

Ein empirischer Ansatz zur klimadynamischen Modellierung des Borkenkäferbefallsrisikos in Fichtenbeständen auf Grundlage von Schadholzdaten

Luca Ehrminger¹, Matthias Schmidt¹

Abstract

Die Gemeine Fichte (*Picea abies*(L.)) gehört zu den wichtigsten Wirtschaftsbaumarten Deutschlands und Mitteleuropas. Allerdings weist die Fichte eine hohe Anfälligkeit gegenüber abiotischen Risiken wie Stürmen und biotischen Risiken und hier insbesondere gegenüber rindenbrütenden Borkenkäfern auf, unter denen der Buchdrucker (*Ips typographus*) dominiert. Als Grundlage für Risikoprojektionen bzw. eine standorts- und risikosensitive Baumarteneignungsbeurteilung wurde ein bestehendes generalisiertes additives gemischtes Modell (GAMM) methodisch und bzgl. des räumlichen-zeitlichen Parametrisierungsbereiches weiterentwickelt. Das Modell schätzt die Wahrscheinlichkeit, dass in einem Fichtenbestand Borkenkäferschadholz auftritt. Es berücksichtigt eine Reihe von Bestandes- (Grundflächenmittelstamm (D_g) und Fichtenanteil), Boden- (nutzbare Feldkapazität (n_{FK})) und Klimakenngrößen (Temperatur- und Niederschlagssummen in der Vegetationsperiode des Bezugsjahres sowie deren trendbereinigte Äquivalente im Vorjahr). Dabei weisen die Effekte der Klimaparameter die größte Amplitude und damit Wirkung auf die Modellprojektionen auf. Das Risiko von borkenkäferinduziertem Schadholz steigt mit zunehmendem D_g und Fichtenanteil sowie zunehmender Temperatur, während es mit steigender n_{FK} und steigendem Niederschlag sinkt. Positive Temperaturabweichungen im Vorjahr sowie negative und stark positive Niederschlagsabweichungen im Vorjahr, jeweils bezogen auf das vorangehende 30-jährige Mittel, bewirken ein Ansteigen des borkenkäferinduzierten Schadholzrisikos. Das Modellverhalten im überregionalen Kontext wird anhand eines Transektes sowohl unter rezenten Bedingungen, als auch anhand von 7 repräsentativen Klimäläufen aus dem ReKliEs-De-Ensemble für das Jahr 2099 veranschaulicht. Perspektivisch soll das Modell u. a. in einem multikriteriellen Ansatz zur Baumartenbeurteilung und -empfehlung eingesetzt werden.

Schlüsselwörter: Borkenkäfer; Schadholz; Risikomodellierung; Klimaensemble, GAMM; .

1 Einführung

Die Gemeine Fichte (*Picea abies*(L.)), gehört zu den wichtigsten Wirtschaftsbaumarten Nord- und Mitteleuropas (Jönsson et al., 2012). Aufgrund ihrer ökonomischen Bedeutung wurde sie großflächig auch außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes angebaut, zugleich ist sie jedoch besonders anfällig gegenüber biotischen und abiotischen Schadfaktoren, wobei Sturmschäden, Schäden durch Schnee und Eis und Insekten die größte Bedeutung haben (Spieker, 2000). Sowohl für Stürme, als auch für Borkenkäfer wird im Rahmen des Klimawandels mit einer Intensivierung des Schadgeschehens gerechnet (Seidl et al., 2014), was die Zukunft der Baumart Fichte in Wirtschaftswäldern Mitteleuropas generell in Frage stellt. Da sich die Fichte nach durch Borkenkäfer verursachten Störungen teils

bestens verjüngt (Zeppenfeld et al., 2015) stellt sich zudem die Frage, wo eine Fichtennaturverjüngung unter Berücksichtigung des Risikos übernommen werden kann. In noch bestehenden Fichtenkomplexen dagegen muss entschieden werden, auf welchen Standorten der Umbau von Fichte hin zu anderen Baumarten bei knappen Ressourcen priorisiert werden sollte.

Borkenkäfer stellen die wichtigsten biotischen Schaderreger in gemäßigten und borealen Waldökosystemen dar, wobei der Buchdrucker (*Ips typographus*) in Bezug auf die Mortalität eine bedeutende Rolle spielt (Christiansen & Bakke, 1988; Seidl et al., 2016). In Zeiten der Latenz lebt der Buchdrucker überwiegend im und vom Phloem frisch abgestorbener oder absterbender Bäume wie zum Beispiel in Windwürfen. Bei Massenvermehrungen befällt der Buchdrucker auch vitale Bäume und bringt sie zu Absterben (Kausrud et al., 2012). Solche Massenvermehrungen werden meist durch Sturmschäden oder Trockenphasen ausgelöst und können zu massiven flächenhaften Absterbeereignissen führen (Kärvemo et al., 2023). Eine besondere Bedro-

¹ Abteilung Waldwachstum
Nordwestdeutsche Forstliche
Versuchsanstalt
Göttingen, Germany
Luca.Ehrminger@nw-fva.de

hung durch Massenvermehrungen des Borkenkäfers wird für sekundäre Fichtenwälder außerhalb ihres ökologischen Optimums unterstellt (Wermelinger, 2004). Es wird zudem angenommen, dass die von Borkenkäfern verursachten Schäden im Klimawandel deutlich zunehmen werden, da sowohl die Individualentwicklung (Wermelinger, 1998) als auch die Populationsdynamik (Wermelinger, 1999) der Borkenkäfer temperaturabhängig ist und sich so im Rahmen der zu erwartenden Temperatursteigerung beschleunigt während die unterstellte Intensivierung von Trockenphasen die Wirtsbaumart Fichte gegenüber Borkenkäferschäden prädisponiert (Rouault, 2006).

Eine Reihe empirischer Studien untersucht Faktoren, welche das Risiko von Borkenkäferschäden an Fichte beeinflussen. So untersucht Nef (1994) den Einfluss von Bestandeseigenschaften und insbesondere bodenchemischen Parametern auf die Angriffsdichte durch Borkenkäfer in Fichtenbeständen in Belgien. Er berücksichtigt dabei allerdings keine Klimaparameter und seine Ergebnisse sind, wie Dutilleul et al. (2000) zeigen, auf Grund des geringen Stichprobenumfangs äußerst instabil. Overbeck und Schmidt (2012) finden für den niedersächsischen Harz relevante Effekte von Bestandes-, Klima- und Bodenparametern auf das bestandesweise Befallsrisiko durch Borkenkäfer in Fichtenbeständen, wobei Vorschäden und niederschlagsbezogene Kenngrößen keine Berücksichtigung finden. Durch den 10-jährigen Bezugszeitraum der Risikobetrachtung können unterschiedliche Witterungsverläufe und Extremereignisse dabei nur bedingt abgebildet werden. Marini et al. (2013) bemängeln das Fehlen empirischer Ansätze, die die relative Bedeutung abiotischer Faktoren für die Populationsdynamik von Borkenkäfern untersuchen, obwohl bedeutsame Faktoren wie Trockenheit oder zeitlich vorgelagerte Sturmschäden schon relativ lange bekannt sind. Sie selbst finden in Schweden aber nur einen positiven Modelleffekt für Sturmschäden und eine negative Dichteabhängigkeit in der Populationsentwicklung. Lediglich in der trockensten von drei Regionen in Schweden finden sie außerdem einen positiven Effekt geringer Niederschläge. Marini et al. (2017) zeigen die Bedeutung von verschiedenen Klimavariablen und Sturmschäden für das Ausmaß von Borkenkäferschäden auf regionaler Ebene in Europa. Der regionalen Betrachtungsebene folgend können dabei aber keine Bestandesparameter berücksichtigt werden.

2 Methoden

Um das Risiko von Borkenkäferkalamitäten in den Trägerländern der NW-FVA besser quantifizieren und in Abhängigkeit von Bestandes-, Standorts- und Klimafaktoren räumlich differenzieren zu können, wurde ein bestehendes Modell (Overbeck & Schmidt, 2012) weiterentwickelt. Der Bezugszeitraum der Risikobetrachtung wurde von 10-Jahres Perioden auf einzelne Jahre reduziert, was es erlaubt den Einfluss von Klimavariablen in Jahresauflösung und damit den Effekt verschiedener Witterungsverläufe und Extremereignisse abzubilden.

2.1 Datensatz & Untersuchungsgebiet

Der Datensatz wurde erheblich erweitert, sowohl geographisch als auch zeitlich. So umfasst der Datensatz nun im Wesentlichen das gesamte niedersächsische Bergland, den gesamten Harz und weitere Teile des Hügellandes Sachsen-Anhalts in welchen die Fichte vorkommt, sowie ganz Hessen. Zeitlich wurde der Datensatz bis zum Jahr 2019 erweitert. Durch die Berücksichtigung der Extremjahre 2018 und 2019 wurde der Parametrisierungsbereich erheblich in Richtung der erwarteten Klimaveränderung erweitert und erfasst damit nun auch Bedingungen die unter anderem im Harz bereits zu großflächigen Absterbeereignissen im Zusammenhang mit Borkenkäfern, Hitze und Trockenheit geführt haben.

Das Untersuchungsgebiet umfasst sehr heterogene Standortverhältnisse mit zunehmend ozeanisch geprägtem Klima in westlicher bis nordwestlicher Richtung und stärker kontinental geprägtem Klima im Osten. Des Weiteren wird ein Höhengradient von unter 50m bis auf fast 900m, sowie eine große Vielfalt an Ausgangssubstraten abgedeckt. Natürlich kommt die Fichte im Untersuchungsgebiet nur in den höchsten Lagen des Harzes sowie in kleinerem Umfang azonale zum Beispiel in Moorrandbereichen vor, sodass sekundäre Fichtenwälder auf Laubholzstandorten im Datensatz deutlich dominieren.

Grundlage bilden wie schon im Ausgangsmodell Holzeinschlagsdaten, welche verknüpft mit Forsteinrichtungsdaten und Geodaten den Kerndatensatz bilden. Dieser wurde zunächst gefiltert, wobei nur Bestände mit Fichte im Hauptbestand, einem Alter von mindestens 30 Jahren und einer Altersspanne von nicht mehr als 10 Jahren beibehalten, sowie Sammelbuchungen, bei denen der Einschlag mehrerer Bestände auf einen ge-

bucht werden, ausgeschlossen wurden. Bestände, in denen im Holzeinschlag mindestens 1% des Jahreseinschlages als "von Insekten befallen" klassifiziert wurde, werden als Borkenkäferschäden betrachtet bzw. definiert. Außerdem wurde anhand der relativen Anteilsfläche der Baumart Fichte am Bestand der Fichtenanteil auf Bestandesebene berechnet. Die Datenhaltung, Verknüpfung und Verarbeitung wurde in einer PostgreSQL 15.2 Datenbank mit einer PostGIS 3.3.2 Erweiterung umgesetzt, weitere Verarbeitungsschritte und die Ableitung weiterer Variablen erfolgte in R 4.4.0 (R Core Team, 2024).

2.2 Ableitung weiterer Prädiktorvariablen

Zusätzlich zum Fichtenanteil auf Bestandesebene (fi_proz) wurde eine Reihe von Prädiktorvariablen abgeleitet: der Fichtenanteil in einem Buffer von 500m um den Bestandesmittelpunkt (fi_buffer), der Durchmesser des Grundflächenmittelstammes (dg) zum Zeitpunkt der Holzverbuchung, ein borkenkäfer-spezifischer Topex-to-distance-Index (Topex), die nutzbare Feldkapazität (nFK), ein Indikator für Schäden im Vorjahr durch Wind und Borkenkäfer (vj_befall_wind) und verschiedene Klimavariablen in jährlicher Auflösung, die für die Vegetationsperiode der Fichte bilanziert wurden.

Der fi_buffer wurde aus einer deutschlandweit verfügbaren, auf Fernerkundung basierten Hauptbaumartenkarte (Blickensdörfer et al., 2022) abgeleitet, welche die dominierende Baumart des Hauptbestandes in einer Auflösung von 10m ausweist. Der dg wurde anhand von Versuchsflächendaten mit einem generalisierten additiven gemischten Modell (GAMM) in Abhängigkeit des Alters und verschiedener klimatischer und edaphischer Standortparameter modelliert. Um dem Einfluss der Exposition auf die Sonneneinstrahlung und der resultierenden kleinräumlichen Variation der Temperatur Rechnung zu tragen, wurde ein topographischer Expositionsindex herangezogen. Aufbauend auf dem Topex-Index von Scott & Mitchell (2005) wurde der Beschreibung von Overbeck und Schmidt (2012) folgend, ein Borkenkäfer-spezifischer Topex, der insbesondere die Exposition in südwestlicher Richtung berücksichtigt, herangezogen. Dieser wurde auf einem Raster berechnet und jeweils der höchste in eine Fläche fallende Rasterwert für den entsprechenden Bestand angewendet. Die nFK wurde aus Standorts- und Bodenkarteninformationen abgeleitet, wobei die Ausgangsdaten und

Methode je nach Bundesland variieren. Dabei kamen in den Bundesländern Niedersachsen (Overbeck et al., 2011) und Hessen (Ahrends et al. 2023) generalisierte additive Modelle zum Einsatz, während die nFK für Sachsen-Anhalt (Ahrends et al., 2016; Buresch et al., 2023) anhand von den Kartiereinheiten zugeordneten Merkmalen und Leitprofilen abgeleitet wurde.

Die Klimavariablen beinhalten Temperatur- und Niederschlagssummen in der Vegetationsperiode der Fichte sowohl als absolute Werte im Bezugsjahr ($tsum$ & $psum$), als auch für das Vorjahr (unter der Annahme möglicher Lag-Effekte) als Abweichung von einem dem Jahr vorangegangenen 30-jährigen gleitenden Mittelwert ($tsum_dif_vj$ & $psum_dif_vj$). Die entsprechenden Summen wurden dabei gebildet indem die Tagesmitteltemperatur, beziehungsweise der Tagesniederschlag für die Vegetationsperiode tageweise aufsummiert wurden. Dabei wurde im Gegensatz zu einigen anderen Studien (Jönsson et al., 2007; Jönsson et al., 2009) kein borkenkäferspezifischer unterer Grenzwert für die Temperatursummenbildung angewendet sondern die Temperatur über $0^{\circ}C$ aufsummiert. Das Detrending der beiden Variablen $tsum_dif_vj$ und $psum_dif_vj$ erfolgte vor dem Hintergrund, dass bei absoluten Temperatur- und Niederschlagssummen des Vorjahres jeweils von einer für die Modellanpassung problematischen, hohen Korrelation mit der jeweiligen Summe des Bezugsjahres auszugehen ist, da absolute Temperatur- und Niederschlagssummen nicht nur das jeweilige jährliche Niveau abbilden, sondern auch eine klimatische Komponente enthalten. Die zugrundeliegende Vegetationsperiode wurde dynamisch mithilfe des "Vegperiod"-R-Pakets (Nuske, 2017) berechnet, wobei der Beginn der Vegetationsperiode nach Menzel (1997) bestimmt wurde und das Ende nach Nuske und Albert (Methodik findet sich in den Hilfeseiten des R-Pakets). Dabei wurden die einzelnen Klimasummen an den Standorten von Wetterstationen berechnet und anschließend auf Grundlage der räumlichen Koordinaten und der Höhe über Normalhöhennull (NHN) regionalisiert. Die Temperatursummen wurden zudem, der Methodik von Schick et al. (2023) folgend, auf Basis eines digitalen Geländemodells (DGM) mit 50 m Auflösung in Abhängigkeit von der Exposition und Geländeneigung korrigiert, um den Effekt der Strahlung zu approximieren.

2.3 Modellentwicklung

Aufgrund der Komplexität der zugrundeliegenden ökologischen Zusammenhänge, sowie Vorerfahrungen in der Borkenkäferschadholzmodellierung war mit nichtlinearen Zusammenhängen zwischen Prädiktorvariablen und der Zielvariable zu rechnen, weshalb ein additives Modell Anwendung findet, welches nichtlineare Effekte abzubilden vermag. Eine weitere Herausforderung stellen Einflussfaktoren dar, welche nicht durch den Datensatz abgebildet werden. Eine entscheidende Gruppe nicht berücksichtigter Faktoren bilden Managementunterschiede. So wird üblicherweise versucht, die Aktivität von Borkenkäfern durch Maßnahmen, die im deutschsprachigen Raum unter dem Begriff "saubere Waldwirtschaft" subsummiert werden, unter Kontrolle zu halten. Dazu zählen insbesondere die zeitnahe Räumung von Sturmschäden, um den Borkenkäfern ihr ideales Brutmedium zu entziehen, sowie Sanitätshiebe von befallenem Holz, um die Populationsdichte der Borkenkäfer zu reduzieren (Jönsson, 2012; Wermelinger, 2004). Zwar ist davon auszugehen, dass derartige Maßnahmen im gesamten Untersuchungsgebiet Anwendung finden, deren Effektivität ist aber maßgeblich vom Zeitpunkt und der Sorgfalt der Durchführung abhängig (Wermelinger, 2004) und damit von der Arbeitsweise der zuständigen Forstverwaltung, der Verfügbarkeit von Forstmaschinen, dem Zustand von Forstwegen und anderen Managementfaktoren, zu denen keine Informationen vorliegen. Bei der Verwendung großräumiger Inventurdaten treten zudem häufig räumlich autokorrelierte Residuen in Modellen auf, die vermutlich teilweise auf nicht berücksichtigte Standortfaktoren zurückzuführen sind (Pya & Schmidt, 2016). Um nicht berücksichtigten Faktoren sowie dem Potential räumlich autokorrelierter Residuen Rechnung zu tragen, folgen wir wie schon Pya und Schmidt (2016) dem Vorgehen von Brezger und Lang (2006) und berücksichtigen räumlich strukturierte und unstrukturierte Effekte getrennt. Darum findet hier ein gemischtes generalisiertes additives Modell (GAMM) mit einem räumlichen Glätter (räumlich strukturierter Effekt) und Zufallseffekten auf Revierebene (unstrukturierter Effekt) Anwendung, wobei der binären Zielvariable (Auftreten von Borkenkäfer-induziertem Schadholz: ja/nein) entsprechend eine logit-Linkfunktion genutzt wird. Formel 1 zeigt die grundlegende Modellstruktur.

$$\begin{aligned}
 g(\pi_{ij}) &= f_1(x_{1ij}) + f_2(x_{2ij}) + \dots \\
 &\quad + f_n(x_{nij}) \\
 &\quad + f_{n+1}(x_{coord}, y_{coord}) \\
 &\quad + Z_j b_j \\
 \pi_{ij} &= E(y_{ij}) \\
 y_{ij} &\sim \text{binomial}(1, \pi_{ij}) \\
 g(p) &= \ln\left(\frac{p}{1-p}\right)
 \end{aligned} \tag{1}$$

Bei der Modellselektion wurde ein rückwärts gerichtetes schrittweises Verfahren angewendet, sodass zunächst ein Modell mit allen Prädiktorvariablen als Referenz gerechnet wurde. Anschließend wurden der Reihe nach die einzelnen Variablen entfernt und BIC-Werte der resultierenden Modelle verglichen, wobei stets das Modell mit dem geringsten BIC übernommen wurde, wenn gleichzeitig plausible Modelleffekten vorlagen. Unplausible Effekte wurden, sofern möglich, mit Hilfe von Restriktionen in eine plausible Form gebracht. In Fällen, in denen dies nicht zum Ziel führte, wurde das betroffene Modell verworfen und durch eine Variante ohne den jeweiligen Modelleffekt ersetzt.

Um die ökologische Plausibilität der Modelleffekte zu gewährleisten, sowie Überanpassung zu vermeiden, wurden Restriktionen auf die Anzahl an Basisfunktionen, sowie Monotoniebedingungen für die Effekte einzelner Variablen definiert. Dafür wurde das R-Paket "scam" (Pya, 2024) verwendet, welches maßgeblich auf dem Paket "mgcv" basiert (Wood, 2017). Dabei kamen Thin-plate-Regression-Splines (Wood, 2003) zum Einsatz und für Effekte mit Monotonierestriktion P-Splines (Eilers & Marx, 1996) mit Restriktionen nach Pya & Wood (2015). Die Basisdimension wurde verringert, um eine Überanpassung in Form ökologisch unplausibler, welliger Kurvenverläufe zu reduzieren. Diese Vorgehensweise wurde für die Effekte des `fi_proz`, der `tsum` und der `psum_dif_vj` angewendet. Monotonierestriktionen wurden für die Variablen: `fi_buffer`, die `tsum_dif_vj` und die `psum` angewendet, um die ökologische Plausibilität der Effekte zu verbessern.

2.4 Sensitivitätsstudie

Um das Modellverhalten bezüglich der Zusammenhänge zwischen einzelnen Variablen und der Zielvariable, sowie die jeweilige Wirkmächtigkeit der einzelnen Variablen zu untersuchen, wurden Modellprädiktionen berechnet. Dabei wurde jeweils nur eine Variable über ihre Spannweite variiert und die anderen Variablen auf den Mittelwert (für metrische Variablen), die Kategorie "Kein Befall" (für `vj_befall_wind`) oder konstant auf Ausprägungen gesetzt wurden, deren spezifischer Modelleffektwert am dichtesten am Mittelwert aller Modelleffekte der Parametrisierungsgrundlage liegt. (für den räumlichen Glätter und Zufallseffekte auf Revierebene) Tabelle 1 zeigt die angewendeten Standardwerte.

Tabelle 5: Standardwerte der Variablen in der Sensitivitätsstudie

Variable	Standardwert
dg [cm]	37,7
fi_proz	0,7
fi_buffer	0,5
nFK [mm]	144,9
Vj_befall_wind	"Schadfrei"
tsum [dd]	2289,8
tsum_dif_vj [dd]	142,1
psum [mm]	387,9
Psum_dif_vj [mm]	21,0

2.5 Transekt

Um das Modellverhalten in einem landschaftlichen Kontext zu verdeutlichen, wurde ein Transekt angelegt, an dem Modellprädiktionen errechnet wurden. Abbildung 1 zeigt die Lage des Transektes in Deutschland.

Der Transekt schneidet die Schichtstufenlandschaft des südniedersächsischen Weser-Leine-Berglandes sowie den Harz grob von West-Nordwest nach Ost-Südost. Für die Modellprädiktion am Transekt wurden die nicht-klimatischen Kovariablen wie schon im Rahmen der Sensitivitätsstudie auf repräsentative fixe Werte gesetzt. Es variieren in der Prädiktion entlang des Transektes also nur die Klimavariablen entsprechend ihrer spezifischen standörtlichen Ausprägung. Exemplarisch wurden neben den rezenten Jahren 2010 und 2019, welche jeweils ein kühl-feuchtes und ein trocken-warmes Jahr darstellen, auch Modellprädiktionen für 7 repräsentative Klimäläufe aus dem ReKliEs-De Ensemble für das Jahr 2099 projiziert, um die erwartete Entwicklung in der Zukunft zu veranschaulichen.

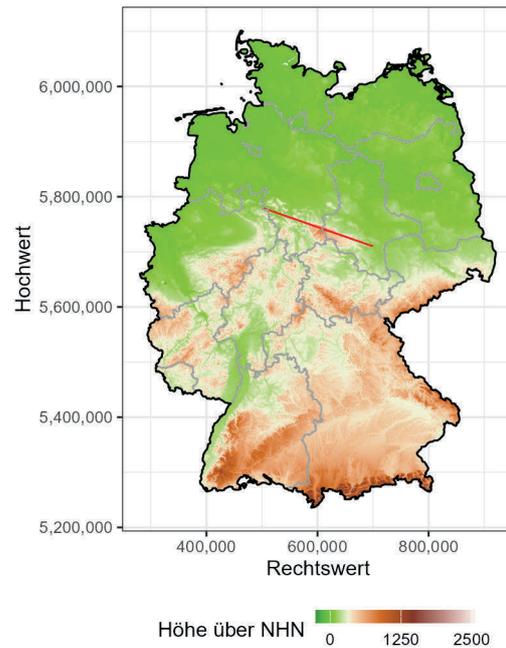


Abbildung 1: Lage des Transektes (rote Linie) in Deutschland; Koordinatensystem: ETRS89 UTM

3 Ergebnisse

3.1 Modell und Sensitivität

Das resultierende Modell schätzt die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von durch Borkenkäfer verursachtem Schadholz in Fichtenbeständen und berücksichtigt dabei verschiedene Bestandes-, Klima- und Standortskenngrößen: Den dg als Maß der individuellen Bestandesentwicklung, fi_proz und fi_buffer als Maß der Baumartenmischung im Bestand und in der Umgebung, die nFK als Maß der Wasserspeicherkapazität des Bodens, vj_befall_wind als Indikator für Vorschäden im Bestand durch Sturm oder Borkenkäfer und die Klimavariablen tsum, tsum_dif_vj, psum, sowie psum_dif_vj. Der Topex findet im finalen Modell keine Berücksichtigung, da er in Kombination mit den Klimavariablen keinen ökologisch plausiblen Effekt, sowie eine verschwindend geringe Wirkmächtigkeit aufweist. Indirekt geht die Topographie aber über die Expositions- und Neigungskorrektur der Temperatursummen tsum und tsum_dif_vj in das Modell ein. Formel 2 zeigt das abschließend selektierte Modell, während Abbildung 2 die Modellsensitivität bezüglich der einzelnen Variablen darstellt.

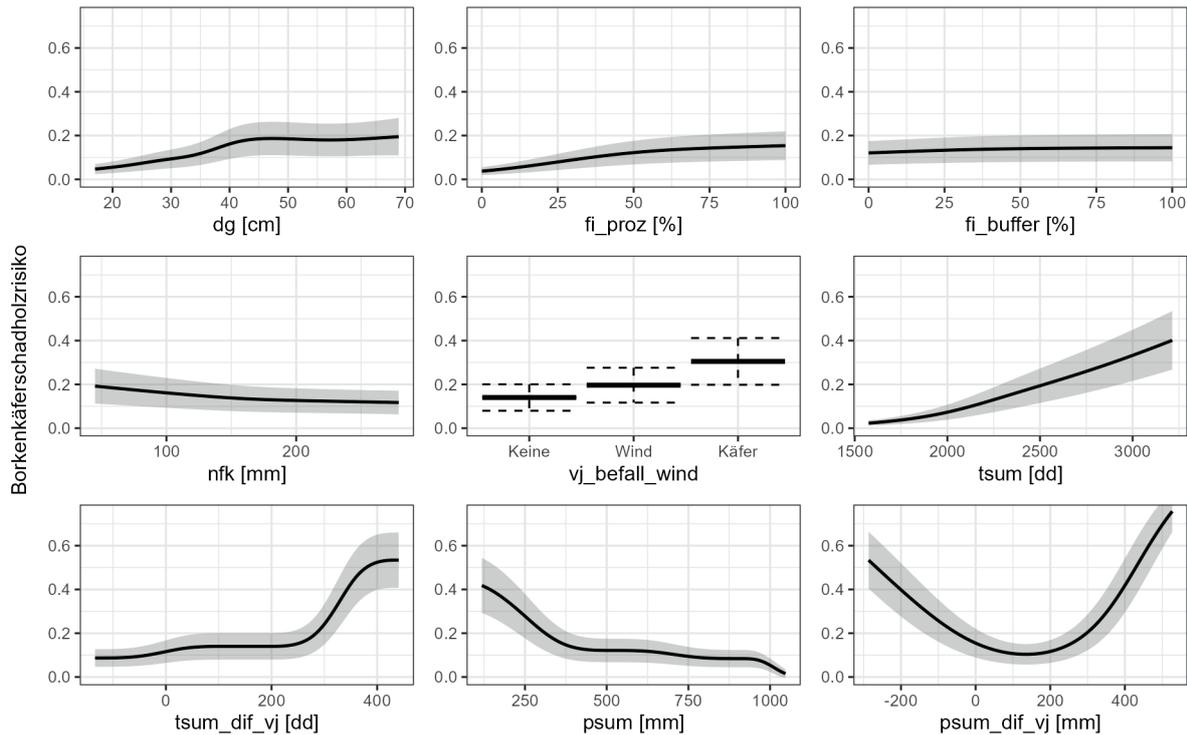


Abbildung 2: Modellsensitivität bezüglich der einzelnen Prädiktorvariablen: dg: Durchmesser des Grundflächenmittelstammes, fi_proz: Fichtenanteil am Bestand, fi_buffer: Fichtenanteil am Hauptbestand in einem 500m Buffer, nfk: nutzbare Feldkapazität, vj_befall_wind: Indikator für Vorschäden durch Sturm und Käfer, tsum: Temperatursumme in der Vegetationsperiode des Bezugsjahres, tsum_dif_vj: Differenz der Temperatursumme in der Vegetationsperiode des Vorjahres zum 30-jährigen gleitenden Mittel, psum: Niederschlagssumme in der Vegetationsperiode des Bezugsjahres, psum_dif_vj: Differenz der Niederschlagssumme in der Vegetationsperiode des Vorjahres zum 30-jährigen gleitenden Mittel.

Der dg weist einen positiven Zusammenhang mit dem Borkenkäferschadholzrisiko auf: Je dicker der Durchmesser des Grundflächenmittelstammes eines Bestandes desto höher das projizierte Risiko. Dabei flacht die Kurve bei einem dg von etwa 45cm ab und verläuft anschließend weitgehend horizontal. Der Effekt der Variable fi_proz verläuft ähnlich dem des dg, wobei er eher mit stetig nachlassender Wirkung abflacht. Ein höherer Anteil der Fichte steigert also auch das Borkenkäferschadholzrisiko, wobei der Effekt nachlässt, je höher der Fichtenanteil ist. Der Effekt des fi_buffer weist bei deutlich geringerer Wirkmächtigkeit die gleiche Form auf wie der des fi_proz. Die nFK weist einen negativen Zusammenhang mit dem Borkenkäferschadholzrisiko auf, eine höhere nFK verringert also das Risiko. Dabei nimmt der Gradient des Effektes mit steigender nFK ab. Im Falle des vj_befall_wind steigern Vorschäden durch Wind und insbesondere durch Borkenkäfer im Vorjahr das Borkenkäferschadholzrisiko im Bezugsjahr. Sowohl die tsum, als auch die tsum_dif_vj zeigen einen positiven Zusammenhang mit dem Borkenkäferschadholzri-

siko, wobei dieser Zusammenhang für tsum annähernd linear verläuft, während der Effekt der tsum_dif_vj erst ab Werten oberhalb von 250 dd (dd: degree days/Gradtage; Für Details zur Temperatursummenbildung siehe Abschnitt 2.2) deutlich ansteigt. Die psum weist einen negativen Effekt auf das Borkenkäferschadholzrisiko auf, welcher im trockenen Bereich unterhalb von 400mm besonders stark ausgeprägt ist. Die psum_dif_vj weist einen U-förmigen Effekt auf, welcher zu beiden Extremen hin einen starken positiven Effekt auf das Borkenkäferschadholzrisiko hat.

Insgesamt weisen die Klimakennwerte deutlich höhere Wirkmächtigkeiten auf die Zielvariable auf als die Bestandes-, Umgebungs- und Bodenparameter. Die höchste Wirkmächtigkeit weist dabei die psum_dif_vj auf, während der fi_buffer die geringste Wirkmächtigkeit zeigt.

3.2 Transekt

Abbildung 3 zeigt für den Transekt sowohl den Verlauf der Meereshöhe als auch die entsprechenden Modellprädiktionen für die Jahre 2010, 2019, sowie für sieben Klimaszenarien für das Jahr 2099.

Die Modellprädiktionen für das extrem heiße und trockene Jahr 2019 liegen über den gesamten Transekt hinweg deutlich oberhalb der Werte für das verhältnismäßig kühle und feuchte Jahr 2010. Dabei steigt die Differenz zwischen den beiden Jahren mit zunehmender Entfernung von den Hochlagen des Harzes in ost-südöstlicher Richtung, während in west-nordwestlicher Richtung ein derartiger Trend nicht feststellbar ist.

Die Modellprädiktionen für die sieben unterstellten Klimaszenarien weisen eine hohe Spannweite auf. Dabei liegen die optimistischsten Szenarien bezüglich des Borkenkäferschadholzzrisikos ost-südöstlich der Hochlagen des Harzes vom Niveau her zwischen den Jahren 2010 und 2019 und west-nordwestlich teilweise sogar unterhalb des Jahres 2010. Der Großteil der Szenarien liegt dagegen auf ähnlichem Niveau wie das Jahr 2019 oder sogar deutlich darüber.

Betrachtet man den Verlauf der Modellprädiktionen, fällt unmittelbar der Zusammenhang zwischen Meereshöhe und Borkenkäferschadholzzrisiko auf, obwohl die Meereshöhe nicht direkt ins Modell eingeht, sondern nur indirekt über die Regionalisierung der im Modell berücksichtigten Temperatursummen. Dabei treten die niedrigsten Modellprädiktionen für das Borkenkäferschadholzzrisiko in den Hochlagen des Harzes auf. Auch in den tieferen Lagen zeichnen sich Höhenzüge direkt in Form von geringerem Risiko ab.

Während im Jahr 2010 das prädizierte Borkenkäferschadholzzrisiko im Ostharz geringer ausfällt, als in der Schichtstufenlandschaft des süd-niedersächsischen Berglandes westlich vom Harz, verhält es sich sowohl im Jahr 2019 als auch in der Mehrzahl der Klimaszenarien umgekehrt. Dies ist vermutlich auf einen Kontinentalitätsgradienten im Transekt zurückzuführen, da die Hochlagen des Harzes den Ostharz potentiell vor dem aus nordwestlicher Richtung wirkenden ozeanischen Einfluss abschirmen.

4 Diskussion

Das beschriebene Modell schätzt die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Borkenkäferbedingtem Schadholz in Fichtenbeständen, wo-

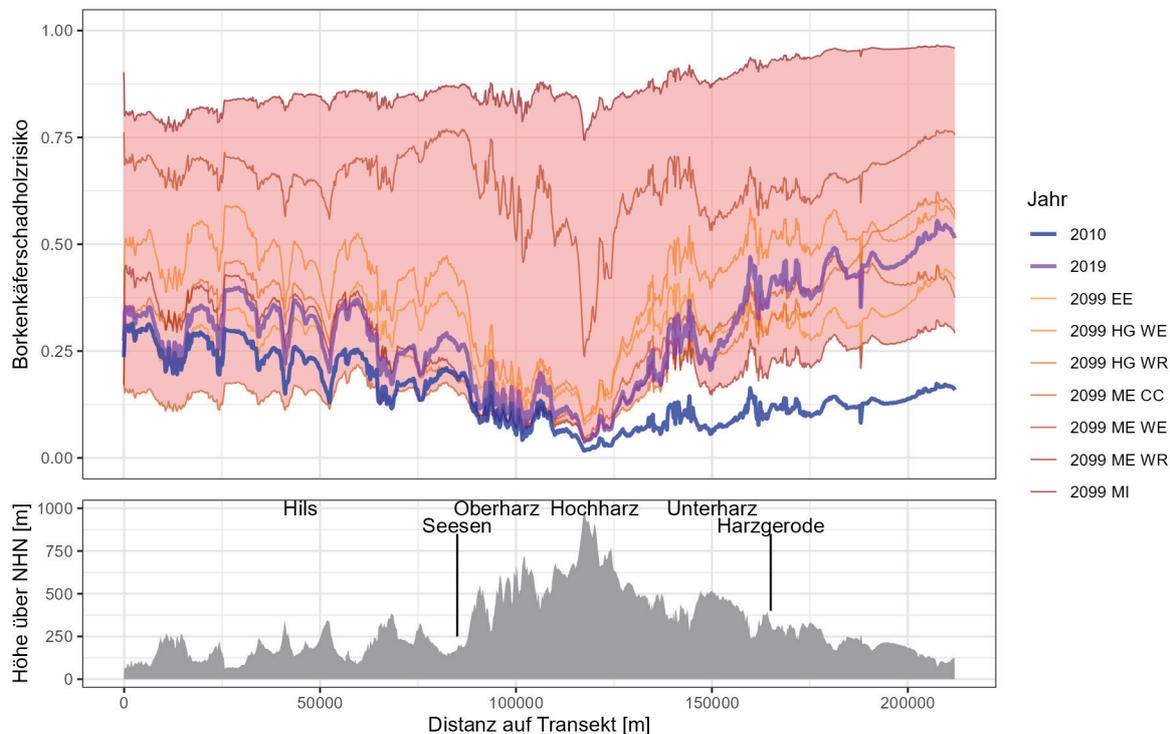


Abbildung 3: Meereshöhe und Modellprädiktionen am Transekt; Abkürzungen für Klimaszenarien: EE: EC-Earth 12 RACMO, HG WE: HadGEM2 WETTREG 13, HG WR: HadGEM2 WRF, ME CC: MPI_ESM CCLM, ME WE: MPI-ESM WETTREG13, ME WR: MPI-ESM WRF, MI: MIROC5 CCLM.

bei es ein weites Spektrum an bekannten Einflussgrößen auf die Populationsentwicklung von Borkenkäfern und die Prädisposition der Wirtsbaumart Fichte berücksichtigt. Das Modell umfasst teilweise deutlich nichtlineare Effekte, wobei die ökologische Plausibilität einiger Effekte durch Restriktionen der Monotonie oder der Basisdimension verbessert werden konnte.

Allerdings ist zu beachten, dass das Modell lediglich die Wahrscheinlichkeit von Borkenkäfer-induziertem Schadholz in Fichtenbeständen schätzt, nicht aber die Schadintensität im Sinne von Schadholzmengen oder Anteilen befallener Flächen. Zudem wurde der verwendete Datensatz nicht vor einem wissenschaftlichen Hintergrund erhoben, sondern basiert auf Managementdaten. Es ist durchaus möglich, dass bei einem gewissen Teil der Holz mengen bzgl. der zeitlichen und räumlichen Zuordnung fehlerhaft verbucht wurden und so eine gewisse Unschärfe besteht. So kann es beispielsweise sein, dass Holz nicht immer unmittelbar im Jahr des Befalls durch Borkenkäfer eingeschlagen werden kann. Dadurch kann es passieren, dass ein Käferbefall im Datensatz erst mit ein bis zwei Jahren Verzögerung auftritt, insbesondere im Falle großflächiger Kalamitäten, wenn die Kapazität der Holzaufarbeitung nicht ausreicht, um den akuten Befall unmittelbar in Form von Sanitätshieben aufzuarbeiten. Insbesondere für die Jahre 2019 bis 2021 sind solche Situationen auch für den hier betrachteten Bereich bekannt. Darum wurden bei der Modellierung Daten nach 2019 nicht berücksichtigt, da davon auszugehen ist, dass in den Jahren ab 2020 zunehmend Holz eingeschlagen wurde, welches schon in den vorangegangenen Jahren befallen wurde. Trotz dieser bekannten Probleme der Datengrundlage konnte ein Modell mit sachlogisch plausibler Wirkung verschiedenster Einflussfaktoren entwickelt werden. Als besonders vorteilhaft wird in diesem Zusammenhang die große Amplitude der abgedeckten Umweltvariablen.

4.1 Modelleffekte und Plausibilität

Alle dargestellten Modelleffekte sind ökologisch plausibel und relevant. Der dg weist einen positiven Zusammenhang mit dem Borkenkäferschadholzzisiko auf, das Risiko steigt also mit zunehmendem dg. Dies steht im Einklang zu Erkenntnissen bezüglich des positiven Zusammenhangs zwischen Alter und Borkenkäferschadholzzisiko (Netherer & Nopp-Mayr, 2005; Overbeck & Schmidt, 2012), wobei das Alter ebenso wie der

dg das Entwicklungsstadium des Bestandes widerspiegelt. Dieser Effekt lässt sich vermutlich auf die steigende Bruthabitatqualität mit zunehmender Rindenstärke, für welche der dg eine gute Proxyvariable ist, zurückführen. Ein weiterer Faktor könnte sein, dass Fichtenbestände am einem gewissen dg erntereif werden und somit potentiell die Endnutzung beginnt. Die resultierende Intensivierung des Erntegeschehens lichtet Bestände auf und führt zu einem für die Entwicklung von Borkenkäfern günstigen Mikroklima. Außerdem könnten die verbleibenden Bestandesmitglieder durch die Freistellung bei entsprechender Witterung stärker unter Trockenstress geraten.

Der positive Zusammenhang zwischen dem fi_proz und dem Borkenkäferschadholzzisiko lässt sich aufgrund der erhöhten Verfügbarkeit der Wirtsbaumart allgemein, sowie der erhöhten Verfügbarkeit potentiell prädisponierter Individuen und möglicherweise durch die Förderung biotischer Gegenspieler durch Mischbaumarten erklären (Wermelinger, 2004). Außerdem zeigen Studien, dass volatile Substanzen anderer Baumarten das Verhalten von Borkenkäfern beeinflussen können, indem sie zum Beispiel die Attraktionswirkung wirtsspezifischer volatiler Substanzen hemmen (Byers, 1998; Zhang, 1999).

Der fi_buffer wirkt analog zum fi_proz, nur dass die zuvor beschriebenen Effekte mit zunehmendem Fichtenanteil im nahen Umfeld des Bestandes das Potential erhöhter Borkenkäferdichten steigern, die dann wiederum den betrachteten Bestand befallen können. Der ursprüngliche Effekt vor der Anwendung einer Monotonierestriktion wies zunächst ein ansteigendes Muster ähnlich dem fi_proz auf, der dann aber oberhalb eines fi_buffer von 60% wieder abfiel. Da sich für dieses Muster nicht ökologisch plausibel erklären lässt wurde eine monoton-steigende Funktion erzwungen.

Dürreperioden und der resultierende Trockenstress prädisponieren Fichtenbestände gegenüber Borkenkäferkalamitäten (Rouault, 2006; Wermelinger, 2004). Dabei spielt vermutlich die Reduktion des Harzdruckes infolge von Trockenstress eine wichtige Rolle (Schopf & Köhler 1995) auch wenn jüngere experimentelle Studien darauf hinweisen, dass das Wirksystem Trockenheit-Fichte-Borkenkäfer komplexer zu sein scheint als bislang angenommen (Netherer, 2015). Aufgrund der Bedeutung von Trockenstress für die Prädisposition von Fichtenbestän-

den gegenüber Borkenkäferbefall sollten alle Bodeneigenschaften, welche in Verbindung mit der Wasserversorgung stehen, auch einen Einfluss auf das Befallsrisiko durch Borkenkäfer haben (Netherer, 2005). Der negative Zusammenhang zwischen nfk und Borkenkäferschadholzzisiko steht im Einklang mit den Ergebnissen von Overbeck und Schmidt (2012) und spiegelt wider, dass Fichten auf Böden mit einer höheren Speicherkapazität für pflanzenverfügbares Wasser eine höhere Widerstandskraft gegenüber trockener Witterung aufweisen und somit weniger schnell in Trockenstress geraten und Borkenkäfer besser abwehren können, als Fichten auf weniger gut wasserversorgten Böden. Auch Schopf und Köhler (1995) beobachteten ein intensiveres Schadgeschehen auf blocküberlagerten Standorten, welche eine geringe Wasserspeicherkapazität aufweisen. Zu beachten bleibt die unterschiedliche Methodik der Ermittlung der nfk in den einzelnen Bundesländern. Diese bedingt zwar eine gewisse Inkonsistenz im nFK -Datensatz, ließ sich aber aufgrund der unterschiedlichen Ausgangsdatenlagen in den Bundesländern nicht vermeiden. Die nfk -Daten stellen die jeweils beste uns bekannte Datengrundlage für flächige nFK -Informationen unter Wald in den jeweiligen Bundesländern dar.

Vorschäden durch Wind und insbesondere durch Borkenkäfer steigern das Risiko für einen erneuten Borkenkäferbefall. Dies erscheint plausibel, da der Zusammenhang zwischen Sturmschäden und nachfolgendem Borkenkäferbefall vielfach beschrieben ist (Kärvemo et al., 2023; Wermelinger, 2004) und auch der Zusammenhang zwischen Folgebefall nach vorangegangenem Stehendbefall durch Borkenkäfer infolge hoher Populationsdichten sachlogisch plausibel ist.

Der positive Effekt der $tsum$ auf das Borkenkäferschadholzzisiko ergibt sich einerseits aus dem Zusammenhang zwischen der Temperatur und der individuellen Entwicklung sowie der Populationsentwicklung der Borkenkäfer (Annala, 1969; Wermelinger & Seifert, 1998; Wermelinger & Seifert, 1999) und andererseits aus dem Zusammenhang zwischen Temperatur und der Prädisposition der Wirtsbaumart Fichte, denn die Temperatur hat einen starken Einfluss auf das Dampfdruckdefizit, was bewirkt, dass die Verdunstung von Feuchtigkeit aus dem Boden und auch der Verdunstungsdruck auf die Vegetation und damit deren Wasserbedarf bei höheren Temperaturen deutlich ansteigen (Allen, 2015). Dies

wiederum fördert Trockenstress, der wie zuvor diskutiert Fichten gegenüber Borkenkäferschäden prädisponiert.

Im Falle der $tsum_dif_vj$ lässt sich der positive Effekt auf das Borkenkäferschadholzzisiko mit den gleichen Zusammenhängen wie bei der $tsum$ begründen. Die für $tsum$ dargestellten Faktoren können dabei zu einem lokalen Ansteigen der Populationsdichte der Borkenkäfer, sowie einer Schwächung der Wirtsbaumart Fichte führen, die offenbar nicht nur im gleichen Jahr, sondern auch im Folgejahr einen Stehendbefall hervorrufen können. Dabei impliziert die Verwendung dieser detrendeten Variable die Annahme, dass die Abweichung vom langjährigen Mittel unabhängig von ihrem Ausgangsniveau wirkt. Gleiches gilt auch für die $psum_dif_vj$

Die $psum$ zeigt einen negativen Effekt auf das Borkenkäferschadholzzisiko, welcher sich dadurch erklären lässt, dass höhere Niederschläge in der Vegetationsperiode dem zuvor diskutierten Faktor Trockenstress entgegenwirken und so die Abwehrfähigkeiten der Bäume stärken.

Die $psum_dif_vj$ weist einen U-förmigen Effekt auf, der sowohl bei negativen als auch positiven Extremwerten zu einem erhöhten Borkenkäferschadholzzisiko führt. Im Fall extrem negativer Werte erklärt sich dies ohne weiteres durch den aus niedrigen Niederschlägen resultierenden Trockenstress, welcher ebenso wie im gleichen Jahr (siehe vorangegangene Diskussion $psum$) auch im Folgejahr zu einer Prädisposition der Fichten führt. Das erhöhte Risiko im Falle extremer positiver Abweichungen lässt sich möglicherweise dadurch erklären, dass hohe Niederschläge in der Vegetationsperiode zu einem Sauerstoffmangel im Boden führen, welcher ein Absterben von Feinwurzeln bedingt und somit die Fichten im Folgejahr prädisponiert. Auch denkbar ist eine Förderung der Entwicklung wurzelschädigender Pilze durch warm-feuchte Witterung in der Vegetationsperiode.

Andere Modellansätze verwenden teilweise die Höhe über NHN als Prädiktorvariable (Nef, 1994; Dutilleul, 2000). Unter der Annahme, dass die Höhe über NHN primär über ihren Einfluss auf Temperatur und Niederschlag auf die Borkenkäferdynamik wirkt, ist der hier präsentierte Ansatz, Temperatursummen als Prädiktorvariablen zu verwenden und diese in Abhängigkeit von der

Meereshöhe zu regionalisieren, aus verschiedenen Gründen zu bevorzugen: Einerseits weist der Zusammenhang zwischen Temperatur und Meereshöhe mit zunehmender geographischer Skala eine wachsende Variabilität auf, was durch den verwendeten Regionalisierungsansatz abgebildet wird. Andererseits verändern sich die projizierten Temperatur und Niederschläge im Klimawandels und somit auch die indirekte Wirkung der Meereshöhe auf das Fichten-Borkenkäfer-System. Im Kontext der klimasensitiven Projektion auf Grundlage des Modells ist die Verwendung klimadynamischer Prädiktoren wie Temperatur- und Niederschlagssummen unerlässlich. Insgesamt ist davon auszugehen, dass die Verwendung von Variablen mit bekannten kausalen Zusammenhängen zur Entstehung von Borkenkäferschadholz die Generalisierbarkeit im Vergleich zu Ansätzen, welche Proxyvariablen verwenden, die nur einen statistischen Zusammenhang zum Aufkommen von Borkenkäferschadholz aufweisen, verbessert.

4.2 Ableitung von Handlungsoptionen

Die Ergebnisse der Modellierung zeigen waldbauliche Handlungsoptionen auf, die dazu beitragen können, das Borkenkäferschadholzrisiko auf mittlere bis lange Sicht zu senken. Dies betrifft in erster Linie den dg und den Fichtenanteil. Da sowohl für hohe dg als auch für hohe Fichtenanteile ein erhöhtes Risiko besteht, würden reduzierte Zieldurchmesser und Fichtenanteile zu einer Risikominderung führen.

Eine Verringerung von Zieldurchmessern hätte zur Folge, dass Bestände früher geerntet würden und somit das Verweilen in Entwicklungsphasen mit erhöhtem Risiko verkürzt würde. Auch andere Autoren wie Spiecker (2003) oder Seidl et al. (2009) sehen darin einen Ansatz, das Risiko zu reduzieren. Die Effektivität dieses Ansatzes muss insofern in Frage gestellt werden, als dass der dg wie zuvor diskutiert durch zweierlei Aspekte mit dem Borkenkäferschadholzrisiko zusammenhängt: Einerseits durch die Rindenstärke und die damit zusammenhängende Bruthabitatqualität der Baumstämme für den Käfer und andererseits durch die mit dem Einsetzen der Endnutzung zunehmende erntebedingte Auflichtung von Beständen und Bestandserändern. Da durch eine Reduktion des Zieldurchmessers auch die endnutzungsbedingte Auflichtung bei geringerem dg eintreten würde, ist es möglich, dass dies zumindest teilweise einer Verschiebung des Effektes führen würde, welche zu einem höheren

Risiko bei geringeren dg führen und die Wirksamkeit dieser Maßnahme reduzieren könnte.

Außerdem kann eine Reduktion des Fichtenanteils über die Pflanzung von Mischbeständen, sowie einen Baumartenwechsel weg von der Fichte dazu beitragen das Risiko zu verringern. Auch dieser Ansatz wird von verschiedenen Autoren angeführt (Wermelinger, 2004; Seidl et al., 2009), wenngleich ein Baumartenwechsel beziehungsweise auf Landschaftsebene Waldumbau häufig langer Zeiträume bedarf bis er tatsächlich zur Risikoreduktion beiträgt, wie sowohl aktuelle Erfahrungen mit Borkenkäferschäden im Kontext der Waldumbaubemühungen der letzten Jahrzehnte, als auch Simulationsstudien auf Landschaftsebene nahelegen (Seidl et al., 2009; Knocke et al., 2014).

Zugleich offenbart die Sensitivität der verschiedenen Variablen die begrenzte Wirksamkeit waldbaulicher Maßnahmen, da die Effekte der Klimavariablen deutlich stärker sind, als der Variablen, welche sich mittelfristig waldbaulich beeinflussen lassen. Somit scheint der einzig wirklich wirksame Ansatz zur Reduktion des Risikos die Beschränkung des Anbaus der Fichte auf solche Standorte, welche ein günstiges Klima mit relativ gleichmäßig hohen Niederschlägen und verhältnismäßig geringen Temperaturen aufweisen, was in erster Linie in höheren und stärker atlantisch geprägten Lagen der Fall ist. Die Auswahl solcher Standorte sollte zudem möglichst unter Berücksichtigung der nFK erfolgen, wobei höhere nFK-Werte für den Fichtenanbau zu bevorzugen sind. Dabei sollten staunasse Standorte gemieden werden, denn auch wenn dieser Aspekt nicht Teil dieser Untersuchung war, weisen Fichten auf staunassen Standorten ein drastisch erhöhtes Sturmwurfisiko auf (Zeppenfeld et al., 2023). Auch Vorschäden durch Stürme sind von hoher Bedeutung, sodass der Fichtenanbau zusätzlich auf Grundlage ihres Sturmrisikos eingeschränkt werden sollte. Im Idealfall sollten dabei außerdem Mischbestände mit relativ geringen Fichtenanteilen angestrebt werden. Da die Betrachtung von Klimaszenarien auf der Basis des Transektes zeigt, dass das Risiko für die Fichte selbst an den höchstgelegenen und damit potentiell noch am besten geeigneten Standorten im Untersuchungsgebiet in Zukunft klimatisch bedingt drastisch zunehmen könnte, sollte zudem grundsätzlich und über alle Standorte im Untersuchungsgebiet hinweg auf Betriebs- und Landschaftsebene nur so viel Fichte angebaut werden, wie als

schlagartiger Verlust im Rahmen einer Kalamität zu verkraften ist.

4.3 Ausblick

Das Modell soll Anwendung in einem multikriteriellen Verfahren im Rahmen der Erstellung von Baumartenempfehlungen finden und somit die Berücksichtigung dieses bedeutsamen Risikofaktors und seiner zukünftigen Entwicklung bei der Entscheidungsfindung im Rahmen der Baumartenwahl erleichtern.

5 Danksagungen

Wir möchten den Bundesministerien für Ernährung (BMEL) und Landwirtschaft, sowie Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV), bei der Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) sowie dem Waldklimafonds (WKF) danken, welche diese Arbeit im Rahmen des Projektes "Klimawandelbedingte Mortalitäts- und Wachstumstrends als Grundlage für bundesweit vergleichende Baumarteneignungsbeurteilungen" (Kürzel: Multi-RiskSuit; Förderkennzeichen: 2220WK41F4) fördern. Dank gilt außerdem Matthias Albert für die Durchsicht eines früheren Manuskriptes.

6 Literatur

- Ahrends, B.; Hafner, S.; Evers, J.; Steinicke, C.; Schmidt, W.; Meesenburg, H. (2016). Regionalisierung bodenphysikalischer Parameter für Waldstandorte in Sachsen-Anhalt - Unsicherheitsbetrachtung an Standorten verschiedener Umweltmessnetze. Beiträge aus der NW-FVA 21: 1-13.
- Ahrends, B., Heitkamp, F., Buresch, M., Evers, J., Hentschel, S., Bialozyt, R., & Meesenburg, H. (2023). Neue Herausforderungen an das Waldmanagement: Möglichkeiten und Grenzen des "Digital Soil Mapping" bei der Bereitstellung flächenhafter Datensätze für die Forstplanung am Beispiel von Hessen. Allgemeine Forst. Und Jagd-Zeitung 192: 193-218.
- Allen, C. D., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), 1-55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Annala, E. (1969). Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici* 6(2):161-208.
- Bentz, B. J., & Jönsson, A. M. (2015). Modeling bark beetle responses to climate change. In: Academic press (Hrsg.): *Bark beetles*: 533-553. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00013-7>
- Blickensdörfer, L., Oehmichen, K., Pflugmacher, D., Kleinschmit, B., & Hostert, P. (2022). Dominant Tree Species for Germany (2017/2018). *Open Agrar*. <https://doi.org/10.3220/DATA20221214084846>
- Brezger, A., & Lang, S. (2006). Generalized structured additive regression based on Bayesian P-splines. *Computational Statistics & Data Analysis*, 50(4), 967-991. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2004.10.011>
- Buresch, M., Evers, J., Meesenburg, H., Nagel, R.-V., Paar, U., Spellmann, H., & Suttmöller, J. (2023). Grundlagen der klimaangepassten Baumartenempfehlung. Beiträge aus der NW-FVA 21: 47-64.
- Byers, J. A., Zhang, Q. H., Schlyter, F., & Birgersson, G. (1998). Volatiles from nonhost birch trees inhibit pheromone response in spruce bark beetles. *The Science of Nature* 85: 557-561.
- Christiansen, E., & Bakke, A. (1988). The spruce bark beetle of Eurasia. In *Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications* (pp. 479-503). Boston, MA: Springer US.
- Dutilleul, P., Nef, L., & Frigon, D. (2000). Assessment of site characteristics as predictors of the vulnerability of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands to attack by *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 124(1): 1-5. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2000.00440.x>
- Eilers, P.H.C., & Marx B.D. (1996). Flexible Smoothing with B-splines and Penalties. *Statistical Science* 11(2): 89-121. <https://doi.org/10.1214/ss/1038425655>
- Jönsson, A. M., Schroeder, L. M., Lagergren, F., Anderbrant, O., & Smith, B. (2012). Guess the impact of *Ips typographus*—An ecosystem modelling approach for simulating spruce bark beetle outbreaks. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166, 188-200. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.07.012>
- Kausrud, K., Økland, B., Skarpaas, O., Grégoire, J. C., Erbilgin, N., & Stenseth, N. C. (2012). Population dynamics in changing environments: The case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*, 87 (1): 34–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00183.x>
- Kärvemo, S., Huo, L., Öhrn, P., Lindberg, E., & Persson, H. (2023). Different triggers, different stories: Bark-beetle infestation patterns after storm and drought-induced outbreaks. *Forest Ecology and Management* 545: 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121255>
- Knocke H.C., Axer M., Hamkens H.F., Fischer C., Hansen J.H., Nagel R.-V., Albert M. (2024): Quo vadis Scots pine forestry in northern Germany: How do silvicultural management and climate change determine an uncertain future? *European Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1007/s10342-024-01701-0>
- Marini, L., Lindelöw, Å., Jönsson, A. M., Wulff, S., & Schroeder, L. M. (2013). Population dynamics of the spruce bark beetle: a long-term study. *Oikos*,

- 122(12), 1768-1776.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00431.x>
- Marini, L., Økland, B., Jönsson, A. M., Bentz, B., Carroll, A., Forster, B., ... & Schroeder, M. (2017). Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography*, 40(12), 1426-1435. <https://doi.org/10.1111/ecog.02769>
- Menzel, A. (1997). Phänologie von Waldbäumen unter sich ändernden Klimabedingungen: Auswertung der Beobachtung in den internationalen phänologischen Gärten und Möglichkeiten der Modellierung von Phänodaten. Forstliche Forschungsberichte München.
- Nef, L. (1994). Estimation de la vulnérabilité de pessières aux attaques d'*Ips typographus* L. à partir de caractéristiques stationnelles. *Silva Belgica* 101(4): 7-14.
- 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. *Forest Ecology and Management*, 207(1-2), 99-107.
- Nuske, R. (2017). Vegperiod: Determine thermal vegetation periods (R-Paket Version 0.4.0). <https://doi.org/10.5281/zenodo.1466541>
- Overbeck, M., Schmidt, M., Fischer, C., Evers, J., Schultze, A., Hövelmann, T., & Spellmann, H. (2011). Ein statistisches Modell zur Regionalisierung der nutzbaren Feldkapazität von Waldstandorten in Niedersachsen. *Forstarchiv* 82(3), 92-100. <https://www.doi.org/10.2376/0300-4112-82-92>
- Overbeck, M., & Schmidt, M. (2012). Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany). *Forest Ecology and Management* 266: 115-125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.011>
- Py, N. (2024). Scam: Shape constrained additive models (R-Paket Version 1.2-16). <https://CRAN.R-project.org/package=scam>
- Py, N., & Schmidt, M. (2016). Incorporating shape constraints in generalized additive modelling of the height-diameter relationship for Norway spruce. *Forest Ecosystems*, 3, 1-14. <https://www.doi.org/10.1186/s40663-016-0061-z>
- Py, N., & Wood, S.N. (2015). Shape constrained additive models. *Statistics and Computing* 25(3): 543-559. <https://doi.org/10.1007/s11222-013-9448-7>
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing (Version 4.4.0). <https://www.R-project.org/>
- Rouault, G., Candau, J. N., Lieutier, F., Nageleisen, L. M., Martin, J. C., & Warzée, N. (2006). Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, 63(6), 613-624.
- Schick, J., Albert, M., & Schmidt, M. (2023). A new approach for modeling stand height development of German forests under climate change. *Frontiers in Forests and Global Change* 6: 1201636. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1201636>
- Schopf, R., & Köhler, U. (1995). Untersuchungen zur Populationsdynamik der Fichtenborkenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. In Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (Hrsg.), 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald (S. 88-109).
- Seidl, R., Schelhaas, M. J., Lindner, M., Lexer, M. J. (2009). Modelling bark beetle disturbances in a large scale forest scenario model to assess climate change impacts and evaluate adaptive management strategies. *Regional Environmental Change* 9: 101-119.
- Seidl, R., Schelhaas, M. J., Rammer, W., & Verkerk, P. J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature climate change*, 4(9), 806-810. <https://doi.org/10.1038/nclimate2318>
- Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M., & Kautz, M. (2016). Small beetle, large-scale drivers: How regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 530-540. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12540>
- Spiecker, H. (2000). Growth of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In E. Klimo, H. Hager & J. Kulhavý (Hrsg.), *EFI Proceedings No. 33: Spruce Monocultures in Central Europe – Problems and Prospects* (S. 11-26). European Forest Institute.
- Spiecker, H. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—temperate zone. *Journal of environmental Management* 67(1): 55-65.
- Wermelinger, B., & Seifert, M. (1998). Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 122(1-5): 185-191. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01482.x>
- Wermelinger, B., & Seifert, M. (1999). Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecological Entomology* 24(1): 103-110. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00175.x>
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. *Forest ecology and management* 202(1-3): 67-82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018>
- Wood, S.N. (2003). Thin plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology* 65(1): 95-114. <https://doi.org/10.1111/1467-9868.00374>
- Wood, S.N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2. Auflage). Chapman and Hall/CRC.
- Zeppenfeld, T., Svoboda, M., DeRose, R. J., Heurich, M., Müller, J., Čížková, P., Starý, M., Bače, R., & Donato, D. C. (2015). Response of mountain *Picea*

abies forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology* 52(5), 1402-1411. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12504>

Zeppenfeld, T., Jung, C., Schindler, D., Sennhenn-Reulen, H., Ipsen, M. J., & Schmidt, M. (2023). Winter storm risk assessment in forests with high resolution gust speed data. *European Journal of Forest Research*, 142(5), 1045-1058. <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01575-8>

Zhang, Q. H., Schlyter, F., & Anderson, P. (1999). Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 25(12): 2847-2861.