartig angeordnete Käfernester, die im immer noch vom Sturm geschwächten Wald – vor allem bei trockenen Bedingungen – zu einer einzigen, grossen Befallsfläche zusammenwachsen können.

Die Zusammenhänge von Sturm, Käferpopulationen und Witterung lassen sich gut in der Entwicklung der jährlich anfallenden Mengen an Käferholz nach dem Sturm Lothar vom Dezember 1999 zeigen (Abb. 1). Der Sturm ereignete sich in einer Zeit des Käferlatenzbestandes. In der ersten Saison 2000 gab es nur wenig Stehendbefall, da das Sturmholz noch voll bruttauglich und in genügender Menge vorhanden war. Die Käfer konnten sich in diesen Stämmen schnell vermehren. Nachdem in der zweiten Saison 2001 das Sturmholz unattraktiv geworden war, konzentrierte sich der Befall der nunmehr in hohen Dichten vorhandenen Buchdrucker auf die stehenden Fichten. Bereits ein Jahr darauf hatten sich die übrigen Bäume jedoch vom Sturm erholt und die oben erwähnten Regulationsmechanismen führten – zusammen mit den Bekämpfungsmassnahmen – zum Rückgang der hohen Befallszahlen. Das Jahr 2003 wurde jedoch zum absoluten Rekordjahr. Dies hatte mehrere Gründe: Die Käferpopulationen waren immer noch enorm hoch und der trockene, heisse Jahrhundertssommer dieses Jahres setzte die Bäume weiträumig unter Trockenstress. Diese Kombination führte 2003 zum Befall von über 2 Millionen m³ Fichten. In den Folgejahren nahm die Käferholzmenge bis 2008 kontinuierlich ab. Ohne das Hitzejahr 2003 wäre die Gradation wohl ähnlich wie nach Vivian verlaufen, mit geringeren Mengen Schadholz und mit einer rund sechs- statt achtjährigen Dauer.

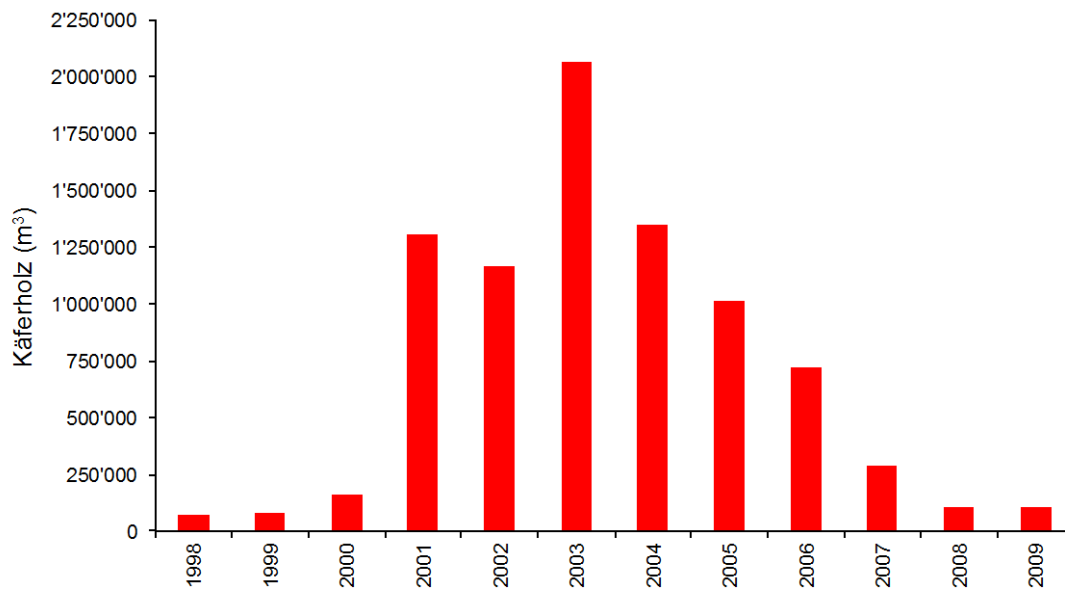


Abb. 1: Verlauf des Käferbefalls nach dem Sturm Lothar vom 26.12.1999 (Daten: Waldschutz Schweiz, WSL).

Die bestimmenden Faktoren beim Verlauf der Gradationen nach den beiden Stürmen wurden mit statistischen Modellen analysiert. So hing die Höhe des Käferholzanfalls eines bestimmten Jahres v.a. von der Temperatur (schnellere Käferentwicklung, Trockenstress der Fichte), vom Ausmass der Sturmschäden (Populationsaufbau), vom Vorjahresbefall (Proxy für Grösse der Käferpopulation) und vom Fichtenvorrat (Fichtenangebot) ab (Stadelmann *et al.*, 2013a; Stadelmann *et al.*, 2013b). Neue Käfernester entstanden dabei vorwiegend in weniger als 500 m Distanz von bestehenden Käfernestern, bevorzugt in Wäldern auf Kuppenlagen, wo auch die Sturmanfälligkeit am höchsten war (Kautz *et al.*, 2011; Stadelmann *et al.*, 2014a). Es konnte auch gezeigt werden, dass die Käferschäden umso geringer waren, je grösser der Anteil des rechtzeitig geräumten Sturmholzes und der rechtzeitig durchgeführten Stehendbefall-Zwangsnutzungen waren (Stadelmann *et al.*, 2013a). Damit zeigte sich deutlich die Wirksamkeit von Bekämpfungsmassnahmen.

3. KLIMASZENARIEN SCHWEIZ

Für die Schweiz wird im Laufe des 21. Jahrhunderts eine signifikante Veränderung des Klimas erwartet (CH2011, 2011). In allen Regionen und zu allen Jahreszeiten ist ein Anstieg der mittleren Temperaturen sehr wahrscheinlich. Ebenso wahrscheinlich sind eine Abnahme der mittleren Niederschlagsmengen im Sommer und eine Zunahme der Winterniederschläge in der Südschweiz bis Ende des Jahrhunderts. Ausserdem wird eine Häufung von Extremereignissen (z.B. intensiveren und länger anhaltenden Wärmeperioden und Hitzewellen im Sommer, wie beispielsweise in 2003) erwartet. Diese Klimaveränderungen werden weitreichende Auswirkungen auf die verschiedensten gesellschaftsrelevanten Bereiche haben, inklusive den Schweizer Wald (CH2014-Impacts, 2014; Fuhrer *et al.*, 2006).

Die dem vorliegenden Bericht zugrunde liegenden Berechnungen verwenden zwei verschiedene Datenquellen für Klimaprojektionen, die beide auf regionalen Klimamodellen des Europäischen ENSEMBLES Projekt (van der Linden und Mitchell, 2009) beruhen (für eine detaillierte Beschreibung sei auf die im folgenden zitierte Literatur verwiesen). Die drei Szenarien der Klimaänderung in der Schweiz von CH2011 (2011) gemäss IPCC decken einen weiten Bereich der möglichen Klimaentwicklung ab (Abb. 2):

A2: Stetige Zunahme der Treibhausgasemissionen bis 2100. Erhöhung der mittleren Jahrestemperatur in der Schweiz bis Ende des Jahrhunderts um 2.7-5.2°C und Abnahme des mittleren Sommerniederschlags um 12-34 %.

A1B: Zunahme der Treibhausgasemissionen bis 2050, dann leichte Abnahme. Erhöhung der mittleren Jahrestemperatur um 2.3-4.5°C und Abnahme des mittleren Sommerniederschlags um 10-30 %.

RCP3PD: Emissionen werden bis 2050 um etwa 50 % gesenkt und bis Ende des Jahrhunderts auf die Werte um 1900 reduziert. Dieses Szenario beschränkt die globale Erwärmung gegenüber dem vorindustriellen Niveau auf 2°C. Bewirkt für die Schweiz bis Ende des Jahrhunderts eine Erhöhung der mittleren Jahrestemperatur um 0.9-2.0°C und eine Abnahme des mittleren Sommerniederschlags um 2-15 %.

Die Projektionen beschreiben die vorhergesagten Veränderungen der mittleren Jahrestemperatur relativ zur Referenzperiode 1980-2009 für drei 30-Jahresperioden zentriert um 2035 (2020-2049), 2060 (2045-2074) und 2085 (2070-2099). Für unsere Berechnungen wurden auf ein 2x2 km Raster herunterskalierte, tägliche Temperaturänderungen für die gesamte Schweiz verwendet (Zubler *et al.*, 2014). Zur Illustration der Unsicherheiten innerhalb der Klimaszenarien wurden jeweils die untere, mediane und obere Abschätzung der Temperaturänderung pro Szenario und Zeitraum berechnet.

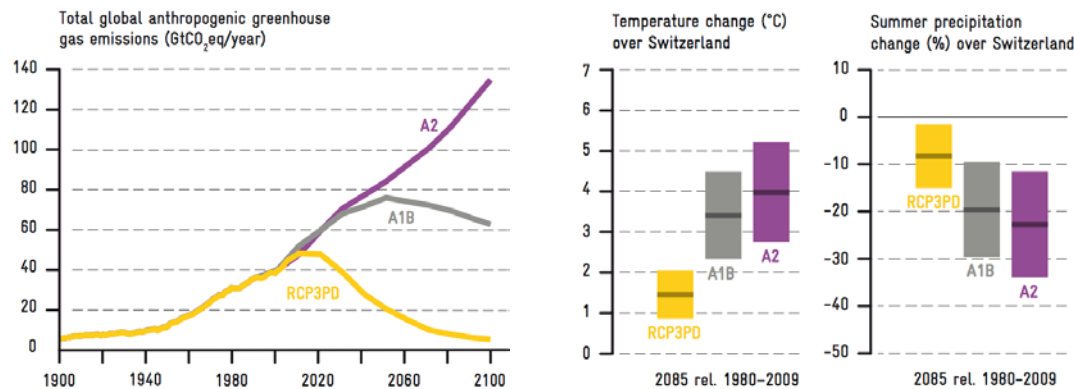


Abb. 2: Die drei Entwicklungen von vergangenem und zukünftigem Ausstoss von anthropogenen Treibhausgasen (links), zusammen mit der berechneten mittleren jährlichen Erwärmung (Mitte) und den Sommer-Niederschlägen (rechts) für die Schweiz im 30-jährigen Durchschnitt, zentriert um 2085 (Quelle: CH2011, 2011; CH2014-Impacts, 2014).

Da in den oben beschriebenen Daten kein direkter Zusammenhang zwischen den täglichen Änderungen von Temperatur und Niederschlag besteht, wurden zur Berechnung der Bestandesprädisposition, in die beide Faktoren zusammen einfließen, zusätzliche Klimaprojektionen aus dem Forschungsprogramm „Wald und Klimawandel“ verwendet (Remund *et al.*, 2014). Diese beruhen ausschliesslich auf dem A1B Emissionszenario und repräsentieren drei verschiedene Realisierungen verschiedener regionaler Klimamodelle. Es wurde jeweils ein trockenes (CLM), ein mittleres (RCA) und ein feuchtes (REGCM3) Modell ausgewählt. Die drei ausgewählten Modelle repräsentieren zudem verschiedene Bereiche der mittleren Temperaturänderungen von 3.1°C (REGCM3), 3.6°C (RCA) und 4.3°C (CLM).

4. BEDEUTUNG DES KLIMAWANDELS FÜR DEN BUCHDRUCKER

Der wichtigste direkt auf den Buchdrucker wirkende Effekt des Klimawandels ist die Erhöhung der Temperatur. Ihre Bedeutung für die Käferentwicklung wurde im Labor im Hinblick auf die Modellierung der Populationsdynamik im Detail untersucht. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der juvenilen Stadien des Buchdruckers ist in einem Bereich von rund 10° bis 30°C linear von der Temperatur abhängig (Wermelinger und Seifert, 1998). Auch die Reproduktionsrate der Weibchen steigt mit höheren Temperaturen stark an (Wermelinger und Seifert, 1999). Die Bedeutung von höheren Durchschnittstemperaturen für die Populationsdynamik des Buchdruckers wurde mit einem Phänologiemodell abgeschätzt und wird in Kap. 6 dargestellt. Schwieriger zu modellieren sind die Auswirkungen von milderem Wintern, da die experimentelle Datengrundlage dafür

nicht ausreicht. Der Buchdrucker überwintert normalerweise im Adultstadium und erträgt Minustemperaturen von bis zu -30°C (Annala, 1969). Allerdings konnte gezeigt werden, dass selbst bei im Adultstadium überwinternden Käfern bereits bei weit wärmeren Temperaturen eine Mortalität durch Frost von etwa 50 % erreicht werden kann (Schopf und Kritsch, 2010). Kann eine Generation die Entwicklung nicht vollständig abschliessen, weil die Brut erst spät im Jahr angelegt wurde, so überwintert ein Teil der Population als Larven (Pfister *et al.*, 2011). Im Larvenstadium liegt die letale Schwelle bei etwa -13°C (Annala, 1969), kann aber auch einiges höher sein, wenn die Larven über einen längeren Zeitraum Frosttemperaturen ausgesetzt sind (Schopf und Kritsch, 2010). Insgesamt wird erwartet dass mit dem Klimawandel die Zahl der Frosttage zurückgehen und in einigen Regionen die Anzahl frostfreier Jahre ansteigen wird (Remund *et al.*, in prep.). Dadurch wird auch die Anzahl Jahre, in denen die überwinternde Käferpopulation durch frostbedingte Wintermortalität dezimiert wird, zurückgehen. Zudem wird eine isolierende Schneedecke, die im Boden überwinternde Käfer vor Tiefsttemperaturen schützt, immer seltener vorhanden sein.

Steigende Temperaturen führen auch dazu, dass die für den Käferflug notwendige Temperaturschwelle von etwa 16.5°C (Lobinger, 1994) früher im Jahr erreicht werden wird und somit die Befallsperiode des Buchdruckers im Frühling früher beginnen wird. Eine leicht gedämpfte Flugaktivität könnte es in den Sommermonaten geben, falls die obere Flugschwelle von 30°C (Lobinger, 1994) häufiger und über längere Zeiträume erreicht wird. Ausserdem ist zu vermuten, dass das Diapausestadium bei sehr warmen Temperaturen $>23^{\circ}\text{C}$ nicht mehr ausschliesslich durch die Tageslänge gesteuert wird (Schopf und Kritsch, 2010; Dolezal und Sehnal, 2007). Somit könnte sich das Ende der Flugperiode vor allem in tiefen Höhenlagen nach hinten verschieben.

Höhere Temperaturen und geringere Niederschläge setzen die Wirtspflanze Fichte in einen Stresszustand (Kap. 7), von dem auch der Buchdrucker profitiert. Ein weiterer wesentlicher Aspekt der zu erwartenden klimatischen Veränderungen ist die mutmasslich höhere Sturmaktivität. Grossflächige Windwürfe durch Orkane wie Vivian oder Lothar bieten ideale Voraussetzungen für eine anschliessende Massenvermehrung des Buchdruckers (s. Kap. 2.4). Die Käfer können sich in der noch nährstoffreichen, aber widerstandsarmen Rinde entwickeln und ihre Populationen auf ein Niveau bringen, das ihnen erlaubt, auch lebende (noch vom Sturm gezeichnete) Bäume zu besiedeln.

Auch die wirbellosen, räuberischen und parasitischen Gegenspieler dürften von der generellen Temperaturerhöhung profitieren. Wie sich aber die zeitliche Abstimmung der Generationen des Buchdruckers und seiner Antagonisten entwickelt, lässt sich kaum abschätzen.

5. METHODIK: VERWENDETE MODELLE

Mit den verwendeten Modelle sollen Aussagen über die Veränderung der Gefährdungslage von Schweizer Wäldern durch den Buchdrucker unter Klimawandel gemacht werden. Zum einen wurde ein Phänologiemodell zur Simulation der Käferentwicklung (Populationsdynamik, Generationsentwicklung und Flugverhalten) verwendet. Weiter ermöglichte ein einfaches Bodenwasser-Haushaltsmodell die Berechnung des Trockenstresses der Fichte. Die zukünftige Verbreitung der Fichte wurde mit einem räumlich expliziten Waldmodell berechnet. Und schliesslich wurden ein Modell für Berechnung der Befallsdisposition aufgrund von Standorts- und Bestandesparametern verwendet.

5.1 PHÄNOLOGIEMODELL

Für die Berechnung der Phänologie wurde ein Modellansatz gewählt, der es ermöglicht die individuelle Variabilität in der Populationsentwicklung des Buchdruckers abzubilden ("time-varying distributed delay models"; Manetsch, 1976; Gutierrez *et al.*, 1984). Dieser Modelltyp wird unter anderem auch für die Vorhersage bei Agrarschädlingen in der Schweiz verwendet (SOPRA; Samietz *et al.*, 2007). Das Phänologiemodell simuliert die Entwicklung des Buchdruckers in Abhängigkeit von täglichen Temperaturdaten. Es berücksichtigt die relevanten Prozesse der Biologie des Buchdruckers: (1) Die Entwicklung der weissen Stadien (Ei, Larve, Puppe), der Reifungsfrass und die Eiablage erfolgen in nicht-linearer Temperaturabhängigkeit (Wermelinger und Seifert, 1998; 1999). (2) Das Schwärmverhalten wird durch eine temperaturabhängige Flugfunktion gesteuert. (3) Nach einem Regenerationsfrass wird von einem Teil der Altkäfer eine Geschwisterbrut angelegt. (4) Abhängig von der Tagesmitteltemperatur und der Photoperiode gehen die Käfer unter der Rinde nach dem Sommer in das Diapausestadium über.

Das Modell ermöglicht sowohl die Abschätzung der Anzahl Generationen pro Jahr als auch die relative Altersstruktur zu einem beliebigen Zeitpunkt des Jahres. Bei der Interpretation der Ergebnisse wird dann von einer weiteren Generation gesprochen, wenn mindestens 10 % der Individuen einer Generation ausgeflogen sind und eine Brut angelegt haben. Die mittlere Anzahl Generationen berechnet sich aus der Anzahl Generationen von jeweils 30 Jahren. Eine mittlere Anzahl von z.B. 2.5-2.99 Generationen ist so zu interpretieren, dass mindesten in 15, aber nicht in allen 30 Jahren eine dritte Generation angelegt wurde. Für den mittleren Beginn des Frühjahrsfluges wurde jeweils der erste Tag im Jahr mit Käferflug über die 30-Jahresperioden gemittelt. Die Simulationen der Buchdruckerphänologie unter Klimawandel sind in Kap. 6 dargestellt.

5.2 TROCKENHEITSMODELL

Zur Berechnung der Trockenheit wurde ein einfaches Bodenwasser-Haushaltsmodell verwendet (Bugmann und Cramer, 1998). Dieses wurde dem Modell von Temperli *et al.* (2013) zur Abschätzung der Trockenheitsanfälligkeit der Fichte angepasst. Grundlage des Modells ist der Trockenindex DrI (Drought Index), wie er in FORCLIM/LandClim Anwendung findet (angepasst für die Berechnung täglicher DrI Werte; Weibel, 2009). Dieser Index beruht auf täglichen Niederschlagswerten, Tages-Mitteltemperaturen, Hangneigung und Exposition (zur Abschätzung der Sonneneinstrahlung) sowie der nutzbaren Feldkapazität (nFK). Der Zusammenhang zwischen Trockenindex DrI und Anfälligkeit der Fichte DrS (Drought-induced Susceptibility) wird durch eine logistische Funktion beschrieben (Temperli *et al.*, 2013). Demnach ist bei maximalen Werten von DrS das Wachstum der Fichte auf 20 % ihres maximalen Wachstumspotentials reduziert. Die Resultate der Trockenstressmodellierung unter Klimawandel sind in Kap. 7.1 dargestellt.

5.3 MODELLIERUNG DER ZUKÜNFTIGEN FICHTENVERBREITUNG

Die potentielle raumzeitliche Dynamik der Fichte im Wechselspiel mit den anderen Baumarten wurde mit dem Wald-Landschaftsmodell *TreeMig* simuliert. *TreeMig* beschreibt die lokale Dynamik der Bäume von insgesamt 30 Arten basierend auf den Prozessen Etablierung, Wachstum, Mortalität und Lichtkonkurrenz, und die räumlichen Interaktionen durch die Samenproduktion und -verbreitung (Lischke *et al.*, 2006). Das Modell wird angetrieben von einem räumlich expliziten (200 m-Auflösung) Klimaszenario (Ensembles-A1B; vgl. Bugmann *et al.*, 2014), das in Jahresgradsumme, minimale Wintertemperatur und eben Trockenstress übersetzt wird, welche wiederum die Prozesse beeinflussen. Ausgehend vom (simulierten) Wald auf den heutigen Waldflächen (Arealstatistik; BFS, 1992/1997) wurde die zukünftige Waldentwicklung bis ins Jahr 2100 berechnet. Als einfaches Szenario der Landnutzungsänderung wurden angenommen, dass die heute extensiv genutzten Weiden (BFS, 1992/1997) für den Wald verfügbar sind. Die Ergebnisse wurden jeweils über 30-Jahres-Zeitschnitte gemittelt. Die Simulation der zukünftigen Fichtenverbreitung unter Klimawandel wird in Kap. 7.2 erläutert.

5.4 MODELLIERUNG DER PRÄDISPOSITION

Die Prädisposition für Buchdruckerbefall hängt von einer Reihe abiotischer und biotischer Faktoren ab (vgl. Netherer und Nopp-Mayr, 2005; Stadelmann *et al.*, 2013b; 2014a). Abiotische Faktoren wie Topographie, Klima und Boden wirken dabei auf Standortebene, während biotische Faktoren wie Fichtenanteil, Vorrat und Bestandsaufbau die Prädisposition auf Bestandesebene beeinflussen. Die Prädisposition für Störungen wie Sturm, Lawinen oder Schneebruch wirken sowohl auf Standorts- als auch Bestandesebene prädisponierend für Buchdruckerbefall.

Zur Abschätzung der Buchdrucker-Prädisposition wurde das Expertenmodell PAS (Predisposition Assessment System) angepasst (Netherer, 2003; Netherer und Nopp-Mayr, 2005). Es schätzt die Gefährdung eines Bestandes aufgrund verschiedener abiotischer und biotischer Faktoren: topographische Position (Kuppenlage), Globalstrahlung und Topex-to-distance (räumliche Exponiertheit gegenüber potentiellen Windkorridoren; Indikator für Sturmschadenrisiko; Quine und White, 1998) wurden aus dem Digitalen Höhenmodell berechnet. Gründigkeit, Wasserverfügbarkeit, Vernässung und Skeletthalt sind aus der Bodeneignungskarte der Schweiz abgeleitet worden. Weitere Faktoren sind die Anzahl Käfergenerationen und der Trockenindex DrS, die mit den oben beschriebenen dynamischen Modelle berechnet wurden, sowie die Kronenhöhen (Ginzler und Hobi, 2015) und der Fichtenanteil. Alle Einflussgrößen wurden gemäss Netherer und Nopp-Mayr (2005) gewichtet und zu einem normierten Prädispositionsindex verrechnet. Die Entwicklung der Befallsprädisposition unter verschiedenen Klimaszenarien wird in Kap. 8 diskutiert.

6. MODELLIERUNG DER BUCHDRUCKER-PHÄNOLOGIE UNTER KLIMAWANDEL

Ein wichtiges Mass für die Gefährdung eines Standorts durch den Buchdrucker ist die Anzahl an Generationen, die dort pro Jahr erzeugen werden können. Sofern genügend geeignetes Brutmaterial vorhanden ist, vervielfacht sich die Populationsgrösse mit jeder weiteren Generation. Aus einem überwinterten Brutpaar können sich bei drei Generationen (ohne Geschwisterbruten) unter idealen Voraussetzungen über 30'000 Käfer entwickeln (1. Gen. \approx 50 Käfer, 2. Gen. \approx 1250 Käfer bei 50 % Weibchenanteil).

6.1 ANZAHL GENERATIONEN UNTER HEUTIGEM KLIMA

Unter dem heutigen Klima simuliert das Modell in einem durchschnittlich warmen Jahr (z.B. 1997) im Mittelland und tiefergelegenen Lagen der Alpen (z.B. Rhein- und Rhonetal) zwei Generationen, in den Alpen und in Höhenlagen des Jura eine Generation (Abb. 3). In einem kalten Jahr (z.B. 1984) kann sich, ausser in warmen Lagen des Mittellandes, schweizweit nur eine Generation entwickeln. Im Hitzejahr 2003 konnte in Teilen des Mittellandes eine dritte Generation angelegt werden (siehe auch Forster, 2006). Lediglich in den hohen oder nordexponierten Lagen des Jura und der Alpen entwickelte sich gemäss Modell nur eine Generation.

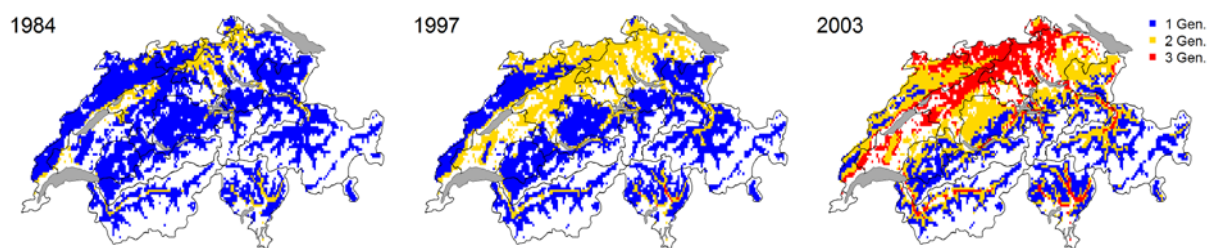


Abb. 3: Heutige Anzahl Generationen des Buchdruckers in der Schweiz exemplarisch in einem kalten Jahr (links), einem durchschnittlichen Jahr (Mitte) und einem warmen Jahr (rechts).

Betrachtet man die mittlere Anzahl Generationen für den Zeitraum 1980-2009 (Abb. 4, links), findet man in Teilen des Mittellandes und den tiefen südexponierten Lagen des Jura im Durchschnitt mindestens zwei Generationen. In den höheren Lagen der Alpen und des Jura können normalerweise nur eine, selten zwei Generationen angelegt werden, während sich im Bereich zwischen Mittelland und Voralpen sowie den mittleren Lagen des Jura häufiger zwei als eine Generation entwickeln. In den Tieflagen des Tessins herrschen bereits heute Bedingungen, in denen Buchdrucker vermehrt eine dritte

Generation anlegen können. Da die Fichte hier jedoch keine Bedeutung hat, wird auf diese Region im Folgenden nicht mehr eingegangen. Bezüglich der Anzahl Generationen in Abhängigkeit von der Höhenlage (Abb. 4, rechts) zeigt sich eine relativ breite Streuung, d.h. abhängig von Region und Exposition kann die Anzahl der im Mittel zu erwartenden Generationen etwa um eine Generation variieren. Durchschnittlich sind in der Schweiz auf unter 500 m im Mittel zwei Generationen anzutreffen, während man auf 1000 m durchschnittlich nur jedes zweite Jahr eine zweite Generation beobachten kann. Ab etwa 1700 m wird durchschnittlich nur noch eine Generation angelegt.

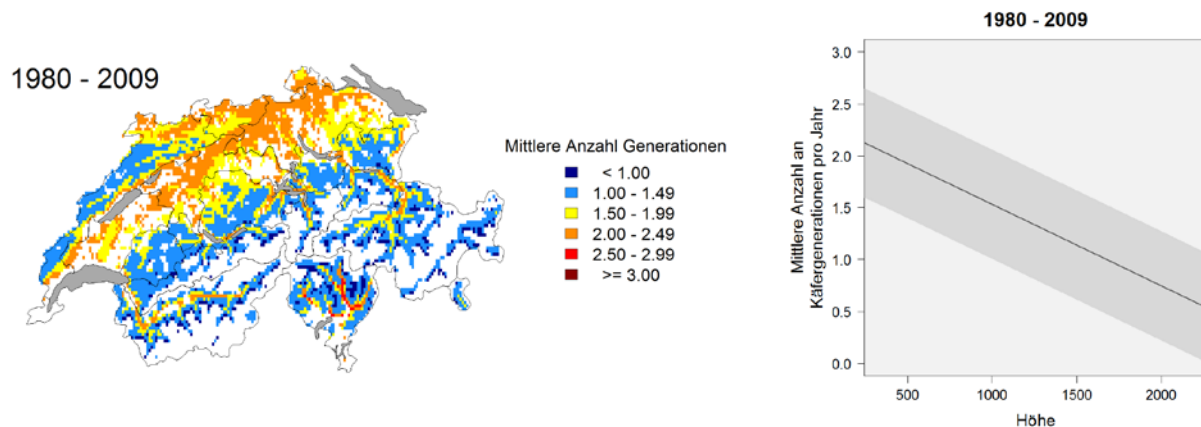


Abb. 4: Mittlere Anzahl Käfergenerationen unter aktuellen Klimabedingungen (1980-2009). Links: Geographische Verteilung der im Mittel angelegten Anzahl Generationen. Ein Wert von beispielsweise 1.50-1.99 bedeutet, dass häufiger zwei als eine Generation angelegt werden. Rechts: Anzahl Generationen in Abhängigkeit von der Höhenlage mit dem 95%-Vorhersagebereich.

6.2 EINFLUSS DES KLIMAWANDELS AUF DIE GENERATIONENZAHL

Die steigenden Temperaturen führen dazu, dass künftig mehr Generationen ausgebildet werden können als heute. Dies ist einerseits bedingt durch den früher im Jahr beginnenden Käferflug und andererseits durch die erhöhte Entwicklungsgeschwindigkeit der Jugendstadien. Vergleicht man die heutige Generationsverteilung in einem warmen, mittleren und kühlen Jahr (Abb. 3) mit entsprechenden Jahren am Ende dieses Jahrhunderts für das A1B-Szenario (Abb. 5), erkennt man in weiten Teilen der Schweiz eine Zunahme der Anzahl Generationen. Eine Situation wie im Hitzejahr 2003 dürfte dann in einem durchschnittlichen Jahr zu erwarten sein. Selbst in kalten Jahren könnten sich bis in die Voralpen zwei Generationen entwickeln und in sehr warmen Jahren müssten schweizweit mit Ausnahme der hohen Lagen des Jura und der Alpen drei Generationen erwartet werden.

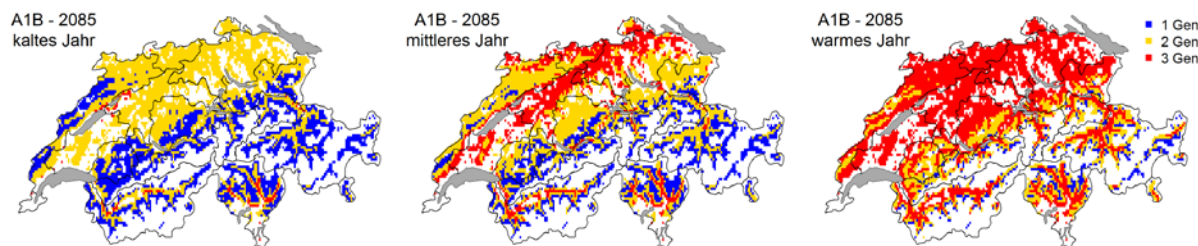


Abb. 5: Prognostizierte Anzahl Generationen des Buchdruckers gegen Ende des Jahrhunderts in der Schweiz (A1B-Szenario). Die Karten zeigen ein kaltes (links), ein durchschnittliches (Mitte) und ein warmes Jahr (rechts).

Die prognostizierte Anzahl Generationen hängt vom betrachteten Klimaszenario ab (Abb. 6). In der ersten Hälfte des 21. Jahrhunderts (Szenarienperiode 2035) unterscheidet sich die Generationszahl unter den verschiedenen Szenarien kaum. Im Vergleich zu heute wird es in den meisten Regionen etwas häufiger (etwa in jeden vierten Jahr) eine Generation mehr geben als bisher. Vor allem die Anzahl der Standorte, an denen sich meist nur eine Generation einwickeln kann, wird sich verringern.

Im weiteren Verlauf des Jahrhunderts divergieren die Resultate für die Klimaszenarien. Unter dem Emissionsreduktionsszenario RCP3PD (Reduktion der Emissionen bis 2050 um 50 % und bis Ende des Jahrhunderts auf die Werte um 1900), das die globale Erwärmung auf +2°C begrenzen würde, stabilisiert sich die Anzahl an Generationen ab Mitte des Jahrhunderts und die maximale Generationsanzahl ist an fast allen Standorten auf zwei, vereinzelt auf drei Generationen begrenzt. Unter den Szenarien A1B und A2 wird die mittlere Generationsanzahl weiter ansteigen. Da beide Szenarien bis 2050 von einer Zunahme der Treibhausgasemissionen ausgehen, steigt hier auch die zu erwartende Anzahl Käfergenerationen weiter an. Erstmals wird in Teilen des Mittellands vermehrt eine dritte Generation angelegt (Szenarienperiode 2060). Fast im gesamten Jura werden nun öfter zwei als eine Generation anzutreffen sein. Unter beiden Szenarien treten bis Ende des Jahrhunderts (Szenarienperiode 2085) in weiten Teilen des Mittellandes und einigen Alpentälern öfter drei als zwei Generationen auf. Besonders im A2-Szenario, das von einer stetigen Emissionszunahme bis 2100 ausgeht, können an den nördlichen Ausläufern des Jura regelmässig drei Generationen angelegt werden. In den Voralpen und den höheren Lagen des Jura werden um die zwei Generationen entstehen und nur in den hohen Lagen der Alpen, vor allem im Engadin, wird sich in den meisten Jahren weiterhin nur eine Generation entwickeln. Es bleibt zu bemerken, dass selbst unter dem A2-Szenario nur vereinzelt einige Individuen der dritten Generation auch ausfliegen würden. Damit bleibt auch die Entwicklung einer vierten Generation bis Ende des Jahrhunderts unwahrscheinlich.

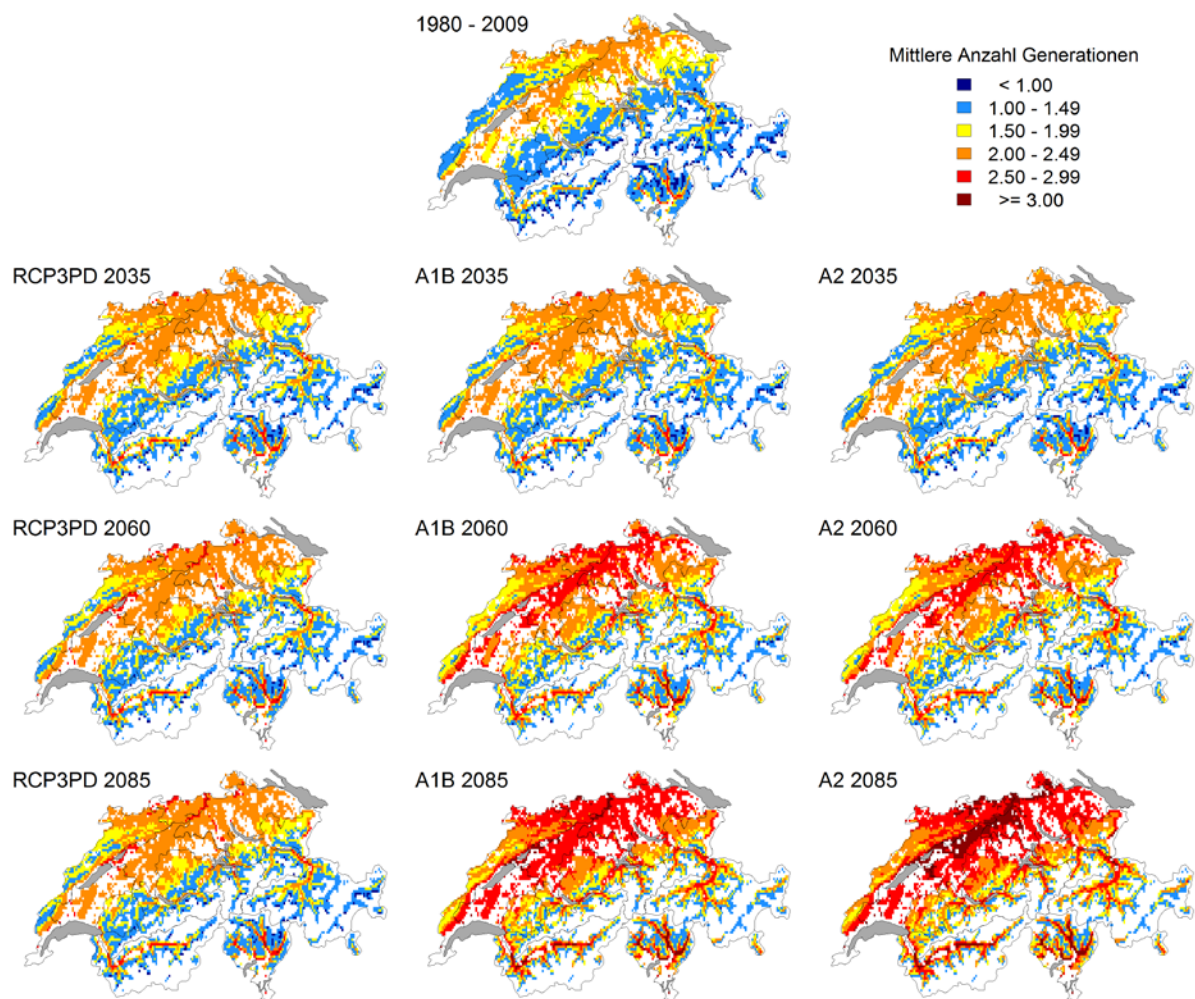


Abb. 6: Mittlere Anzahl Generationen des Buchdruckers in der Schweiz. Die Abbildung zeigt den heutigen Stand (Mittel der Jahre 1980-2009) sowie für die Klimaszenarien RCP3PD, A1B und A2, jeweils gemittelt für drei Zeitperioden (30 Jahresmittel zentriert um 2035, 2060 und 2085).

Wie sämtliche Prognosen ist die Berechnung der Temperaturänderungen unter den verschiedenen Klimaszenarien mit Unsicherheiten behaftet. Diese Unsicherheiten sind hier exemplarisch für das A1B-Szenario dargestellt (Abb. 7). Die mittlere Anzahl Käfergenerationen kann sich demnach zwischen minimalem und maximalem Vorhersagebereich um etwa eine halbe Generation unterscheiden.

Die Auswirkungen der Klimaänderungen auf die Generationsentwicklung des Buchdruckers hängt auch von der Höhenlage ab (Abb. 8). Für alle Szenarien variiert der durchschnittliche Unterschied zwischen den betrachteten Zeiträumen in tiefen Lagen stärker als in höheren Lagen. Bis Ende des Jahrhunderts wird es auf etwa 500 m Höhe unter dem A2-Szenario im Mittel eine zusätzliche Generation geben, unter dem A1B-Szenario geringfügig weniger. Auf 2000 m dürfte die Zunahme unter A1B bei einer halben Generation und unter A2 etwas höher liegen. Die Generationenzahl nimmt unter dem RCP3PD-Szenario auf den entsprechenden Höhenlagen um etwa 30 % (500 m) bzw. 20 % (2000 m) zu.

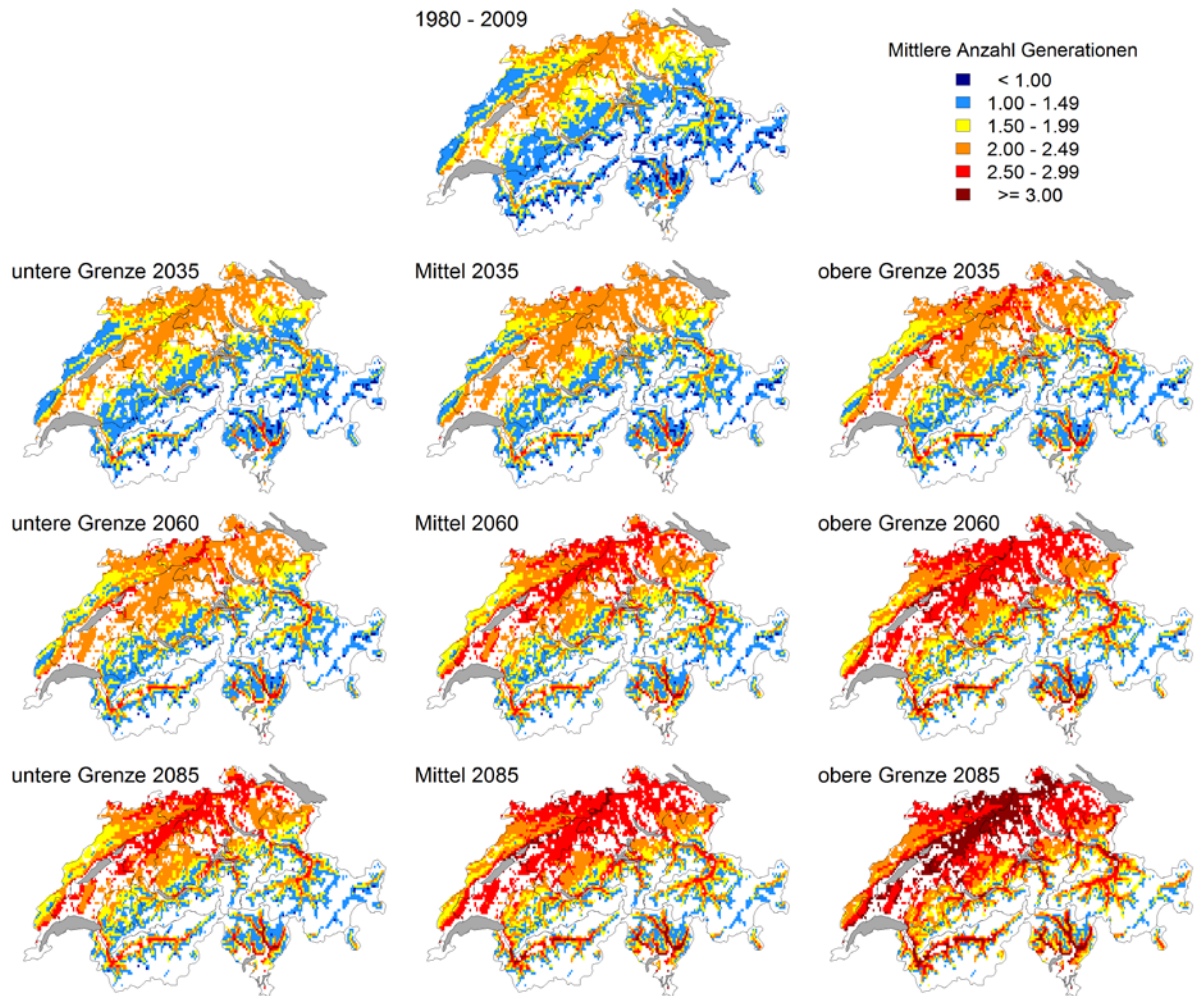


Abb. 7: Unsicherheiten im A1B-Szenario, dargestellt als mittlere Vorhersage (Mitte) mit unterem (links) und oberem (rechts) Unsicherheitsbereich. Alle drei dargestellten Resultate pro Zeitperiode sind als gleich wahrscheinlich anzusehen.

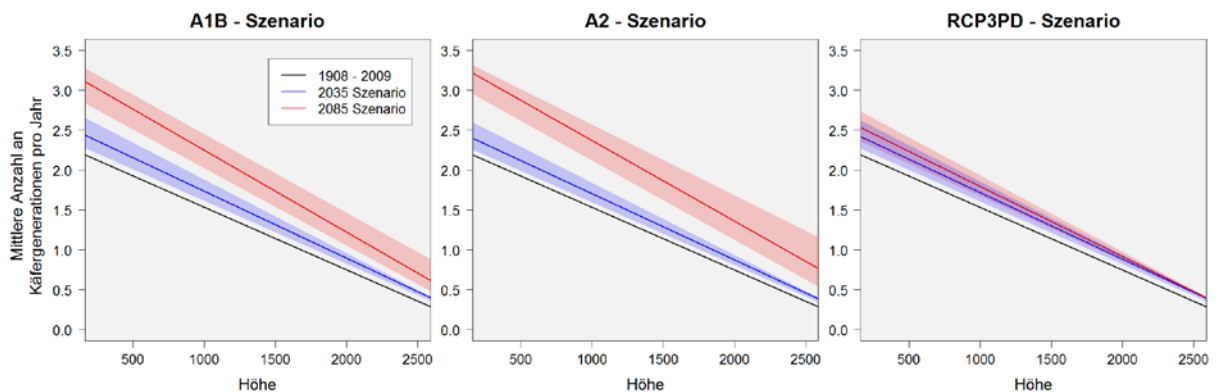


Abb. 8: Zusammenhang zwischen der Höhenlage und der mittleren Anzahl Generationen für die Szenarien A1B (links), A2 (Mitte) und RCP3PD (rechts). Dargestellt ist der mittlere Zusammenhang (Linie) mit dem Unsicherheitsbereich (schraffierter Bereich) aufgrund der Unsicherheiten im jeweiligen Klimaszenario. Der Übersichtlichkeit wegen ist der Zeithorizont 2060 nicht abgebildet.

6.3 EINFLUSS VON KLIMAWANDEL AUF DAS SCHWÄRMVERHALTEN

Infolge des unter Klimawandel zu erwartenden Temperaturanstiegs wird die Temperaturschwelle für den Käferflug früher im Jahr erreicht werden. Somit werden sich die Hauptflugphasen des Buchdruckers innerhalb des Jahres verschieben. Vor allem der Frühjahrsflug der überwinterten Käfer wird im Mittel früher beginnen. Im Vergleich zum heutigen Auftreten wird der Frühjahrsflug unter allen Klimaszenarien in der ersten Hälfte des Jahrhunderts im Mittel bis zu 10 Tage früher stattfinden (Abb. 9). Wird das +2°C-Ziel erreicht (RCP3PD-Szenario), wird im weiteren Verlauf des Jahrhunderts nur eine leichte Vorverschiebung von höchstens 20 Tagen im Vergleich zu heute zu erwarten sein. Beim A1B-Szenario würde man diese Verschiebung auf grösstenteils 15–30 Tage begrenzen. Steigen die Emissionen allerdings weiter an (A2-Szenario), ist mit einem 20–40 Tage früheren Käferflug zu rechnen. Generell wird die Verschiebung im Mittelland, den alpinen Tieflagen und dem Engadin geringer ausfallen als in der restlichen Schweiz.

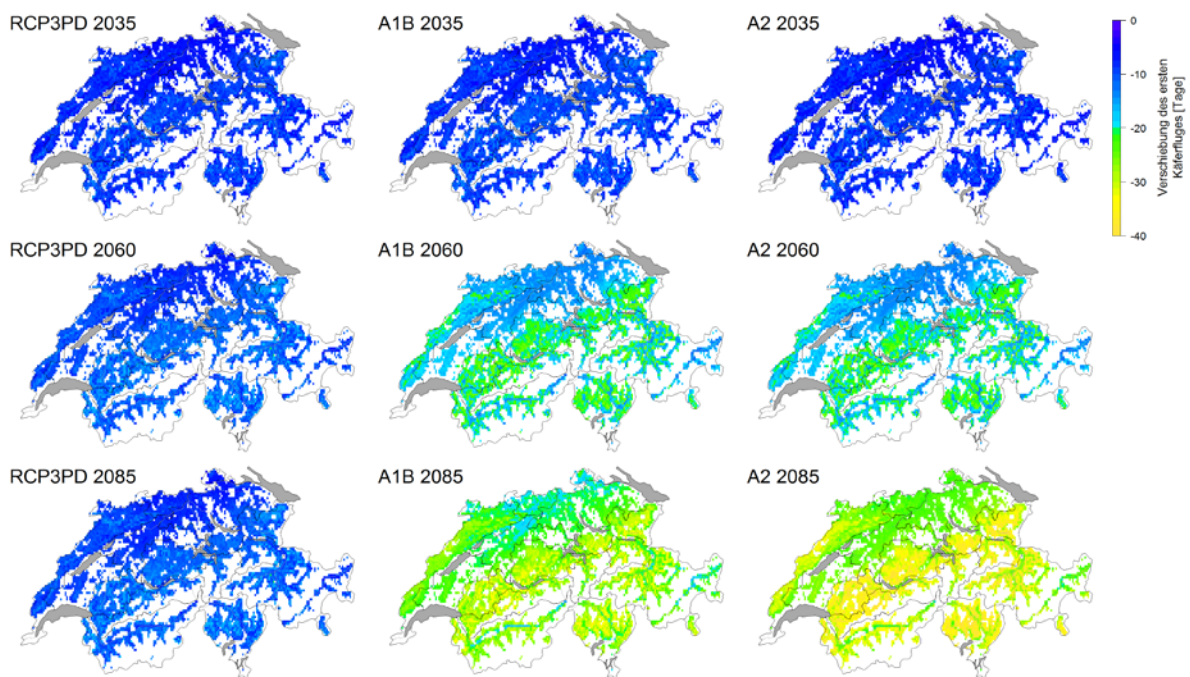


Abb. 9: Mittlere Verschiebung des Erstfluges der überwinterten Käfer (Frühjahrsflug). Alle Szenarien prognostizieren den ersten Ausflug an sämtlichen Standorten zu einer früheren Zeit im Jahr.

Um wie viele Tage der erste Flug durchschnittlich früher beginnen wird, hängt von der Höhenlage des jeweiligen Standortes ab (Abb. 10). Generell wird sich Flugbeginn in höheren Lagen stärker verschieben als in tieferen Lagen. Dieser Unterschied liegt bei den Szenarien A1B und A2 bis Ende des Jahrhunderts auf 300 bis 1200 m Höhe im Mittel bei etwa 10 Tagen. Ab etwa 1200 m nimmt die mittlere Verschiebung nicht weiter zu.

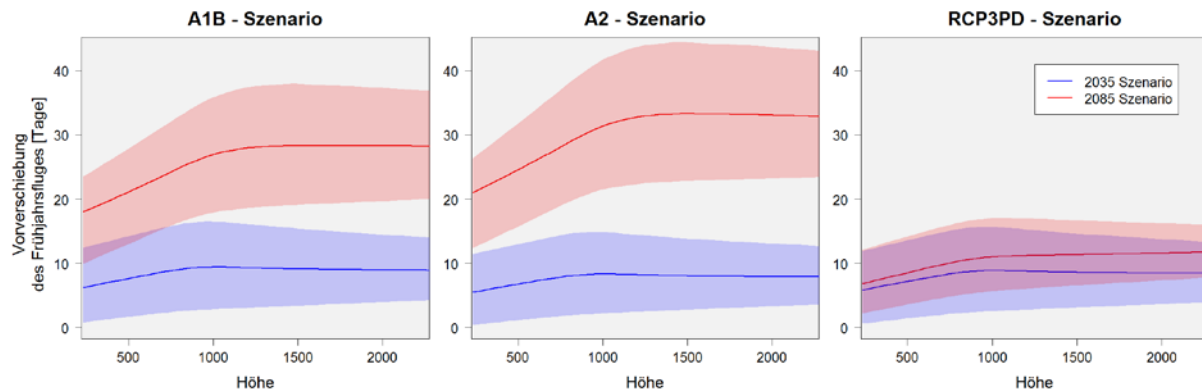


Abb. 10: Vorverschiebung des Frühjahrsfluges der überwinterten Käfer zu früheren Zeitpunkten im Jahr. Dargestellt sind der mittlere Zusammenhang (Linie) sowie der Unsicherheitsbereich (schraffierter Bereich) aufgrund der Unsicherheiten im jeweiligen Klimaszenario. Aus Gründen der Übersichtlichkeit ist der Zeithorizont 2060 nicht abgebildet.

6.4 BEDEUTUNG VON ZUSÄTZLICHEN GENERATIONEN

Die steigenden Temperaturen bewirken eine Zunahme der Anzahl Käfergenerationen, ein abnehmendes Frostrisiko und einen steigenden Trockenstress der Fichte (s. Kap. 7). Eine im Modell simulierte Generationenzahl von beispielsweise 2.8 bedeutet, dass in 24 der simulierten 30 Jahre drei Generationen auftreten und in 6 Jahren nur zwei. Die zusätzlichen Käfergenerationen werden dazu führen, dass schneller eine kritische Populationsgrösse zur Besiedelung vitaler Bäume erreicht werden kann. Allerdings erhöht ein zu starker Populationsanstieg bei mangelnden Ressourcen die intraspezifische Konkurrenz, was wiederum das weitere Wachstum begrenzt (Faccoli und Bernardinelli, 2011).

Grundsätzlich bedeutet eine weitere, vollständige Generation in einem Gebiet einen weiteren Käferflug und damit ein zusätzliches Befallsereignis mit mehr Schadholz pro Jahr. Ob die natürlichen, wirbellosen Feinde wie räuberische und parasitische Insekten den beschleunigten Zyklen zu folgen vermögen, ist nicht bekannt. Gäbe es einen Bruch in der Synchronie der beiden trophischen Ebenen, wäre die Wirkung von zusätzlichen Borkenkäfergenerationen noch stärker.

Entscheidend ist auch die Mortalität angefangener, unvollständiger Generationen im Winter. Üblicherweise überwintert eine Population in ihrem kälteresistentesten Stadium, dem adulten Käfer. Allerdings kann auch in diesem Stadium rund die Hälfte der Käfer im Winter absterben (Schopf und Kritsch, 2010). Wird eine Generation erst im Spätsommer angelegt, kann sie sich im Herbst nur noch bis zu einem späten Larvenstadium oder bis zur Puppe entwickeln. Dies hat zur Folge, dass diese kälteempfindlicheren Stadien deutlich erhöhter Mortalität ausgesetzt sind (Annala, 1969). Da die Winter gemäss allen Szenarien im Schnitt milder werden, dürfte sich die höhere Wintermortalität in Grenzen halten. Mildere Winter spielen auch bei der aktuellen, beispiellosen Gradation des Mountain Pine Beetles in Nordamerika eine wichtige Rolle (Bentz *et al.*, 2010).

7. KLIMAWANDEL UND WIRTSBAUM FICHTE

Das quantitative Angebot am Wirtsbaum Fichte und dessen Disposition gegenüber Käferbefall sind die Grundlage für das Abschätzen von Befallsrisiko und Schadenpotential (Kap. 8). Für deren Modellierung unter veränderten Klimabedingungen müssen verschiedene Aspekte berücksichtigt werden. Einerseits ist die Abwehrfähigkeit der Fichte zum Zeitpunkt des Befalls von herausragender Wichtigkeit (Kap. 7.1). Andererseits bestimmt die künftige Verteilung der Fichte in der Schweiz die potentiellen Risikogebiete (Kap. 7.2).

7.1 TROCKENSTRESS DER FICHTE

Höhere Temperaturen sind häufig auch mit erhöhter Trockenheit gekoppelt. Dies bedeutet für die Wirtspflanze Fichte, dass während heisser Trockenperioden der Wasserbedarf für die Transpiration erhöht ist bei gleichzeitig verringerter Wasserverfügbarkeit. Dies führt zu einem Trockenstress, der die Widerstandskraft der Fichte herabsetzt. Vor allem die sekundäre Produktion von Harz nimmt als Reaktion auf das Eindringen von Borkenkäfern ab, wenn diese den Harzfluss der konstitutiven Primärabwehr überwunden haben und sich ins Phloem einbohren können (Lieutier, 2004; Raffa *et al.*, 2015). Netherer *et al.* (2015) konnten zeigen, dass sich mit steigendem Trockenstress des Baumes der Besiedelungserfolg durch den Buchdrucker erhöht, die Wirtsakzeptanz bei sehr stark durch Trockenstress geschwächten Fichten jedoch wieder abnimmt.

Unter heutigen Bedingungen beobachtet man erhöhten Trockenstress meist nur kleinflächig und während kurzer Perioden (Abb. 11, links). Für mittlere Jahre wurden erhöhte mittlere Trockenstresswerte lediglich an südexponierten Tallagen des Wallis und Tessins sowie am Jurasüdfuss und im Rheintal berechnet. Vor allem in den Höhenlagen der Alpen und des Jura spielt Trockenheit heute für die Fichte kaum eine Rolle. Eine Ausnahme bildete das heisse und trockene Jahr 2003 (Abb. 11, rechts).

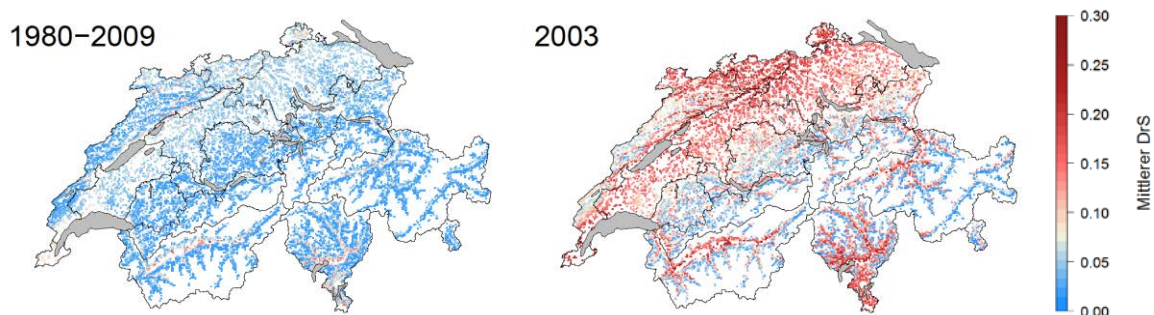


Abb. 11: Mittlerer jährlicher Trockenstressindex DrS für die Fichte als Mittelwert der Jahre 1980-2009 (links) und das Hitzejahr 2003 (rechts).

Unter den beiden feuchteren Realisierungen des A1B-Szenarios REGCM3 und RCA ist bis Mitte des Jahrhunderts vor allem im Mittelland mit einer Zunahme des mittleren Trockenstress zu rechnen, die sich Ende des Jahrhunderts bis in die Voralpen erstrecken dürfte (Abb. 12). Die grössten Probleme mit Trockenheit erwarten die Fichte hier in den tiefen Lagen des Rhonetals und des Tessins, sowie den tiefen südexponierten Lagen des Jura. Unter Annahme einer trockenen Modellrechnung (CLM) sind bereits in der ersten Hälfte des Jahrhunderts weite Teile des Mittellandes von erhöhter Trockenheit betroffen. Bis Ende des Jahrhunderts ist für die meisten Teile der Schweiz, mit Ausnahme der hohen alpinen Lagen von erhöhtem (Voralpen und hohe Lagen des Jura) bis stark erhöhtem Trockenstress (Mittelland, untere Juralagen, alpine Tallagen, Tessin) auszugehen. Eine vergleichbare Situation wie im Hitzejahr 2003 würde dann in einem durchschnittlichen Jahr zu erwarten sein.

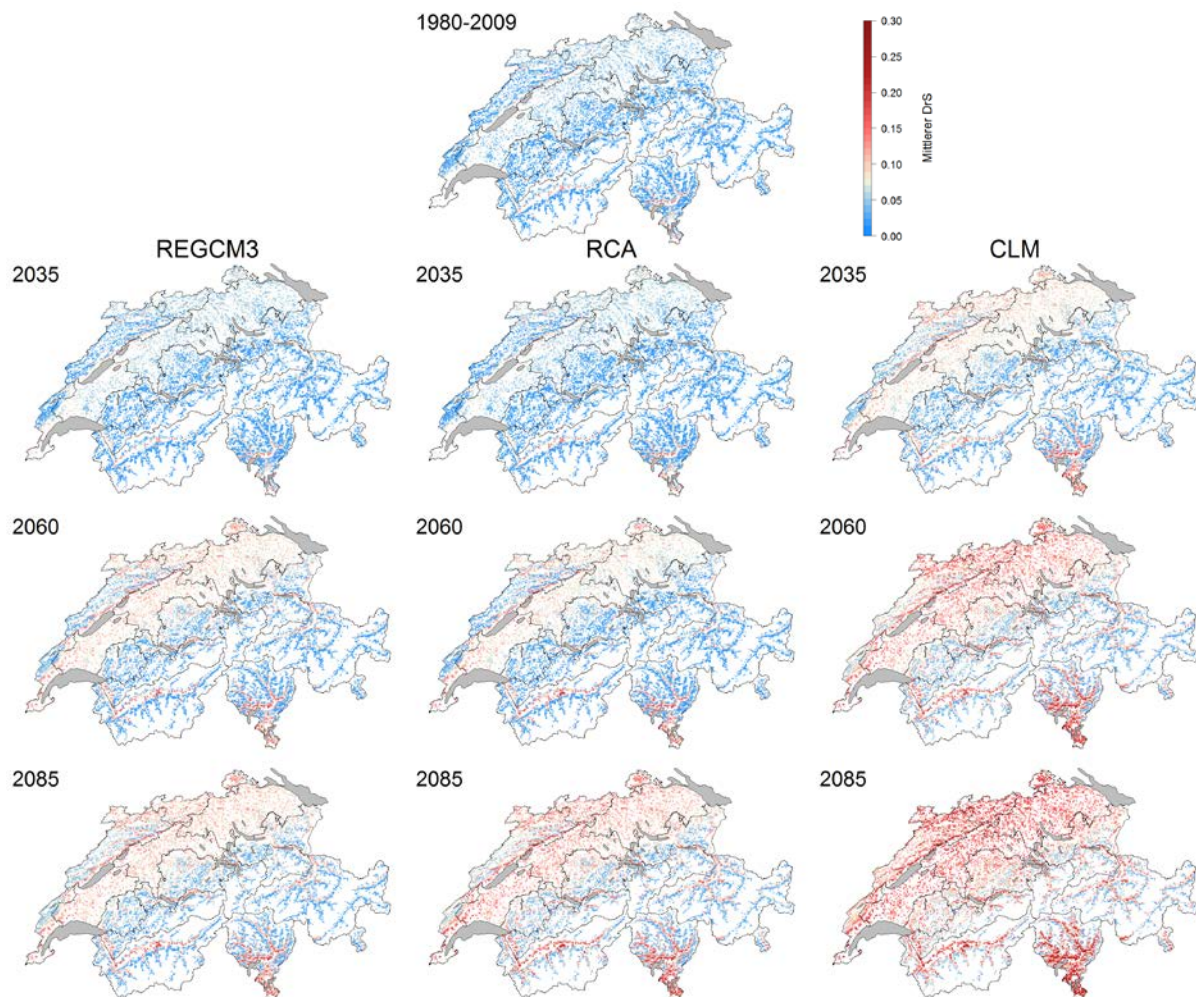


Abb. 12: Mittlerer jährlicher Trockenindex DrS für die Fichte. Die Abbildung zeigt die aktuelle Situation (oben Mitte) sowie drei Perioden im Verlaufe des Jahrhunderts. Die zukünftige Entwicklung ist für drei verschiedene Realisierungen des A1B-Klimaszenarios dargestellt: ein feuchtes (REGCM3), ein mittleres (RCA) und ein trockenes Szenario (CLM).

In Tieflagen dürfte der Fichtenanteil – gesteuert durch die Bewirtschaftung (vermehrte Naturverjüngung) und infolge Zwangsnutzung – bis Ende des Jahrhunderts weiter zurückgehen, während die Fichte sich in den Hochlagen weiterhin behaupten wird. Da ihre natürliche Ablösung durch Laubbaumarten in mittleren Lagen noch länger dauern wird, der Buchdrucker aber von den wärmeren und trockeneren Bedingungen profitiert, dürften diese Lagen noch einige Zeit das höchste Befallsrisiko aufweisen.

7.2 ENTWICKLUNG DER FICHTEN-VERBREITUNG

Bereits heute ist ein Rückgang der Fichte im Mittelland und den Voralpen festzustellen (Abb. 13), wahrscheinlich als Folge von Windwurf, Borkenkäfer und Bewirtschaftung. Im Alpenraum und auf der Alpen-Südseite nahm die Fichte hingegen zu. Der zu erwartende Trockenstress v.a. in den Tieflagen wird höchstwahrscheinlich auch in Zukunft zu erhöhter Mortalität, reduzierter Regeneration, langsamerem Wachstum und geringerer Konkurrenzfähigkeit der Fichte führen (Bugmann *et al.*, 2014). Mit den steigenden Temperaturen wird in höheren Lagen aber auch neues Fichten-Habitat zur Verfügung stehen, begünstigt durch das Auflassen von extensiv genutzten Weiden (Landnutzungsänderung). Diese Flächen werden allerdings erst nach einer gewissen Zeit mit adulten, befallsfähigen Fichten bestockt sein, da die Samen erst dorthin gelangen müssen und die Bäume wachsen und mit anderen Baumarten konkurrieren müssen.

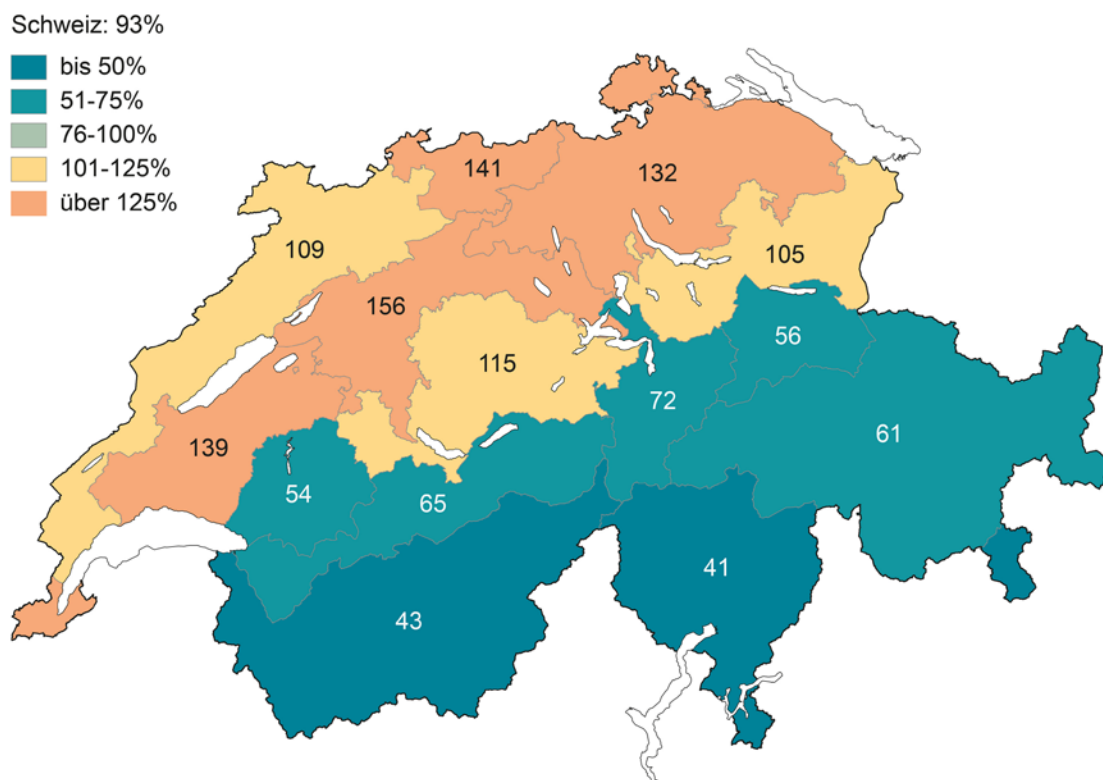


Abb. 13: Nutzung und Mortalität der Fichte im Verhältnis zum Zuwachs (2004/06-2009/13). Quelle: LFI/WSL 2014.

Die Simulationsergebnisse (Abb. 14) zeigen einen Rückgang der Fichten-Biomasse in mittleren Lagen bis 2035, sowie eine darauffolgende Zunahme im Alpengebiet durch das Hochwandern der Fichte und das Wachstum auf den neu zur Verfügung stehenden Flächen.

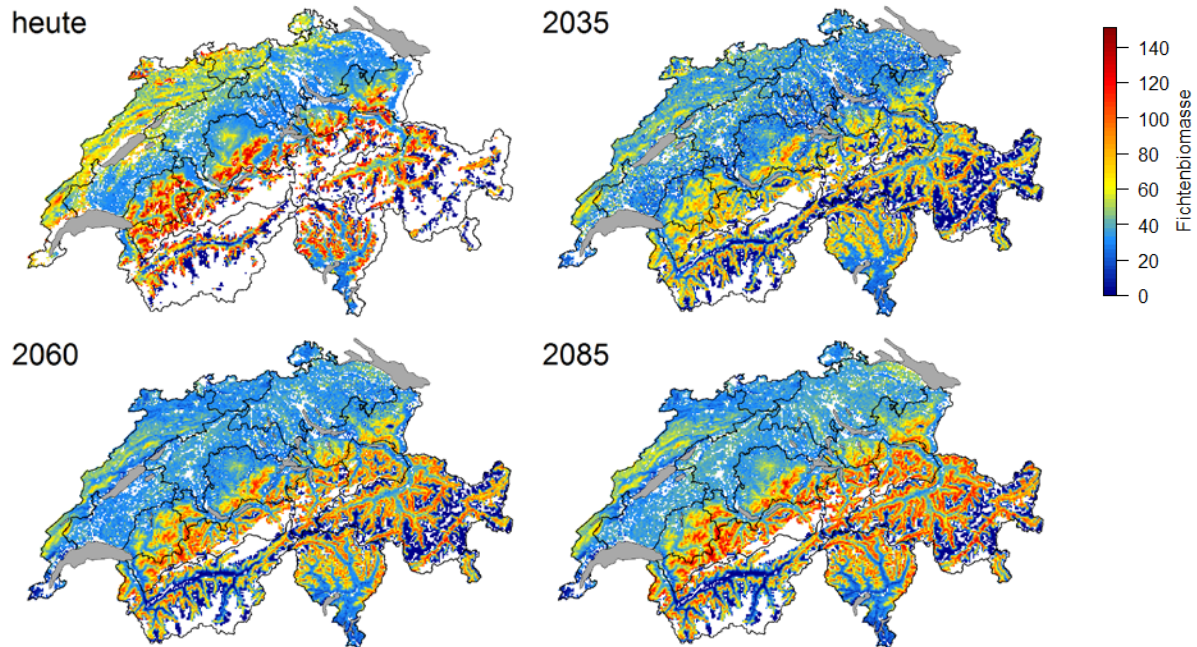


Abb. 14: Modellierter Verbreitung der Fichten-Biomasse (t/ha) heute und für drei Zeitpunkte unter dem A1B-Klimaszenario.

8. MODELLIERUNG DER BEFALLSPRÄDISPOSITION

Die Prädisposition eines Bestandes gegenüber Käferbefall hängt von einer Vielzahl von biotischen und abiotischen Faktoren ab (Netherer und Nopp-Mayr, 2005). Von elementarer Bedeutung ist das Vermehrungspotential des Buchdruckers (Kap. 6). Ausserdem ist die Abwehrfähigkeit des Wirtsbaumes Fichte und somit die Trockenheit einer Region von grosser Bedeutung (Kap. 7.1). Des Weiteren spielen Faktoren wie Sturmanfälligkeit, Befallsfähigkeit der Bäume und Artenzusammensetzung des Bestandes eine wichtige Rolle.

Unter heutigen Bedingungen ist die Prädisposition im zentralen und nordöstlichen Mittelland am grössten (Abb. 15 oben). Geringere Gefahr für Käferbefall besteht in den Voralpen, im Rheintal und im Jura. Die niedrigste Gefährdung haben die höheren Lagen

der Alpen, vor allem im Engadin, die Tieflagen des Rhonetals und das Tessin. Aufgrund der Klimaveränderung wird die Prädisposition im Verlauf des Jahrhunderts graduell ansteigen (Abb. 15). Bis Ende des Jahrhunderts kann vor allem im Mittelland, aber auch in den Voralpen und im Jura eine mittlere bis sehr hohe Prädisposition erreicht werden. Lediglich im Tessin, den nordexponierten Tieflagen des Rhonetals und im Oberengadin bleibt die Gefährdung gering.

Die betrachteten Szenarien beinhalten keine Veränderung in der Bestandeszusammensetzung, da hierfür keine verlässlichen Szenarien zur Verfügung stehen, die ein zukünftiges Waldmanagement geeignet berücksichtigen. Es ist jedoch zu erwarten, dass der Fichtenanteil im Mittelland weiter zurückgehen und die Fichte sich in höheren Lagen der Alpen etablieren wird (Bugmann *et al.*, 2014; siehe auch Kap. 7.2). Je nach Ausmass der Änderungen in der Bestandeszusammensetzung würde dies eine Verschiebung der Gefährdung vom Mittelland in Richtung Alpen und Voralpen zur Folge haben.

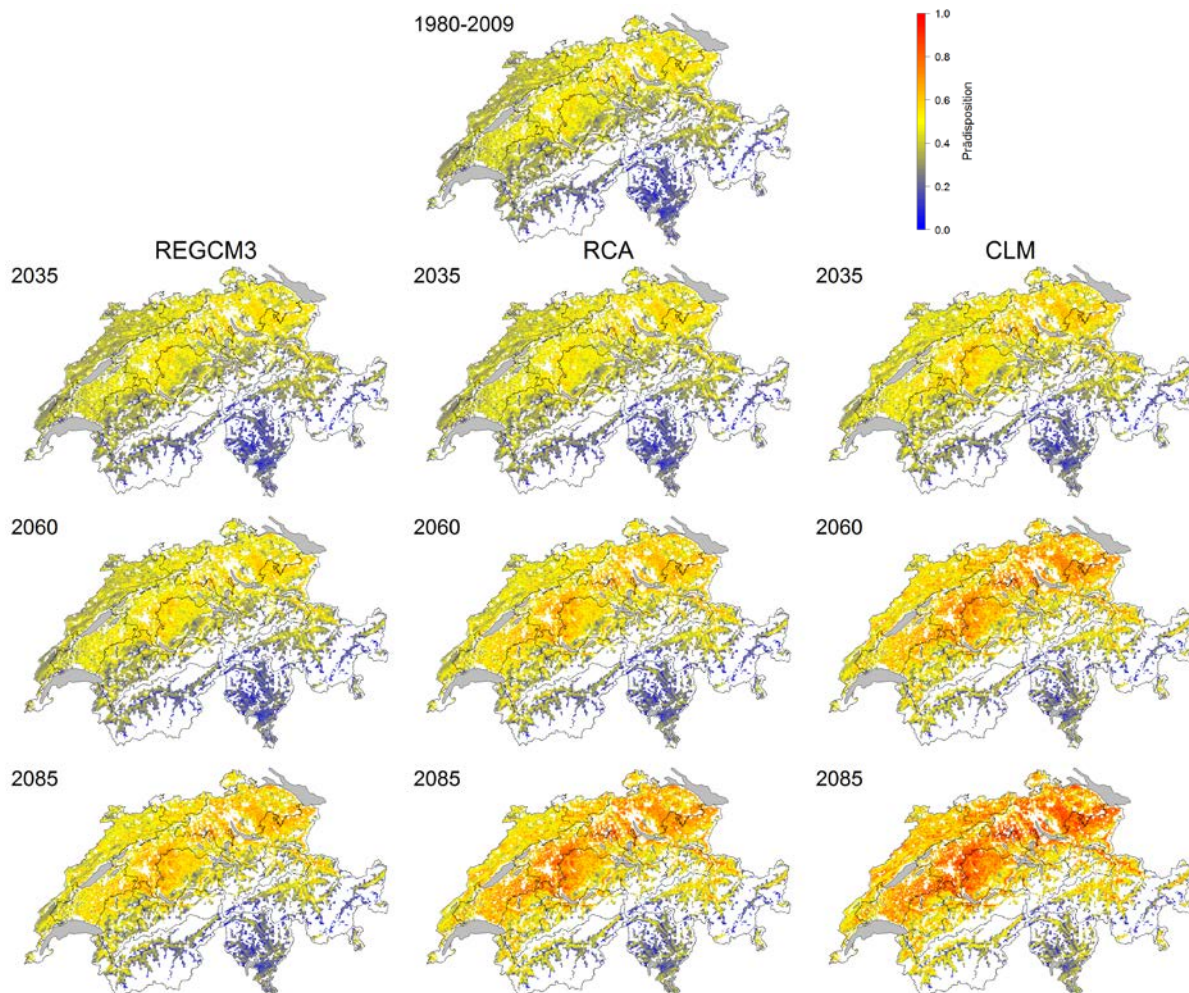


Abb. 15: Prädisposition der Waldbestände gegenüber Buchdruckerbefall für die heutige Situation (oben) sowie für drei Perioden des 21. Jahrhunderts und für drei Realisierungen des A1B-Klimaszenarios (REGCM3, feucht; RCA, mittel; CLM, trocken). Die Prädisposition wurde auf Werte zwischen 0 (keine Gefährdung) und 1 (hohe Gefährdung) normiert.

9. ENTWICKLUNG DES BUCHDRUCKERS UND DER TROCKENHEIT IN BEISPIELGEBIETEN

Die stark strukturierte Topographie der Schweiz bewirkt ein räumlich heterogenes Muster von unterschiedlichen Umweltbedingungen, die wiederum zu regionalen Unterschieden in der Phänologie des Buchdruckers führen. Beispielsweise variiert die Temperatur in Abhängigkeit von Höhenlage, Exposition und geographischer Lage. In den folgenden Abschnitten wird die unterschiedliche Entwicklung der Käferpopulationen anhand verschiedener regionaler Beispiele erläutert und der Einfluss des Klimawandels gegen Ende des Jahrhunderts (2070-2099) für das A1B-Szenario aufgezeigt. Die Grafiken für den Buchdrucker zeigen jeweils im oberen Teil die Stadienentwicklung bis zum Jungkäfer unter der Rinde. Sobald die Käfer ausfliegen, erscheinen sie als schwärmende Käfer im unteren Grafikteil. Die Ergebnisse sind jeweils für das aktuelle Klima und das erwähnte Szenario als mittlerer Jahresverlauf (gemittelte Tagestemperaturen der 30-Jahresperiode) dargestellt, als Vergleich ergänzt mit der Entwicklung im Hitzejahr 2003. Zusätzlich ist die Entwicklung des Fichtentrockenstress für die jeweiligen Regionen als Anzahl Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstressindex dargestellt.

Bei der Auswahl der Regionen, die sich an den Waldwirtschaftsregionen nach LFI orientieren, wurde versucht, die geographische und topographische Diversität der für den Buchdrucker relevanten Regionen abzudecken (Abb. 16):

- Mittelland-Ost 400 m ü.M.
- Voralpen-Mitte 1000 m
- Jura-West 800 m, südexponiert
- Alpen-Südost 1000 m, nord- und südexponiert
- Alpen-Nordwest 1500 m.

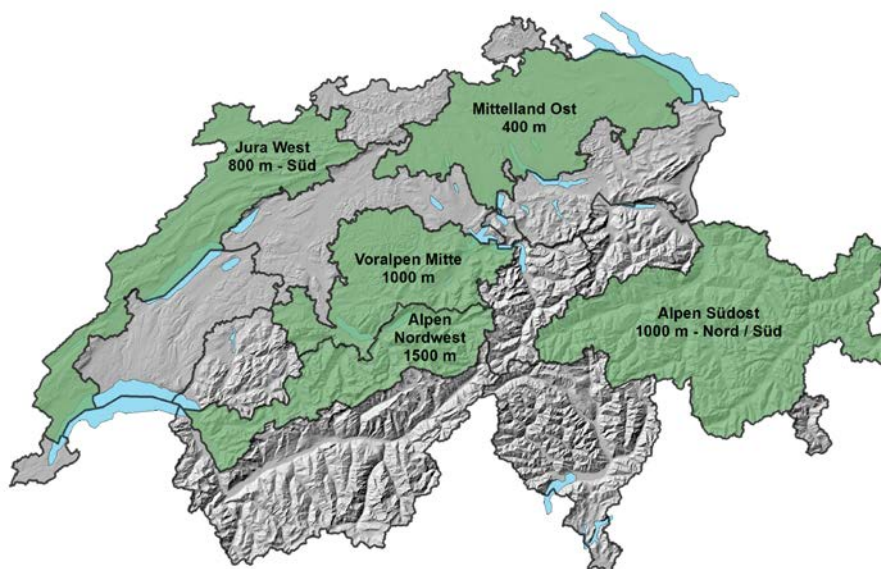


Abb. 16: Für die Modellierung der Buchdrucker-Phänologie und der Trockenheit ausgewählte Beispielregionen mit verschiedenen Höhenstufen und Expositionen.

Die dargestellten Ergebnisse zeigen für die jeweilige Region einen bezüglich Höhenlage und Exposition durchschnittlichen Standort, basierend auf lokal interpolierten Wetterdaten von MeteoSchweiz. Spezifische lokale Gegebenheiten können jedoch einen teilweise erheblichen Einfluss auf die Entwicklung der Käferpopulation vor Ort haben.

9.1 MITTELLAND-OST (400 M Ü.M.)

In der Region Mittelland-Ost auf 400 m werden heute normalerweise zwei Käfergenerationen (G1 und G2) pro Jahr mit Geschwisterbruten angelegt (Abb. 7 und Abb. 17 links). Je nach Witterungsbedingungen fliegt die G1 ganz oder teilweise aus und die weissen Stadien der G2 können sich grösstenteils bis zum Jungkäferstadium entwickeln. In besonders warmen Jahren wie beispielsweise 2003 (Abb. 17, Mitte) kann sogar eine dritte Generation (G3) erzeugt werden. Der erste Flug der überwinterten Käfer erfolgte 2003 bereits Anfang April und der Flug der G1 knapp einen Monat früher als in einem durchschnittlichen Jahr.

Unter dem A1B-Szenario wird für das Mittelland-Ost auf 400 m eine mittlere Änderung der durchschnittlichen Tagestemperaturen um mehr als 4.5°C erwartet. Dadurch wird es bereits in durchschnittlichen Jahren regelmässig zum Anlegen einer dritten Generation kommen (Abb. 17, rechts). Die Flugphasen der einzelnen Generationen verschieben sich zu früheren Zeitpunkten im Jahr und etwa die Hälfte der Käfer der G2

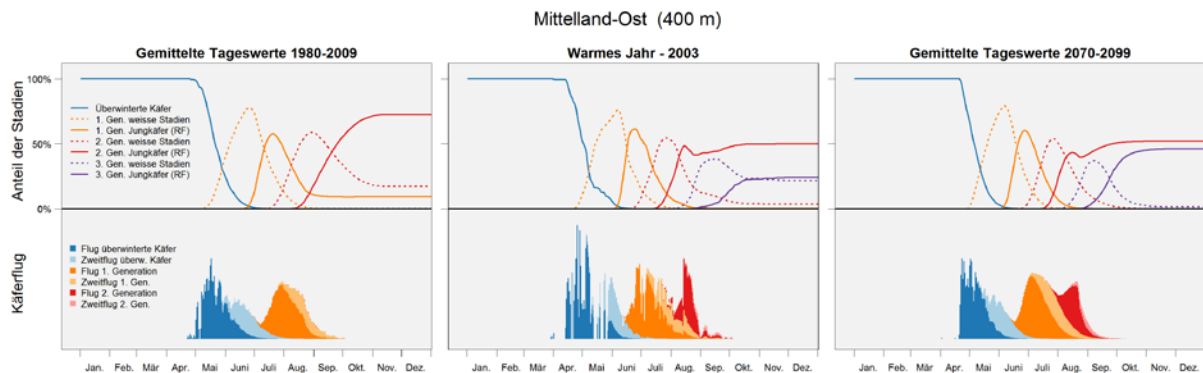


Abb. 17: Stadienentwicklung und Flug des Buchdruckers in der Region Mittelland-Ost auf 400 m. Dargestellt sind ein Jahr mit den gemittelten Tagestemperaturen der Jahre 1980-2009 (links), das Hitzejahr 2003 (Mitte) und ein Jahr mit gemittelten Tagestemperaturen unter dem A1B-Szenario am Ende des Jahrhunderts (2070-2099) (rechts). Der obere Teil der Abbildung zeigt den Verlauf der einzelnen Entwicklungsstadien einer Buchdruckerpopulation unter der Rinde ("weisse Stadien" = Ei, Larve und Puppe; Jungkäfer = Käfer während des Reifungsfrasses (RF) unter der Rinde). Der untere Teil zeigt den relativen Verlauf des Käferflugs für die jeweiligen Generationen. Ein Teil der Käfer macht nach Anlage der ersten Brut und einem Regenerationsfrass einen Zweitflug und legt eine Geschwisterbrut an. Die y-Achsen zeigen den täglichen, relativen Anteil der einzelnen Stadien an der Gesamtpopulation (oben), bzw. die täglichen Käferflugdichten (unten).

kann eine dritte Generation anlegen. In warmen Jahren ist zu erwarten, dass die G2 fast vollständig ausfliegen wird und alle Individuen der G3 das Jungkäferstadium erreichen. Der Frühjahrsflug könnte dann bereits Mitte/Ende März beginnen.

Ausserdem werden steigende Temperaturen und abnehmende Sommerniederschläge unter dem A1B-Szenario bis Mitte des Jahrhunderts zu einem leichten, danach zu einem stärkeren Anstieg des Trockenstresses für die Fichte führen (Abb. 18). Im Mittel wird sich im Vergleich zur heutigen Situation die Anzahl Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstressindex DrS von unter 20 auf 40 in etwa verdoppeln.

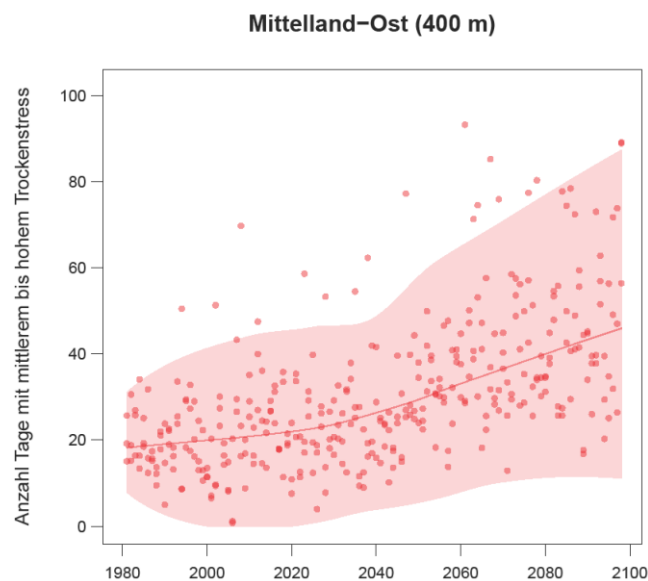


Abb. 18: Anzahl Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstress (DrS) der Fichte pro Jahr (d.h. Tage mit einem DrS-Wert über 0.5) in der Region Mittelland-Ost auf 400 m Höhe. Die Abbildung zeigt die Entwicklung des Trockenstresses unter dem A1B-Szenario für alle verwendeten Klimamodelle (REGCM3, RCA und CLM). Der schraffierte Bereich bezeichnet das 95%-Vorhersageintervall.

9.2 VORALPEN-MITTE (1000 M Ü.M.)

In der Region Voralpen-Mitte auf 1000 m (gemittelt über verschiedene Expositionen) entwickelt sich heute durchschnittlich eine Käfergeneration pro Jahr (Abb. 19). In warmen Jahren wie 2003 können Käfer der frühen Brut der G1 noch im gleichen Jahr ausfliegen und eine zweite Generation anlegen. Unter veränderten Klimabedingungen (A1B) wird sich regelmässig eine zweite Generation entwickeln können. Unter sehr warmen Bedingungen könnte sogar noch ein Teil der G2 ausfliegen und eine dritte Generation anlegen.

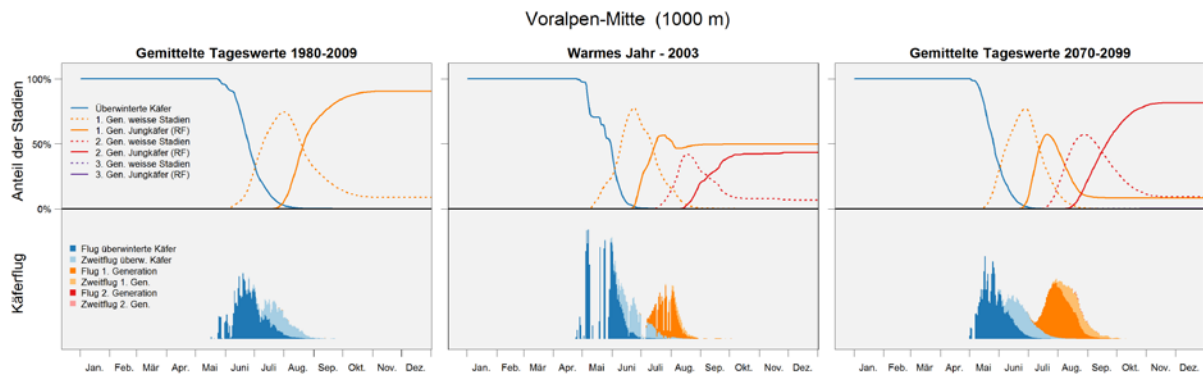


Abb. 19: Stadienentwicklung und Flug des Buchdruckers in der Region Voralpen-Mitte auf 1000 m. Dargestellt sind ein Jahr mit den gemittelten Tagestemperaturen der Jahre 1980-2009 (links), das Hitzejahr 2003 (Mitte) und ein Jahr mit gemittelten Tagestemperaturen unter dem A1B-Szenario am Ende des Jahrhunderts (2070-2099) (rechts). Weitere Erklärungen siehe Abb. 17.

Der Trockenstress für die Fichte ist hier geringer als im Mittelland, wird aber vor allem ab Mitte des Jahrhunderts verstärkt ansteigen (Abb. 20). So wird die Anzahl Tage mit erhöhtem Trockenstress gegenüber heute um knapp 20 Tage zunehmen.

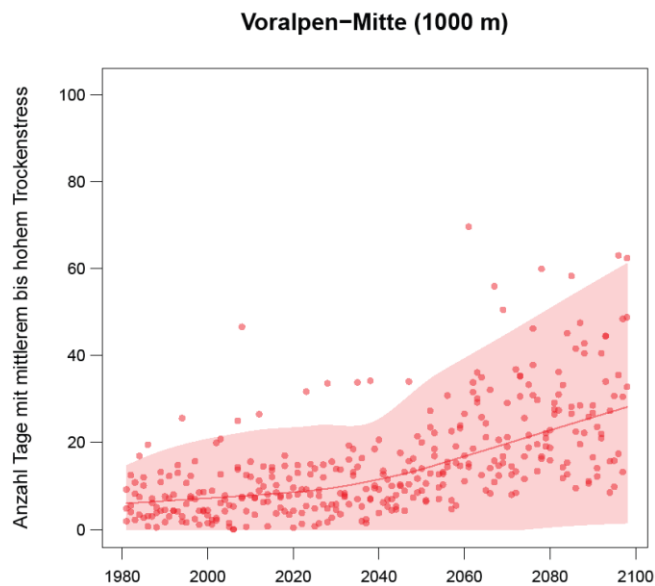


Abb. 20: Anzahl Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstress der Fichte pro Jahr (d.h. Tage mit einem DrS-Wert über 0.5) in der Region Voralpen-Mitte auf 1000 m Höhe. Die Abbildung zeigt die Entwicklung des Trockenstress unter dem A1B-Szenario für alle verwendeten Klimamodelle (REGCM3, RCA und CLM). Der schraffierte Bereich bezeichnet das 95%-Vorhersageintervall.

9.3 JURA-WEST (800 M Ü.M., SÜDEXPONIERT)

Für den Schweizer Jura (Region Jura-West) wurden die südexponierten Standorte auf etwa 800 m betrachtet. Je nach Temperaturverlauf einzelner Jahre ist hier eine grosse Bandbreite der Generationsentwicklung zu beobachten. Während sich heute in kalten Jahren nur eine Generation entwickelt, werden in einem durchschnittlichen Jahr zwei Generationen angelegt (Abb. 21). Unter warmen Bedingungen wie 2003 kann Ende August noch ein Teil der G2 ausfliegen und möglicherweise eine dritte Generation anlegen. Diese erreicht allerdings bis zum Winter grösstenteils das Jungkäferstadium nicht mehr.

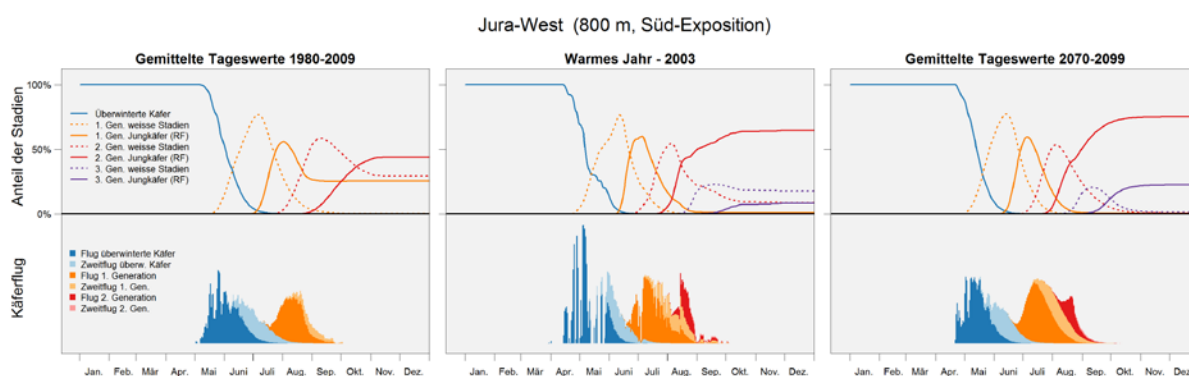


Abb. 21: Stadienentwicklung und Flug des Buchdruckers in der Region Jura-West auf 800 m, Süd-Exposition. Dargestellt sind ein Jahr mit den gemittelten Tagestemperaturen der Jahre 1980-2009 (links), das Hitzejahr 2003 (Mitte) und ein Jahr mit gemittelten Tagestemperaturen unter dem A1B-Szenario am Ende des Jahrhunderts (2070-2099) (rechts). Weitere Erklärungen siehe Abb. 17.

Bis Ende des Jahrhunderts wird für die betrachteten Standorte eine durchschnittliche Erhöhung der Tagesmitteltemperatur von etwa 3°C prognostiziert (A1B-Szenario). Dies führt in einem durchschnittlichen Jahr dazu, dass die gesamte erste Generation und noch ein Teil der zweiten Generation ausfliegen kann. In kalten Jahren werden alle Käfer der ersten Generation eine zweite anlegen können und unter warmen Bedingungen sogar die meisten Käfer der G2 eine dritte.

In der Wirtschaftsregion Jura-West erfahren die Fichten bereits heute im Mittel mehr als 20 Tage erhöhten Trockenstress (Abb. 22). Bis Ende des Jahrhunderts wird dieser Wert auf über 40 Tage ansteigen und in einigen Jahren sogar Werte von über 80 Tage erreichen.

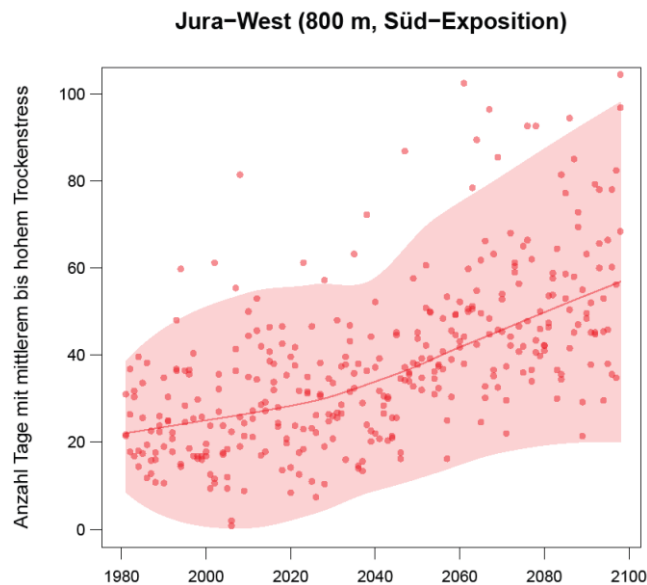


Abb. 22: Anzahl Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstress der Fichte pro Jahr (d.h. Tage mit einem DrS-Wert über 0.5) in der Region Jura-West auf 800 m Höhe, Süd-Exposition. Die Abbildung zeigt die Entwicklung des Trockenstressses unter dem A1B-Szenario für alle verwendeten Klimamodelle (REGCM3, RCA und CLM). Der schraffierte Bereich bezeichnet das 95 %-Vorhersageintervall.

9.4 ALPEN-SÜDOST (1000 M Ü.M., NORD- UND SÜD-EXPOSITION)

Vor allem in Gebirgsregionen kann es starke Unterschiede zwischen nord- und südexponierten Standorten geben. An den betrachteten Standorten der Region Alpen-Südost auf 1000 m ist die mittlere Tagestemperatur an Südhängen um knapp 2.5°C höher als an nordexponierten Standorten. Dies führt dazu, dass der Ausflug der überwinterten Käfer auf der Südseite generell früher erfolgt (Abb. 23). Im Mittel wird am Nordhang nur eine Generation angelegt. Am Südhang entwickelt sich die erste Generation vollständig und etwa die Hälfte der Käfer der G1 legen eine zweite Generation an. Im Hitzejahr 2003 konnte sich an Nordhängen eine Generation vollständig entwickeln und vereinzelt Käfer der G1 flogen sogar aus, während sich an Südhängen fast zwei komplette Generationen entwickelten.

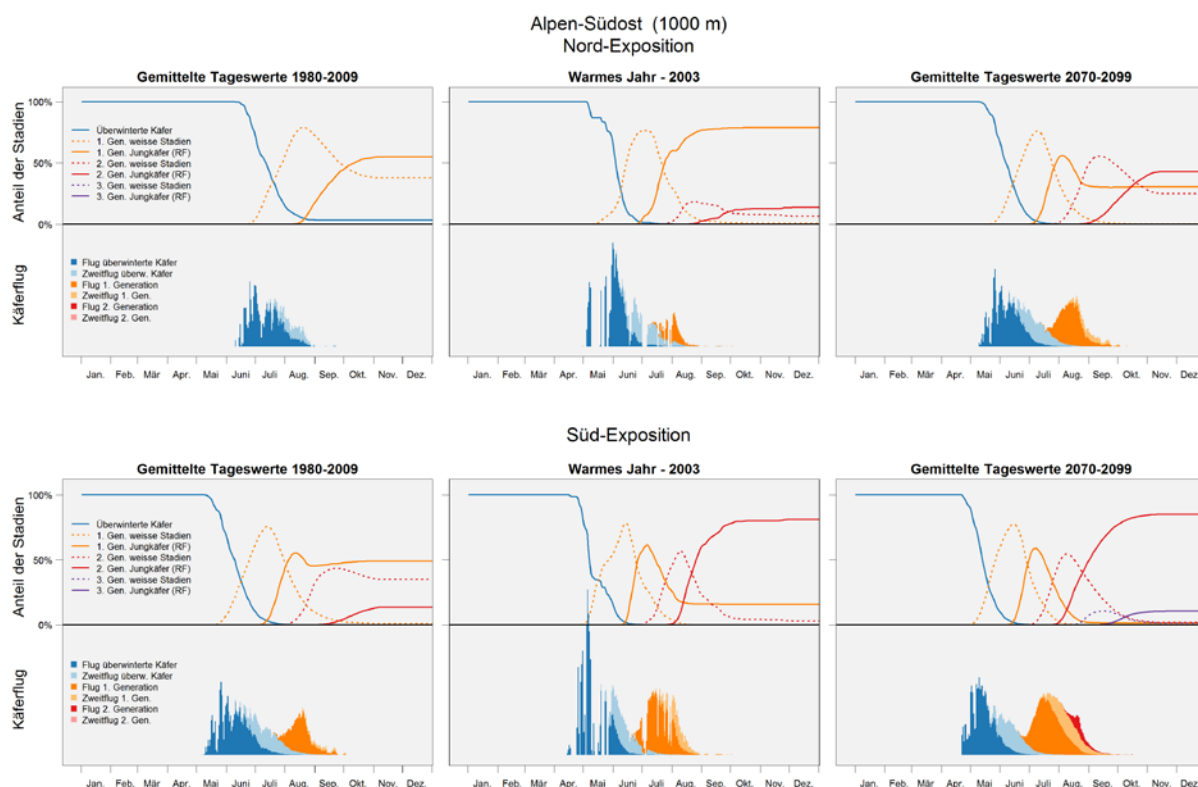


Abb. 23: Stadienentwicklung und Flug des Buchdruckers in der Region Alpen-Südost auf 1000 m. Die Abbildung zeigt die Unterschiede zwischen nord- (oben) und südexponierten Hängen (unten). Dargestellt sind jeweils ein Jahr mit den gemittelten Tagestemperaturen der Jahre 1980-2009 (links), das Hitzejahr 2003 (Mitte) und ein Jahr mit gemittelten Tagestemperaturen unter dem A1B-Szenario am Ende des Jahrhunderts (2070-2099) (rechts). Weitere Erklärungen siehe Abb. 17.

Durch die prognostizierte Klimaerwärmung im A1B-Szenario verschiebt sich das Entwicklungsmuster so, dass an Nordhängen zum Ende des Jahrhunderts etwa die gleiche Entwicklung zu erwarten ist wie sie zurzeit an Südhängen beobachtet werden kann. Auf südexponierten Standorten werden sich im Mittel zwei Generationen komplett entwickeln und noch vereinzelte Käfer der G2 ausfliegen können.

Der Trockenstress der Fichte ist ebenfalls stark expositionsabhängig (Abb. 24). Während an Nordhängen bis Mitte des Jahrhunderts kaum Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstress zu beobachten sind, führen vor allem höhere Temperaturen und stärkere Sonneneinstrahlung an Südhängen bereits heute im Mittel zu Werten von etwa 20 Tagen. Der Anstieg bis Ende des Jahrhunderts liegt im Vergleich zu heutigen Werten an südexponierten Standorten mit 20 Tagen etwa doppelt so hoch wie der Anstieg an nordexponierten Standorten.

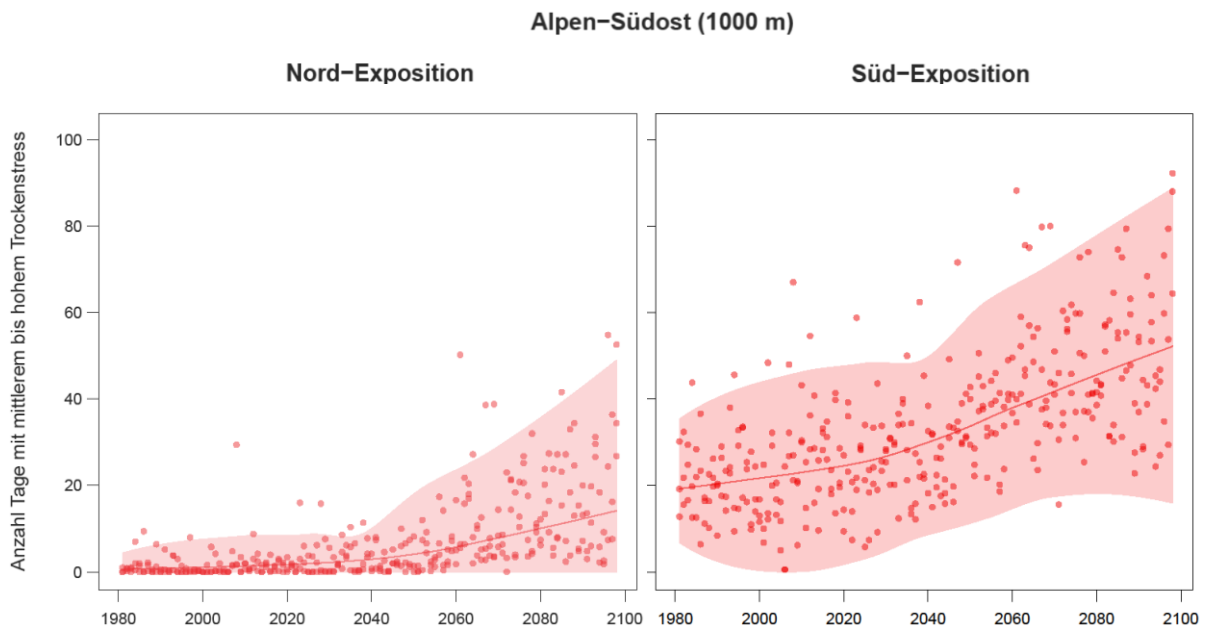


Abb. 24: Anzahl Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstress der Fichte pro Jahr (d.h. Tage mit einem DrS-Wert über 0.5) in der Region Alpen-Südost auf 1000 m Höhe an nordexponierten (links) und südexponierten Standorten (rechts). Die Abbildung zeigt die Entwicklung des Trockenstresses unter dem A1B-Szenario für alle verwendeten Klimamodelle (REGCM3, RCA und CLM). Der schraffierte Bereich bezeichnet das 95 %-Vorhersageintervall.

9.5 ALPEN-NORDWEST (1500 M Ü.M.)

In der Region Alpen-Nordwest auf 1500 m fliegt heute gemäss Modell in einem durchschnittlichen Jahr und über die Nord- und Südhänge gemittelt nur ein Teil der Käfer aus (Abb. 25). Im Hitzejahr 2003 hingegen konnte sich die erste Generation fast vollständig bis zum Jungkäferstadium entwickeln. Durch den Klimawandel wird sich Ende des Jahrhunderts auf 1500 m in allen Jahren eine Generation vollständig entwickeln, und im Schnitt der Jahre werden zusätzlich einige Käfer der G1 ausfliegen können.

Auch in dieser Region ist bei der Interpretation der Ergebnisse zu berücksichtigen, dass es zum Teil erhebliche lokale Unterschiede zwischen der Entwicklung an Nord- und Südhängen gibt. Während in durchschnittlichen bis kalten Jahren an Nordhängen die Käfer gemäss Modell nur teilweise ausfliegen (Nicht-Erreichen der Temperaturschwelle für den Flug), fliegen an Südhängen die meisten überwinterten Käfer aus. Abhängig von den jeweiligen Temperaturen können sich die Käfer der G1 teilweise nicht bis ins Jungkäferstadium entwickeln.

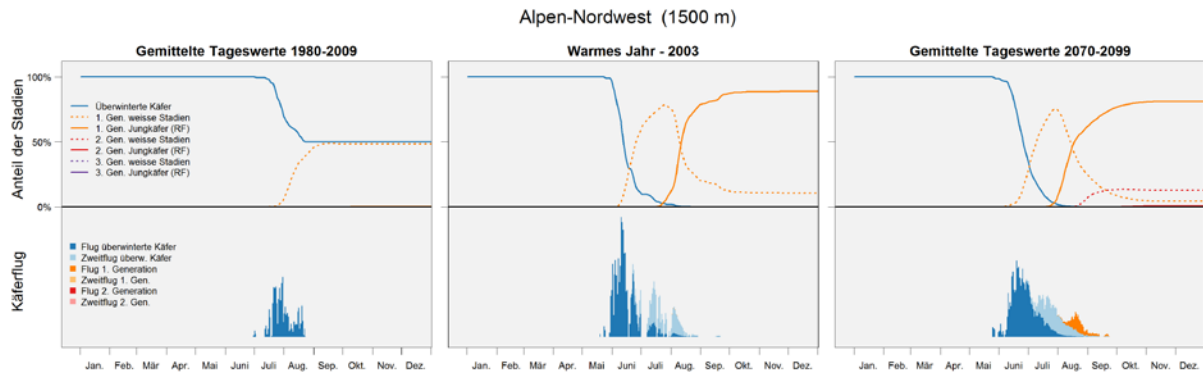


Abb. 25: Stadienentwicklung und Flug des Buchdruckers in der Region Alpen-Nordwest auf 1500 m. Dargestellt sind ein Jahr mit den gemittelten Tagestemperaturen der Jahre 1980-2009 (links), das Hitzejahr 2003 (Mitte) und ein Jahr mit gemittelten Tagestemperaturen unter dem A1B-Szenario am Ende des Jahrhunderts (2070-2099) (rechts). Weitere Erklärungen siehe Abb. 17.

Der Trockenstress der Fichte in den Nordwestalpen auf 1500 m unterscheidet sich wie bei der Region Alpen-Südost ebenfalls zwischen nord- und südexponierten Standorten. Gemittelt über alle Expositionen entwickelt er sich ähnlich der bisher beschriebenen Alpen- und Voralpen-Regionen (Abb. 26). Die Anzahl Tage mit erhöhtem Trockenstress liegt aber niedriger als in den tiefer gelegenen Regionen.

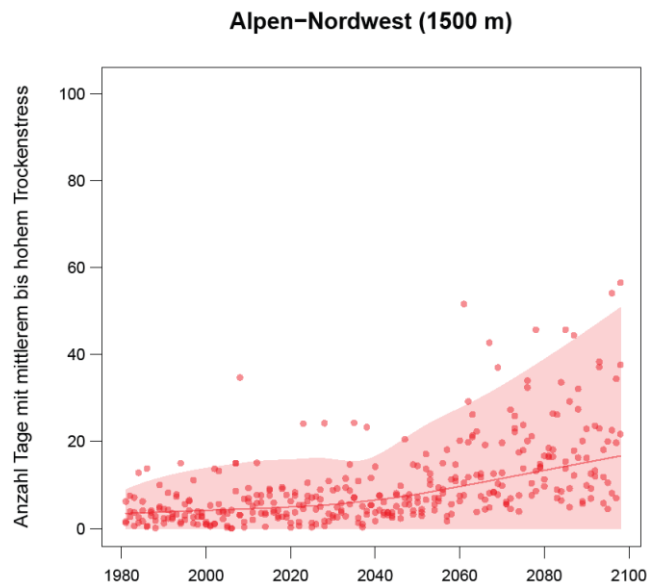


Abb. 26: Anzahl Tage mit mittlerem bis maximalem Trockenstress der Fichte pro Jahr (d.h. Tage mit einem DrS-Wert über 0.5) in der Region Alpen-Nordwest auf 1500 m Höhe. Die Abbildung zeigt die Entwicklung des Trockenstresses unter dem A1B-Szenario für alle verwendeten Klimamodelle (REGCM3, RCA und CLM). Der schraffierte Bereich bezeichnet das 95%-Vorhersageintervall.

10. GRENZEN DER MODELLIERUNG

Modelle stellen immer eine Vereinfachung der Wirklichkeit dar. Dabei wird versucht, alle für eine Fragestellung relevanten Prozesse abzubilden. Die Güte der Modellergebnisse wird jedoch aus verschiedenen Gründen wie beispielsweise mangelnde Datenverfügbarkeit, unvollständiges Grundlagenwissen und Prozessverständnis sowie Unsicherheiten der Eingangsgrößen limitiert. Obwohl der Buchdrucker eines der bestuntersuchten Schadinsekten Europas ist, bestehen noch einige offene Fragen und es sind bei weitem noch nicht alle relevanten Prozesse quantitativ untersucht. Ausserdem ist die Verfügbarkeit von Meteodaten und Bestandesparametern sowie deren Auflösung räumlich wie zeitlich limitiert. Folglich existieren Datenlücken, die eine exakte Modellierung begrenzen.

Die zur Parameterschätzung verwendeten Käfer-Fangdaten ermöglichten es, einige Modellparameter gut einzugrenzen, während andere nur näherungsweise abgeleitet werden konnten. Eine wesentliche Unsicherheit besteht vor allem bei der Abschätzung der täglichen Ausflugrate der Käfer. Zudem musste die Modellierung der Käferphänologie auf die wichtigsten Einflussgrößen – Temperatur und Tageslänge – beschränkt werden, da weitere relevante Parameter wie Niederschlag und Wind wegen unzureichender Auflösung und Verfügbarkeit weggelassen werden mussten. Folglich könnte der Käferflug in extrem regen- oder windreichen Perioden überschätzt werden.

Die Simulationen berücksichtigen die individuelle Variabilität innerhalb der Käferpopulationen sowie bis zu einem gewissen Grad kleinräumig heterogene Umweltbedingungen. Das Modell wurde mit Freilanddaten parametrisiert, welche diese Heterogenitäten (z.B. unterschiedliche Entwicklung an Nord- und Südseite des Stammes, unterschiedliche Bestandesdichte, Mikroklima) implizit abbilden. Allerdings ist es ohne aufwendige lokale Messungen und genaueren, hochauflösenden Meteodaten nicht möglich, das Modell zum Beispiel an Bestände mit einem starken kleinräumigen Temperaturgradienten anzupassen. So simulierte das Modell beispielsweise an einem Standort im Tessin nicht den ersten Flug einiger Käfer Mitte April, sondern erst den Hauptflug ab Juni, da die Meteodaten nur einen niedrigen, auf dieser Höhe durchschnittlichen Temperaturwert lieferten. Der reale Standort erfuhr allerdings mit einigen stark besonnten, südexponierten Bestandesrändern lokal weit höhere Temperaturen. Neben einer erhöhten Varianz können kleinräumig die Wetterbedingungen an einzelnen Standorten auch systematisch von den Meteodaten abweichen. Ausserdem beruhen die vorliegenden Modellergebnisse auf Klimaszenarien, die für die verwendeten Rasterzellen herabskaliert wurden. Die Qualität der Modellergebnisse hängt somit stark von der Güte dieser Berechnungen ab. Kleinräumigere Prognosen sind allerdings im Hinblick auf eine Abschätzung langfristiger Klimafolgen gar nicht sinnvoll.

Die quantitative Abschätzung der Populationsgrösse für einzelne Standorte ist nicht möglich, weil das Phänologiemodell lediglich relative Dichteschätzungen der Stadienanteile und Flugereignisse liefert. Für eine absolute Berechnung der Dichten würden zu-

sätzliche Informationen wie Populationsgrösse des Vorjahres, Sturm- oder Schneebruchereignisse, durchgeführte Massnahmen etc. benötigt. Für eine Simulation über mehrere Jahre hinweg müsste zudem die wichtige Mortalität während des Winters berücksichtigt werden, die in der jetzigen Modellversion fehlt und welche die Bedeutung der höheren Generationenzahl relativieren könnte: Muss eine Generation mehrheitlich im Larvenstadium statt im Adultstadium überwintern, fällt die Mortalität deutlich höher aus.

11. MANAGEMENT UNTER VERÄNDERTEN BEDINGUNGEN

Die Grundsätze der Bekämpfung von Buchdruckerbefall haben sich seit mehr als einem Jahrhundert nicht verändert: Fällen und Abführen/Entrinden befallener Bäume und damit Eliminieren der Borkenkäferbrut. Allerdings haben sich einige Bedingungen stark verändert: Die Kenntnisse der Biologie dieses Käfers und seiner Wechselwirkungen mit der Umwelt haben sich deutlich verbessert, der Wert des Rohstoffs Holz und der Arbeitskraft hat sich verändert und ebenso stehen heute ganz andere technische Mittel zur Verfügung. Die in den 1980er Jahren als Mittel zur Bekämpfung eingeführten Pheromonfallen erwiesen sich bei Massenvermehrungen als nahezu wirkungslos und dienen heute in erster Linie für Monitoringzwecke. All dies hat sich auch im Management des Käferbefalls niedergeschlagen.

Steigende Temperaturen bewirken eine Zunahme der Anzahl Käfergenerationen und einen zunehmenden Trockenstress der Fichte. Speziell im Sommer beim Ausflug der ersten Generation werden die Bäume deshalb vermehrt attraktiv sein. Die zusätzlichen Käfergenerationen dürften dazu führen, dass schneller eine kritische Populationsgrösse zur Besiedelung vitaler Bäume erreicht werden kann. Allerdings erhöht eine zu starke Besiedlungsdichte die intraspezifische Konkurrenz und schränkt das weitere Wachstum ein (Faccoli und Bernardinelli, 2011).

11.1 BEKÄMPFUNGSMASSNAHMEN

Gegenüber dem heutigen Zustand werden sich in Zukunft die strategischen Überlegungen bei der kurativen Käferbekämpfung nicht im Grundsatz ändern. Nach einem grossflächigen Windwurf oder Stehendbefall muss beurteilt werden, ob die erwarteten Waldfunktionen eine Bekämpfung nötig machen, in welcher Prioritätenfolge die Schadenherde geräumt werden sollen, welcher Anteil eines Befallsherdes vor dem Käferausflug genutzt werden kann und ob die Massnahmen grossräumig koordiniert und konsequent

umgesetzt werden können (Forster, 2001). Obwohl sowohl das Räumen von Sturmholz als auch die Zwangsnutzung von Stehendbefall nach Grossereignissen nie hundertprozentig korrekt, d.h. rechtzeitig, vollständig und grossräumig ausgeführt werden können, zeigte die statistische Modellierung der gesamtschweizerischen Befallsdaten der letzten zwei Jahrzehnte, dass sowohl die Sturmholzräumung als auch die Zwangsnutzung von Stehendbefall zu einer geringeren Käferholzmenge führten (Stadelmann *et al.*, 2014b).

Wärmere, trockenere Bedingungen im Sommer werden zur Folge haben, dass Sturmholz schneller austrocknet und weniger lang bruttauglich bleibt. Damit dürfte die phytosanitäre Bedeutung der Sturmholzräumung etwas abnehmen und die zur Verfügung stehenden Ressourcen können gezielter auf die Behandlung von Stehendbefall konzentriert werden. Dies dürfte vor allem in niederen Lagen der Fall sein, wo die Trockenheit stärker ins Gewicht fällt. Die Trockenheit hat aber auch zur Folge, dass sturmgeschädigte, stehende Fichten länger geschwächt bleiben und Gradationen somit länger andauern könnten.

Es werden wohl vermehrt Prioritäten gesetzt werden müssen, weil sich die Befallsabläufe beschleunigen und die Kapazitäten für Kontrolle und Bekämpfung limitiert bleiben dürften. Bereits heute ist die Prioritätensetzung wichtig: Wälder mit Schutzfunktion haben Vorrang. In kritischen Situationen muss die Kontrolle der Bestände speziell in Gebirgswäldern intensiviert werden, da diese auch in Zukunft fichtenreich bleiben und teilweise einer zusätzlichen jährlichen Käfergeneration ausgesetzt sein werden. Die zu erwartenden geringeren Schneemengen werden hingegen die Bekämpfung im Winter erleichtern.

Auch der frühere Flugbeginn der Käfer wird Konsequenzen für das Management haben. Zum einen wird die Zeitperiode im Winter für die Durchführung von Zwangsnutzungen kürzer, befallsfähiges oder befallenes (gelagertes) Holz muss früher im Jahr abgeführt sein und die Monitoringaktivität beginnt früher. Das erhöht den jährlichen Aufwand der Bestandesüberwachung. Die neue online-Borkenkäfer-Applikation (www.borkenkaefer.ch) erleichtert in diesem Fall das Timing.

11.2 PROPHYLAKTISCHE MASSNAHMEN

Das Risiko von Befall wird bei allen Szenarien vor allem in Beständen mit hohem Fichtenanteil in tieferen Lagen Ende dieses Jahrhunderts sehr hoch sein. Die beste Möglichkeit zur Reduktion von Buchdruckerschäden ergibt sich deshalb über die waldbauliche Steuerung der Bestandeszusammensetzung und -stabilität (Faccoli und Bernardinelli, 2014). Da der Buchdrucker fast ausschliesslich Fichten besiedelt, verkleinert eine Reduktion des Fichtenanteils sowohl im Bestand als auch regional in Waldkomplexen das Angebot an Wirtsbäumen, führt in kollinen und montanen Lagen zu einer natürlicheren Baumartenzusammensetzung, und die Waldfunktionen werden bei einem lokalen Total-

ausfall der Fichte weniger stark beeinträchtigt. Ein geringerer Fichtenanteil schränkt nach einem Sturm auch das zur Verfügung stehende Ausgangsmaterial für Massenvermehrungen ein. Ausserdem sind Laubholzbestände in Bezug auf Winterstürme weniger sturmanfällig (Dobbertin *et al.*, 2002; Hanewinkel *et al.*, 2015). Dieser Trend zu einem tieferen Nadelholzanteil ist im Mittelland seit einiger Zeit im Gange, begünstigt durch die letzten Grossstürme. In höheren Lagen, wo Fichtenreinbestände der natürlichen Zusammensetzung entsprechen, kann mit einer heterogenen Altersstruktur die Wahrscheinlichkeit von grossflächigem Befall und dessen Folgen reduziert werden.

Verdankung

Wir bedanken uns beim Bundesamt für Umwelt BAFU (Kontakt Florine Leuthardt) für die Finanzierung dieser Arbeit. Das Programm Wald und Klimawandel (BAFU/WSL) finanzierte das Vorgängerprojekt, dessen Resultate ebenfalls in diesen Bericht einfließen und stellte einen Teil der verwendeten Klimaprojektionen zur Verfügung. Weitere Klimadaten der Szenarien A1B, A2 und RCP3PD stammen vom Center for Climate Systems Modeling (C2SM) der ETH Zürich. Für verschiedene Daten zur Prädispositionsberechnung danken wir Andri Baltensweiler und Christian Ginzler (WSL). Dank gebührt auch der Begleitgruppe Silvio Covi (Kt. LU), Roland Christen (Kt. OW), Urs Kamm (Kt. ZH), Jürg Walcher (Kt. GL) und Ueli Bühler (Kt. GR) sowie Beat Forster und Franz Meier von Waldschutz Schweiz (WSL) für die wertvollen Diskussionen während des ganzen Projektverlaufs. Ebenso verdanken wir diejenigen Revierförster, die beim Intensivmonitoring des Käferflugs für die Modellkalibrierung mitmachten.

Literatur

- Anderbrant, O., Schlyter, F., Birgersson, G., 1985. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 45, 89-98.
- Annala, E., 1969. Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Ann. Zool. Fenn.* 6, 161-208.
- Bentz, B.J., Regniere, J., Fettig, C.J., Hansen, E.M., Hayes, J.L., Hicke, J.A., Kelsey, R.G., Negrón, J.F., Seybold, S.J., 2010. Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience* 60, 602-613.
- BFS, 1992/1997. Arealstatistik. Bundesamt für Statistik, S.G., CH-Neuchâtel.
- Bugmann, H., Cramer, W., 1998. Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. *For. Ecol. Manage.* 103, 247-263.
- Bugmann, H.K.M., Brang, P., Elkin, C., Henne, P., Jakoby, O., Lévesque, M., Lischke, H., Psomas, A., Rigling, A., Wermelinger, B., Zimmermann, N.E., 2014. Climate change impacts on tree species, forest properties, and ecosystem services. In: CH2014-Impacts (Ed.), Toward quantitative scenarios of climate change impacts in Switzerland. Publ. by OCCR, FOEN, MeteoSwiss, C2SM, Agroscope, ProClim, Bern, Switzerland, pp. 79-89.
- Camin, P., Cioldi, F., Rösli, B., 2015. Holzvorrat. In: Rigling, A., Schaffer, H.P. (Eds.), Waldbericht 2015. Zustand und Nutzung des Schweizer Waldes. Bundesamt für Umwelt, Bern, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, pp. 32-33.
- CH2011, 2011. Swiss climate change scenarios CH2011. C2SM, MeteoSwiss, ETH, NCCR Climate, OcCC, Zürich, 88 pp.
- CH2014-Impacts, 2014. Toward Quantitative Scenarios of Climate Change Impacts in Switzerland, published by OCCR, FOEN, MeteoSwiss, C2SM, Agroscope, and ProClim, Bern, Switzerland, 136 pp.
- Dobbertin, M., Seifert, H., Schwyzer, A., 2002. Ausmass der Sturmschäden. *Wald Holz* 83, 39-42.
- Dolezal, P., Sehnal, F., 2007. Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *J. Appl. Entomol.* 131, 165-173.
- Engesser, R., Forster, B., Meier, F., Wermelinger, B., 2008. Forstliche Schadorganismen im Zeichen des Klimawandels. *Schweiz. Z. Forstwes.* 159, 344-351.
- Faccoli, M., Bernardinelli, I., 2011. Breeding performance of the second generation in some bivoltine populations of *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) in the south-eastern Alps. *J. Pest Sci.* 84, 15-23.
- Faccoli, M., Bernardinelli, I., 2014. Composition and elevation of spruce forests affect susceptibility to bark beetle attacks: Implications for forest management. *Forests* 5, 88-102.
- Forster, B., 2001. Käferholz erkennen und richtig handeln. *Wald Holz* 82, 72-74.

- Forster, B., 2006. Klimaerwärmung und Waldinsekten. *Zürcher Wald* 38, 14-17.
- Fuhrer, J., Beniston, M., Fischlin, A., Frei, C., Goyette, S., Jasper, K., Pfister, C., 2006. Climate risks and their impact on agriculture and forests in Switzerland. *Clim. Change* 79, 79-102.
- Gaylord, M.L., Kolb, T.E., Pockman, W.T., Plaut, J.A., Yepez, E.A., Macalady, A.K., Pangle, R.E., McDowell, N.G., 2013. Drought predisposes pinon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytol.* 198, 567-578.
- Ginzler, C., Hobi, M.L., 2015. Countrywide stereo-image matching for updating digital surface models in the framework of the Swiss national forest inventory. *Remote Sens.* 7, 4343-4370.
- Gutierrez, A.P., Pizzamiglio, M.A., Dos Santos, W.J., Tennyson, R., Villacorta, A.M., 1984. A general distributed delay time varying life table plant population model: cotton (*Gossypium hirsutum* L.) growth and development as an example. *Ecol. Modelling*, 26, 231-249.
- Hanewinkel, M., Albrecht, A., Schmidt, M., 2015. Können Windwurfschäden vermindert werden? Eine Analyse von Einflussgrößen. *Schweiz. Z. Forstwes.* 166, 118-128.
- Kautz, M., Dworschak, K., Gruppe, A., Schopf, R., 2011. Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions. *Forest Ecol. Manag.* 262, 598-608.
- Kenis, M., Wermelinger, B., Grégoire, J.C., 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), bark and wood boring insects in living trees in Europe - a synthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 237-290.
- LFI/WSL, 2014. Mehr Laubbäume und weniger Fichtenholz im Mittelland. Schweizerisches Landesforstinventar (LFI4), http://www.wsl.ch/medien/news/landesforstinventar_2014/index_DE, Zugriff am 04.08.2015.
- Lieutier, F., 2004. Host resistance to bark beetles and its variations. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), bark and wood boring insects in living trees in Europe - a synthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 135-180.
- Lischke, H., Zimmermann, N.E., Bolliger, J., Rickebusch, S., Löffler, T.J., 2006. TreeMig: A forest-landscape model for simulating spatio-temporal patterns from stand to landscape scale. *Ecol. Mod.* 199, 409-420.
- Lobinger, G., 1994. Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Anz. Schädlingskde*, 67, 14-17.
- Manetsch, T.J., 1976. Time-varying distributed delays and their use in aggregative models of large systems. *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.* SMC-6, 547-553.

- Netherer, S., 2003. Modelling of bark beetle development and of site- and stand-related predisposition to *Ips typographus* (L.) (Coleoptera; Scolytidae). A contribution to risk assessment. PhD thesis Inst. Forstentomol., Forstpathol., Forstschutz. Universität Bodenkultur Wien, 98 pp.
- 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.
- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P., Pennerstorfer, J., Rosner, S., Kikuta, S., Schume, H., Schopf, A., 2015. Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytol.* 205, 1128-1141.
- Nierhaus-Wunderwald, D., Forster, B., 2004. Zur Biologie der Buchdruckerarten. *Merkbl. Prax. WSL* 18, 8 S.
- Pfister, A., Freimann, G., Lick, H., Gailberger, B., 2011. European Spruce Bark Beetle: Breeding in late summer and overwintering of larvae and pupae. *Forstschutz Aktuell* 51, 10-13.
- Quine, C.P., White, I.M.S., 1998. The potential of distance-limited topex in the prediction of site windiness. *Forestry* 71, 325-332.
- Raffa, K.F., Grégoire, J.C., Lindgren, B.S., 2015. Natural history and ecology of bark beetles. In: Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (Eds.), *bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species*. Academic Press, London, pp. 1-40.
- Remund, J., Rihm, B. und Huguenin-Landl, B., 2014. Klimadaten für die Waldmodellierung für das 20. und 21. Jahrhundert. *Meteotest*, Bern, 38 S.
- Remund, J., von Arx, G., Gallien, L., Rebetez, M., Zraggen L., Zimmermann, N.E., in prep. Kap. 2.1: Klimawandel: Beobachteter Klimawandel und Klimaszenarien. In: Pluess A.R., Augustin S., Brang P. (Eds.), *Wissenschaftliche Synthese zum Forschungsprogramm Wald und Klimawandel*.
- Samietz, J., Graf, B., Höhn, H., Schaub, L., Höpli, H. U., 2007. Phenology modelling of major insect pests in fruit orchards from biological basics to decision support: the forecasting tool SOPRA. *EPPO Bulletin*, 37, 255-260.
- Schopf, A., Kritsch, P., 2010. Kältehärtigkeit und Überwinterung des Buchdruckers. *Forstschutz Aktuell* 50, 11-16.
- Stadelmann, G., Bugmann, H., Meier, F., Wermelinger, B., Bigler, C., 2013a. Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *For. Ecol. Manage.* 305, 273-281.
- Stadelmann, G., Bugmann, H., Wermelinger, B., Meier, F., Bigler, C., 2013b. A predictive framework to assess spatio-temporal variability of infestations by the European spruce bark beetle. *Ecography* 36, 1208-1217.

- Stadelmann, G., Bugmann, H., Wermelinger, B., Bigler, C., 2014a. Spatial interactions between storm damage and subsequent infestations by the European spruce bark beetle. *For. Ecol. Manage.* 318, 167-174.
- Stadelmann, G., Meier, F., Bigler, C., 2014b. Ursachen und Verlauf von Buchdrucker-Epidemien. *Wald Holz* 5/14, 25-28.
- Temperli, C., Bugmann, H., Elkin, C., 2013. Cross-scale interactions among bark beetles, climate change and wind disturbances: a landscape modeling approach. *Ecol. Monogr.* 83, 383-402.
- Thom, D., Seidl, R., Steyrer, G., Krehan, H., Formayer, H., 2013. Slow and fast drivers of the natural disturbance regime in Central European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 307, 293-302.
- Usbeck, T., Wohlgemuth, T., Dobbertin, M., Pfister, C., Bürgi, A., Rebetez, M., 2010. Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007. *Agric. For. Meteorol.* 150, 47-55.
- van der Linden, P., Mitchell, J.F.B., 2009. ENSEMBLES: Climate change and its impacts: Summary of research and results from the ENSEMBLES project. Met Office Hadley Centre, Exeter, 160 pp.
- Weibel P. 2009. Modelling and assessing fire regimes in mountain forests of Switzerland. PhD thesis, ETH Zürich.
- Wegensteiner, R., Wermelinger, B., Herrmann, M., 2015. Natural enemies of bark beetles: Predators, parasitoids, pathogens and nematodes. In: Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (Eds.), *bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species*. Academic Press, London, pp. 247-304.
- Wermelinger, B., 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. *For. Ecol. Manage.* 202, 67-82.
- Wermelinger, B., Seifert, M., 1998. Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *J. Appl. Entomol.* 122, 185-191.
- Wermelinger, B., Seifert, M., 1999. Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecol. Entomol.* 24, 103-110.
- Wermelinger, B., Obrist, M.K., Baur, H., Jakoby, O., Duelli, P., 2013. Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. *Agric. For. Entomol.* 15, 301-309.
- Wermelinger, B., Jakoby, O., Stadelmann, G., Bigler, C., Lischke, H., Meier, F., Bugmann, H., Rigling A., 2014: Schlussbericht des Projekts "Borkenkäfer als Schlüsselfaktoren der zukünftigen Waldnutzung? (BarBeeKey)" im Forschungsprogramm Wald und Klimawandel. Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, 43 S.

- Wermelinger, B., Jakoby, O., Lischke, H., 2015: Schlussbericht des Projekts "Umsetzung der Buchdrucker-Risikomodellierung (UmBuRi)". Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, 10 S. ETH e-collection, <http://dx.doi.org/10.3929/ethz-a-010510275>.
- Zubler, E., Fischer, A., Liniger, M., Croci-Maspoli, M., Scherrer, S., Appenzeller, C, 2014: Localized climate change scenarios of mean temperature and precipitation over Switzerland. *Clim. Change*, 125, 237-252.