



Doctoral Thesis

## On the ecology of mountainous forests in a changing climate a simulation study

**Author(s):**

Bugmann, Harald

**Publication Date:**

1994

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-000946508> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

Diss. ETH No. 10638

**On the Ecology of Mountainous Forests  
in a Changing Climate: A Simulation Study**

A dissertation submitted to the  
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZÜRICH  
for the degree of  
Doctor of Natural Sciences

presented by  
**Harald Karl Matthias Bugmann**  
Dipl. Natw. ETH  
born 11th April, 1965  
citizen of Döttingen AG

accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. H. Flühler, examiner  
Dr. A. Fischlin, co-examiner

1994

Harald BUGMANN, 1994:

*On the ecology of mountainous forests in a changing climate: A simulation study.*  
Ph.D. thesis No. 10638, Swiss Federal Institute of Technology Zürich (ETHZ), 258 pp.

### Abstract

Mountainous forests fulfil a multitude of functions, and climatic change may have a strong impact on many of them. Modelling approaches have often been used to evaluate the possible impact of climatic change on forest structure and functioning, but little is known about the applicability of the models in a changing climate. In the present study, the structure and behaviour of forest gap models, a prominent model type, were analysed to obtain a model that simulates realistic tree species composition along climate gradients but incorporates only a minimum number of assumptions. The European Alps were selected as a case study, and the analysis started from the gap model FORECE (Kienast & Kuhn 1989: *Vegetatio* **79**, 7-20).

*Analysis of existing forest gap models:* The statistical analysis of the simulation results from multiple simulation runs of FORECE showed that 200 patches (runs) are required to calculate reliable statistics. This sample size is markedly larger than that used in previous studies.

The sensitivity of FORECE to structural simplifications was evaluated. It was found that six ecological factors present in FORECE may be omitted without reducing the plausibility of the simulated forest dynamics. Light availability, drought stress, summer warmth, and nutrient availability are important for determining tree growth; low winter temperature, browsing, and again light availability are required to model sapling establishment. Tree mortality can be portrayed by combining an age-related and a stress-induced mortality rate.

Finally, the formulation of climatic influences in a model simplified according to the above results was analysed. It was found that many forest gap models implicitly assume a constant climate and are likely to produce inconsistent results when applied to study climatic change. Moreover, model behaviour is quite sensitive to the exact formulation of climatic influences, which advocates their careful scrutinization and improvement.

*Development of the FORCLIM model:* Based on the above findings, a new forest gap model was developed. It consists of three submodels: (1) FORCLIM-E, a model of the abiotic environment including more reliable calculations of the annual sum of degree-days, drought stress and winter temperature than its predecessors. (2) FORCLIM-P, a tree population dynamics model incorporating a new equation for maximum tree growth and a new formulation for reducing the maximum growth rate by environmental constraints. (3) FORCLIM-S, a model of the turnover of soil organic matter adapted for European conditions from the LINKAGES model (Pastor & Post 1986: *Biogeochemistry* **2**, 3-27). FORCLIM contains 540 model parameters, whereas the FORECE model included more than 1300 parameters.

*Behaviour of FORCLIM along a transect in the European Alps:* The behaviour of the three submodels in isolation and of various submodel combinations was studied along an altitudinal transect in the European Alps. The model combinations FORCLIM-E/P & -E/P/S yielded species compositions conforming to descriptions of near-natural forests of the area. In the model FORCLIM-E/P/S, a temporally changing nitrogen availability is simulated, leading to increased competitiveness of species that tolerate low nitrogen concentrations, e.g. oaks (*Quercus spp.*). The model combination FORCLIM-E/P requires less than 20% of the simulation time of its predecessor.

A new, efficient method was developed for estimating the steady-state species composition of forest gap models. The model output from one single patch is averaged over time instead of simulating the transient dynamics on 200 patches. The method is almost 8 times faster than the transient experiment.

*Analysis of parameter sensitivity:* The sensitivity of FORCLIM to the uncertainty inherent in the estimation of all the 420 species-specific parameters was evaluated individually. It was found that the simulated species composition is quite robust to changes of the species parameters. However, the abundance of the single species may vary considerably depending on the parameter values used, and the simulated quantity of a given species should be interpreted cautiously. The model was found to be most sensitive to the parameter describing the tolerance of low nitrogen availability, followed by those of the maximum growth equation, drought tolerance, winter temperature, and light availability.

*Model validation:* Model behaviour was tested systematically in a climatological parameter space spanned by the annual mean temperature (T) and the annual precipitation sum (P) in central Europe as well as along a latitudinal gradient in eastern North America.

The study in the (T,P) space revealed that FORCLIM produces more plausible species compositions and more realistic gradients in a larger fraction of this space than the FORECE model. In two areas where the simulation of realistic drought stress is important, both models encountered major difficulties and need to be improved.

FORCLIM is also capable of simulating the characteristic features of eastern North American forests, ranging from the tundra-woodland transition in Canada to forests in southwestern Georgia. In most instances, it is more successful than the FORENA model developed for these conditions (Solomon 1986: *Oecologia* **68**, 567-579). Again, problems were encountered along drought gradients, where both FORENA and FORCLIM produce less realistic results.

Based on these studies, it is concluded that FORCLIM may be applied to study the impact of a changing climate on the species composition of near-natural forests in a large part of central Europe as well as in eastern North America.

*Possible impact of climatic change on forests in the Alps:* Three climate scenarios for the year 2100 and five forest models were used to evaluate the possible effects of climatic change on the simulated species composition at six sites along an altitudinal gradient in the European Alps. The results represent the current "best estimate" of the response of the species composition to the anticipated climatic changes, but they should not be interpreted literally as predictions due to the large uncertainty inherent both in the climate scenarios and in the forest models themselves. However, it can be stated that near-natural forests at mid altitudes are buffered well against the changes anticipated for the year 2100, whereas sites close to the alpine and the dry timberline are likely to undergo drastic changes of species composition, including forest dieback phenomena.

These results strongly support the implementation of abatement policies to fight the increase of greenhouse gas concentrations in the atmosphere on the global as well as the national scale.

Harald BUGMANN, 1994:

*Aspekte der Ökologie von Gebirgswäldern bei Klimaveränderungen: Eine Simulationsstudie.* Diss. ETH No. 10638, Eidg. Technische Hochschule Zürich (ETHZ), 258 pp.

### Kurzfassung

Gebirgswälder erfüllen viele Funktionen, und eine Klimaveränderung könnte die meisten von ihnen stark beeinflussen. Um abzuschätzen, welche Auswirkungen Klimaänderungen auf die Struktur und Funktion von Wäldern haben könnten, werden oft ökologische Modelle verwendet. Allerdings ist wenig über die Anwendbarkeit der Modelle für diese Fragestellung bekannt. Die vorliegende Studie analysiert die Struktur und das Verhalten einer wichtigen Modellklasse, der sogenannten "Gap-Modelle". Ziel der Arbeit war es, ein Modell herzuleiten, das die Artenzusammensetzung von Wäldern entlang Klimagradien realistisch wiedergibt, gleichzeitig aber nur eine minimale Anzahl von Annahmen enthält. Die europäischen Alpen wurden als Fallstudie ausgewählt, und die Analyse ging vom Modell FORECE aus (Kienast & Kuhn 1989: *Vegetatio* 79, 7-20).

*Analyse existierender Gap-Modelle:* Eine statistische Analyse der Resultate von  $n$  stochastischen Simulationsläufen von FORECE zeigte, dass  $n = 200$  Läufe benötigt werden, um die statistischen Eigenschaften der Modellresultate verlässlich berechnen zu können. Dieser Stichprobenumfang ist bedeutend grösser als der bisher verwendete.

Die Sensitivität von FORECE gegenüber strukturellen Vereinfachungen wurde untersucht: Sechs ökologische Faktoren von FORECE werden nicht benötigt, um eine realistische Dynamik der Artenzusammensetzung zu simulieren. Die Verfügbarkeit von Licht und Nährstoffen, die Bodentrockenheit und die Wärmesumme sind wesentlich, um das Wachstum der Bäume wiederzugeben. Die Wintertemperatur, der Wildverbiss und wiederum die Verfügbarkeit von Licht werden benötigt, um die Etablierung von jungen Bäumen zu modellieren. Die Kombination einer alters- und einer stressbedingten Sterberate erlaubt es, die Mortalität von Bäumen realistisch zu formulieren.

Anhand eines Modells, das gemäss diesen Erkenntnissen vereinfacht worden war, wurde schliesslich die Formulierung der klimatischen Einflussgrössen analysiert. Die Analyse zeigte, dass viele Gap-Modelle implizit davon ausgehen, das Klima sei konstant. Deshalb liefern diese Modelle oft inkonsistente Resultate, wenn sie eingesetzt werden, um Klimaänderungen zu studieren. Ausserdem ist das Verhalten der Modelle sehr sensitiv bezüglich der Formulierung von klimatischen Einflussgrössen. Deshalb sollten diese Modelle sorgfältig überprüft und verbessert werden.

*Entwicklung des Modells FORCLIM:* Gestützt auf diese Erkenntnisse wurde ein neues Gap-Modell entwickelt, das aus drei Untermodellen besteht: (1) FORCLIM-E, ein Modell der abiotischen Umwelt, das besser abgestützte Formeln zur Berechnung der jährlichen Summe der Tagesgrade, des Trockenheitsstresses und der Wintertemperatur beinhaltet. (2) FORCLIM-P, ein Modell der Populationsdynamik von Bäumen, das eine neue Gleichung für die maximale Wachstumsrate und eine neue Formulierung der Umwelteinflüsse auf diese Rate enthält. (3) FORCLIM-S, ein Modell für die Dynamik des organischen Kohlenstoffs im Boden. Ausgehend vom Modell LINKAGES (Pastor & Post 1986: *Biogeochemistry* 2, 3-27) wurde FORCLIM-S für europäische Verhältnisse angepasst. FORCLIM umfasst lediglich 540 Modellparameter, während sein Vorgänger FORECE mehr als 1300 Parameter aufwies.

*Verhalten von FORCLIM entlang einem Transekt in den europäischen Alpen:* Das Verhalten der drei Untermodelle wurde einzeln und in verschiedenen Kombinationen entlang einem Höhengradienten in den Alpen untersucht. Die Modellkombinationen FORCLIM-E/P und -E/P/S ergaben Artenzusammensetzungen, die den Beschreibungen von

naturnahen Wäldern der jeweiligen Standorte entsprechen. Das Modell FORCLIM-E/P/S simuliert eine zeitlich stark variierende Verfügbarkeit von Stickstoff, was die Konkurrenzkraft von Arten erhöht, die gut an diese Verhältnisse angepasst sind (z.B. Eichen, *Quercus spp.*). FORCLIM-E/P benötigt lediglich 20% der Simulationszeit, die für FORECE aufgewendet werden musste.

Eine neues Verfahren wurde entwickelt, um die Artenzusammensetzung im Gleichgewicht schätzen zu können. Die Resultate einer einzelnen Simulation werden über die Zeit gemittelt statt über  $n$  transiente Simulationsläufe. Die Methode liefert eine Gleichgewichtsschätzung in  $1/8$  der Zeit, die für das transiente Experiment benötigt wird.

*Analyse der Parametersensitivität:* Die Sensitivität von FORCLIM auf die Unsicherheit in der Schätzung aller 420 artspezifischen Parameter wurde für jeden Parameter einzeln untersucht. Die simulierte Artenzusammensetzung ist robust gegenüber Veränderungen der Spezies-Parameter; die Abundanz der einzelnen Arten hingegen variiert beträchtlich je nach den verwendeten Parameterwerten und sollte deshalb nur mit Vorsicht quantitativ interpretiert werden. Das Modell erwies sich am sensitivsten bezüglich des Parameters für Stickstoffbedarf, gefolgt von jenen der Wachstumsgleichung, der Trockenheitstoleranz, der Wintertemperatur und des Lichtbedarfs.

*Validierung des Modells:* Das Verhalten des Modells wurde systematisch in einem Parameterraum, der von der Jahresmitteltemperatur (T) und der Jahresniederschlagssumme (P) aufgespannt wird, sowie entlang einem Gradienten im östlichen Nordamerika untersucht.

Die Studie im (T,P)-Raum zeigte, dass FORCLIM plausible Artenzusammensetzungen und realistischere Gradienten in einem grösseren Teil dieses Raums liefert als FORECE. In zwei Bereichen, wo es wichtig ist, den Trockenheitsstress realistisch zu simulieren, wurden bei beiden Modellen Mängel sichtbar, die verbessert werden sollten.

FORCLIM erwies sich auch als geeignet, die charakteristischen Eigenschaften von Wäldern im östlichen Nordamerika von der kanadischen Tundra bis nach Georgia realistisch wiederzugeben. In den meisten Fällen ergab FORCLIM plausible Resultate als das Modell FORENA, das für diese Bedingungen entwickelt worden war (Solomon 1986: *Oecologia* 68, 567-579). Wiederum lieferte aber FORCLIM – wie auch FORENA – weniger realistische Resultate entlang Trockenheitsgradienten.

Diese Untersuchungen erlauben die Schlussfolgerung, dass FORCLIM auch angewendet werden kann, um zu untersuchen, wie sich Klimaveränderungen auf die Artenzusammensetzung naturnaher Wälder in einem Grossteil von Mitteleuropa sowie im östlichen Nordamerika auswirken.

*Mögliche Auswirkungen einer zukünftigen Klimaänderung auf Wälder im Alpenraum:* Drei Klimaszenarien für das Jahr 2100 und fünf Waldmodelle wurden verwendet, um die möglichen Auswirkungen einer Klimaänderung auf die simulierte Artenzusammensetzung an sechs Standorten entlang einem Höhengradienten in den Alpen zu untersuchen. Die Resultate stellen die "beste Schätzung" ("best estimate") der Reaktion der Artenzusammensetzung auf die erwartete Klimaänderung dar, sollten aber nicht im wörtlichen Sinn als Prognosen aufgefasst werden, da grosse Unsicherheiten sowohl bezüglich der Entwicklung des zukünftigen Klimas als auch bezüglich der Formulierung der Waldmodelle selber bestehen. Trotzdem kann man die Schlussfolgerung ziehen, dass die naturnahen Wälder in mittleren Lagen gegenüber Klimaänderungen gut gepuffert sind, während Standorte in der Nähe der alpinen und ariden Waldgrenze vermutlich drastische Änderungen der Artenzusammensetzung bis hin zu Zusammenbrüchen erleben könnten.

Diese Ergebnisse bestätigen, dass es sinnvoll wäre, auf globaler wie auch auf nationaler Ebene Massnahmen zu treffen, die verhindern, dass die Konzentration von Treibhausgasen in der Atmosphäre weiter zunimmt.