

FRIEDRICH-SCHILLER-UNIVERSITÄT JENA
FAKULTÄT FÜR MATHEMATIK UND INFORMATIK



MAX-PLANCK-INSTITUT
FÜR BIOGEOCHEMIE



Diplomarbeit

zur Erlangung des akademischen Grades
Diplom-Bioinformatikerin

Zur Rolle von Artenvielfalt und Variabilität im optimalen Verhalten von Ökosystemen

Verfasser: Kristin Bohn
Betreuer: Prof. Dr. Stefan Schuster
Dr. Axel Kleidon
Abgabetermin: 8. Februar 2007

Zusammenfassung

Die Pflanzenwelt bindet Kohlenstoff aus Kohlendioxid mittels Photosynthese. Anschließend wird er umgewandelt in organische Kohlenhydrate, die in Form von Bioenergie und Biomasse die Grundlage für alle Lebewesen bilden. Je produktiver die Pflanzendecke ist, desto mehr Kohlenstoff kann assimiliert werden, desto mehr Energie steht allen Lebewesen zur Verfügung, auch dem Menschen.

Welche Rolle spielt Biodiversität bei der Erhaltung der Produktivität? Welche Auswirkungen hat der Verlust von Vielfalt? Und wie kann Vielfalt erhalten werden?

Diesen Fragen widmet sich die vorliegende Arbeit. Es wird untersucht welche Auswirkungen zeitliche Variabilität auf Artenvielfalt hat und wie sich die beiden Faktoren auf die Produktion auswirken. Hierzu wird ein individuen-basierten Modell entwickelt, implementiert und getestet. Das Modell bildet eine Pflanzengesellschaft in ihrer Umwelt nach. Die Umwelt wird von dem Angebot an Niederschlag und Strahlung bestimmt. Die Arten unterscheiden sich nur in ihren Allokationsparametern. Die einzelnen Pflanzen verschiedener Arten wachsen auf einem homogenen Gitter. Es existiert keine Konkurrenz zwischen den Pflanzen, lediglich die Samen der verschiedenen Arten konkurrieren um neue Standorte..

Um die Auswirkungen von Variabilität zu untersuchen wird im Modell zeitliche Variation der zwei Umweltfaktoren integriert. Die verschiedenen Simulation stellen eine Population unter verschiedenem Maß an Variabilität dar.

Die Ergebnisse zeigen, dass sich im Modell unter mittlerer Variabilität der Umweltfaktoren maximale Vielfalt bildet. Betrachtet man die Produktivitäten der einzelnen Arten in den vielfältigen Populationen, zeigt sich, dass die einzelnen Arten Unterschiede in ihrer Leistung aufweisen. Die Unterschiede spiegeln sich in ihrer Wachstumsstrategie wieder. Jedoch ist nicht eindeutig warum einige unproduktive Arten trotzdem überleben können.

Diese Arbeit ist nach der von Reineking et al. [RVWH06] die zweite, die einen solchen Ansatz vorstellt, und zeigt dass durch Variabilität und der verschiedenen Eigenschaften der Pflanzen, es möglich ist vielfältige Populationen zu erhalten.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Fragestellung	5
2.1	Bisherige Untersuchungen	5
2.2	Zielsetzung	8
3	Die Pflanze und ihre Umwelt	15
3.1	Die Umwelt der Pflanze	15
3.1.1	Das Klima als Umweltfaktor	16
3.1.2	Strahlung als Umweltfaktor	16
3.1.3	Wasser als Umweltfaktor	17
3.2	Die Pflanze	18
3.2.1	Photosynthese	19
3.2.2	Gaswechsel	19
3.2.3	Lichtabhängigkeit	20
3.2.4	Temperaturabhängigkeit	20
3.2.5	Wasserversorgung	21
3.2.6	Mineralstoffversorgung	22
3.2.7	Zusammenfassung der Abhängigkeiten	22
3.3	Rückwirkungen der Pflanzen auf die Umwelt	22
4	Modellbeschreibung	25
4.1	Übersicht	25
4.2	Individuen	26
4.2.1	Allokation	27
4.2.2	Wachstum	29
4.2.3	Nettoprimärproduktion und Respiration	30
4.2.4	Samen und Reproduktion	31
4.3	Umwelt	31
4.4	Programmierung und Parallelisierung	33
4.5	Simulationsaufbau	34
4.5.1	Initialisierung	34

4.5.2	Variabilität	34
5	Ergebnisse	37
5.1	Die Rolle der Variabilität für die Vielfalt	37
5.2	Die Rolle der Variabilität für die Pflanzentypen	43
5.3	Die Rolle der Variabilität für die Produktivität	46
5.4	Die Rolle der Artenvielfalt für die Produktivität	51
6	Diskussion	55
6.1	Evaluierung der Hypothesen	55
6.2	Grenzen des Modells	58
6.3	Verbesserungen	61
7	Schlussfolgerungen und Ausblick	65
	Literaturverzeichnis	69

Kapitel 1

Einleitung

Der Wandel unseres Klimas und seine Wirkung auf viele Organismen [T⁺05] ist ein vieldiskutiertes Thema. Arten verändern sich nicht nur, sondern sterben gehäuft in den letzten Jahren aus. Während um 1600 und 1700 eine Art pro Jahrzehnt ausstarb, erhöhte sich die Rate zwischen 1850 und 1950 auf eine pro Jahr, heute stirbt pro Tag eine Art [Ros95].

In den letzten 50 Jahren hat der Mensch „Ökosysteme schneller und umfangreicher verändert als jemals zuvor.“ [B⁺06, S. 8]. Die intensive Landnutzung und der großflächige Anbau von Monokulturen tragen dazu bei, dass verschiedene alte Sorten z.B. die Apfelsorte „Schöner aus Nordhausen“ oder die Kartoffel „Bamberger Hörnchen“ uns heute nicht mehr geläufig sind. Durch die Gentechnik wird darüberhinaus auch auf die genetische Vielfalt Einfluss genommen. Anthropogene Einflüsse werden auch in Zukunft die größten Auswirkungen auf die Klimaveränderung zeigen [T⁺04].

Dass ein Zusammenhang zwischen Klima und Artenvielfalt besteht, scheint zumindest auf globaler Skala [FC05] klar, denn Pflanzen entwickeln sich in Abhängigkeit der Umweltbedingungen. Faktoren wie Licht, Wasser, Temperatur und die Beschaffenheit des Bodens bestimmen, für welche Pflanzenarten das Gedeihen an einem Standort möglich ist. Die Pflanzen müssen produktiv genug sein, um sich selbst zu erhalten und sich zu reproduzieren. Nur so können sie sich gegen Konkurrenten durchzusetzen und dauerhaft Standorte für sich beanspruchen.

In unterschiedlichen Klimazonen finden sich verschiedene Arten und Artenzusammensetzungen. Beim Vergleich der Vielfalt zwischen Wüste und Regenwald ist eindeutig, dass im Regenwald mehr Arten anzutreffen sind als in der Wüste. Die größte Pflanzendiversität ist in den Tropen [vH05] zu finden.

Die Funktion von Vielfalt ist vielschichtig. Sie steht z. B. in Wechselwirkung mit Stabilität und Produktivität des Ökosystems [RA93] als auch den Ökosystemfunktionen [B⁺06, S. 19]. Jedoch wissen wir nicht, welche Mechanismen wie zusammenhängen und welche konkreten Auswirkungen Artenvielfalt erfüllt. Es ist unklar, ob Vielfalt

für unser Leben notwendig ist. Deshalb werden Studien über Artenvielfalt immer wichtiger [WCOS02]. Die Fragen nach der Funktion der Artenvielfalt für unsere Welt und alle darin lebenden Organismen und die Folgen des Verschwindens von Arten, gilt es zu beantworten. Gesucht werden die Ursachen, die zu Vielfalt führen und die sie erhalten kann.

Die konventionelle Landwirtschaft setzt seit Jahren auf den Anbau von Monokulturen. Die Auffassung, dass eine ertragreiche Monokultur bessere Ernten einbringt als Mischkulturen, ist weitverbreitet. Eine Pflanze wächst nur unter bestimmten Umweltbedingungen optimal. Wenn diese Bedingungen erfüllt sind, dann erzielt eine Monokultur hohe Erträge. Im Sommer 2006 führte in einigen Regionen Deutschlands ausbleibender Niederschlag zu einer schlechten Weizenernte. Hätte man beispielsweise auf einem Teil der Anbaufläche andere Arten angebaut, die besser an Wassermangel angepasst sind, hätte man wenigstens einen bestimmten Ertrag garantieren können [Sch03].

Tilman & Downing [TD94] zeigen, dass die langfristige Erhaltung von Produktion im Grünland unter fluktuierenden Umweltbedingungen nur durch hohe Artenvielfalt gewährleistet werden kann.

Unbekannt bleibt die Relevanz der Vielfalt für das Klimasystem. Die Umwelt wirkt auf die Pflanzen und die Pflanzenwelt wirkt auf ihre Umwelt. Die Pflanzendecke beschleunigt z.B. Verwitterungsprozesse und ermöglicht Bodenbildung. Die Transpirationsleistung der Vegetationsdecke beeinflusst zudem das Klimasystem auf großen Skalen. Sie bestimmt die Wolkendecke mit, und damit auch die Menge des Niederschlags und die durch die Wolkendecke dringende Strahlung. Klimamodelle, in denen die Feedbacks einbezogen werden, quantifizieren aufgrund der Vegetationsstruktur den Einfluss der Pflanzendecke auf das Klimasystem. Die Bedeutung der funktionalen Vielfalt z.B. auf den Kohlenstoffkreislauf bleibt jedoch unberücksichtigt.

In dieser Arbeit soll zum einen die Bedeutung der Vielfalt untersucht werden und zum anderen die Mechanismen beleuchtet werden, die zu Diversität führen und sie erhalten können.

Die Komplexität der Natur ist nur schwer erfassbar. Um Modelle zum Verstehen dieser Prozesse zu benutzen, ist eine starke Abstraktion der Realität erforderlich. Gerade mit stark vereinfachten Modellen ist es möglich einzelne Faktoren zu untersuchen, ohne sich in der Komplexität der Natur zu verlieren.

Der Entwurf und die Implementierung eines individuenbasierten Modells ist Teil dieser Arbeit. Mit Hilfe des Modells sollen Auswirkungen von Variabilität auf die Vielfalt und die Produktivität verstanden werden.

Im folgenden Kapitel 2 wird die Fragestellung dieser Arbeit beschrieben und die Hypothesen werden genannt. Die ökophysiologischen Grundlagen der Pflanzen werden in Kapitel 3 erklärt. Sie tragen zum Verständnis der Prozesse bei, die in der Pflanze und ihrer Umwelt stattfinden. Anschließend wird in Kapitel 4 das entwickelte Modell erläutert. Es simuliert die individuellen Wachstumsprozesse von Pflanzen, die zu einer Art gehören und beachtet dabei die Auswirkungen der Umweltbedingungen. Mit diesem Modell sollen die aufgestellten Hypothesen getestet werden. Die Ergebnisse sind in Kapitel 5 dargestellt. In Kapitel 6 werden sie und das Modell diskutiert. Zum Schluss werden die Erkenntnisse der Arbeit zusammengefasst und es wird ein Ausblick gegeben.

Kapitel 2

Fragestellung

2.1 Bisherige Untersuchungen

Die Literatur nennt zahlreiche Theorien, die zur Entstehung von Artenvielfalt führen können, Palmer [Pal94] z.B. nennt 120 Hypothesen. Der Zusammenhang zwischen Variabilität, Artenvielfalt und Produktivität wurde bereits mehrfach theoretisch und in Feldexperimenten untersucht.

Auch gibt es bereits zahlreiche Modelle, die Wachstum und Entwicklung von Pflanzen und Pflanzengemeinschaften simulieren. Besonderes Augenmerk liegt auf der Vorhersage der Produktivität. Was diese Modelle nicht beachten ist Artenvielfalt. Der erste Schritt in diese Richtung ist, Modelle zu entwerfen, die die Erhaltung der Artenvielfalt erklären und nachvollziehen lassen. Damit wird die Bedeutung der Artenvielfalt hervorgehoben und die Notwendigkeit, sie in Modelle zu integrieren. Reineking et al. [RVWH06] zeigen erstmalig mit einem prozess-basierten Modell, dass durch Variabilität des Niederschlags und unter Berücksichtigung der Eigenschaften der Pflanzen Vielfalt erhalten wird. Das Modell wurde für Sukkulenten getestet, ist aber auch auf andere Populationen anwendbar.

Fünf Hypothesen zum Thema Artenvielfalt sollen jetzt kurz vorgestellt werden. Diese Hypothesen sind wichtig für die Fragestellung. Aus ihnen werden später die eigenen Hypothesen gebildet.

Heterogenität der Umwelt

Räumliche Heterogenität bedingt Unterschiede in der abiotischen Umwelt z.B. im Boden, Gestein oder Mikroklima. Dadurch entsteht eine höhere Habitatvielfalt, die von unterschiedlichen Arten besiedelt werden kann. Eine Vielzahl von Arten kann so nebeneinander leben.

Zeit

Mit der Zeit erhöht sich die Vielfalt, siehe Abb. 2.1(a). Arten spezialisieren sich, passen sich an veränderte Bedingungen an oder migrieren. Sie können so neue Habitate besiedeln. Auch durch evolutive Vorgänge wie Mutationen entstehen neue Arten. Auf der anderen Seite sterben natürlich auch Arten, die sich nicht schnell genug anpassen können.

Raum

Zählt man die Arten, die sich auf unterschiedlich großen Gebieten befinden, lassen sich Zusammenhänge zwischen Vielfalt und dem Ausmaß des Gebietes ableiten. Vielfalt steigt mit wachsender Gebietsgröße [Ros95]. Es besteht eine logarithmische Beziehung zwischen ihnen, siehe Abb. 2.1(b).

Intermediate Disturbances

Lange dachte man aufgrund der Artenvielfalt in Regenwäldern, dass Diversität immer mit Produktivität einhergeht [SHH05]. Das heiße und feuchte Klima bietet gute Wachstumsbedingungen. Jedoch zeigen viele Studien, dass Vielfalt und Produktivität nicht immer positiv miteinander verknüpft sein müssen [RA93]. Studien sprechen von linearen und unimodalen (buckelartige Kurve) Zusammenhängen, aber ebenso von keinen erkennbaren Mustern [W⁺99]. Hohe Produktivität kann sowohl zur Erhöhung, als auch zu Herabsetzung der Vielfalt führen. Dennoch besteht kein Zweifel darüber, dass ein Zusammenhang besteht [W⁺99]. Wegen der Unstimmigkeiten über bestehende Beziehungen suchte Rosenzweig nach anderen Ursachen. Er erklärt den Zusammenhang zwischen Produktivität und Diversität durch Variabilität und Störungen der Umwelt. Die Stärke und die Art der Schwankungen in der Umwelt spielen eine Rolle.

Die *Intermediate Disturbance Hypothesis* geht auf Connell [Con78] zurück. Produktivität und Störungen sind die wichtigsten zwei Faktoren, die Artenvielfalt beeinflussen [KB06]. Hohe Produktivität bedeutet einerseits, dass z.B. der Lebensraum sehr gut zum Gedeihen ist, und damit die Vielfalt steigt. Auf der anderen Seite aber müssen Individuen enger zusammen wachsen. Durch die erhöhte Dichte bleibt es neuen Arten verwehrt in diese Gebiete vorzudringen. Störungen ermöglichen Arten neue Standorte zu besiedeln, an denen vorher hoher Konkurrenzdruck ihre Etablierung verhindert hat.

Die Hypothese sagt, dass unter einem niedrigen Niveau der Störungen die Vielfalt mit steigender Produktivität sinkt. Treten Störungen sehr häufig und stark auf, dann

ist der Zusammenhang zwar auch linear, aber genau umgekehrt: die Vielfalt steigt mit wachsender Produktivität. Eine buckelartige Kurve erhält man in einer Umwelt mit mittlerer Häufigkeit an Störungen, siehe Abb. 2.1(c). Hier ist die Vielfalt am höchsten bei mittlerer Produktivität.

Viele andere ökologische Modelle z.B. [Kon01] erzielten die gleichen Ergebnisse: Die höchste Vielfalt erreicht man bei mittlerer Produktivität und Variabilität. Feldstudien z.B. [WCOS02] belegen diese Resultate.

Absicherung

In der *Insurance* Hypothese geht um die Funktion der Biodiversität für das Ökosystem. Laut dieser Hypothese sichert hohe Biodiversität die Ökosysteme in einer fluktuierenden Umwelt gegen einen Funktionsverlust ab [NL97]. In einer fluktuierenden Umwelt verändern sich die Bedingungen zum Wachsen von Pflanzen. Aufgrund schlechter Umweltbedingungen können Arten zu einem Zeitpunkt nicht produktiv sein. Artenvielfalt ermöglicht in einem solchen Falle, dass andere Arten, die besser an diese Umweltbedingungen angepasst sind, die Produktionsleistung übernehmen, siehe Abb. 2.1(d).

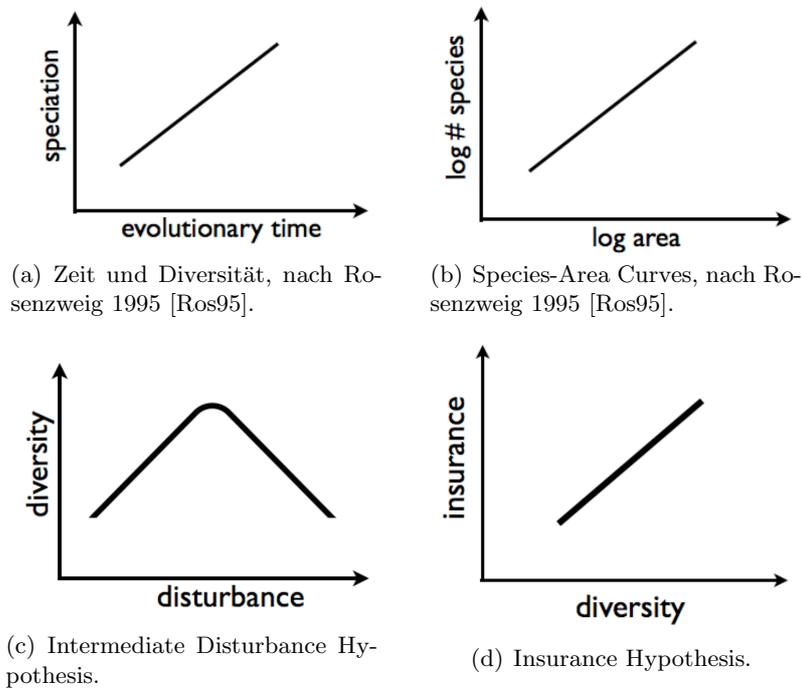


Abbildung 2.1: Hypothesen zu Diversität

2.2 Zielsetzung

Diese Arbeit soll die Auswirkungen von Variabilität auf die Artenvielfalt und die Produktivität untersuchen. Weiterhin soll die Bedeutung von funktioneller Vielfalt für die Produktion von Biomasse aufgezeigt werden. Dazu wird ein prozess- und individuenbasiertes Modell entworfen, implementiert und getestet.

Ein individuenbasiertes Modell wird benutzt, um direkte Ableitungen von Ursache und Wirkung erkennen zu können. Der Vorteil dieser Modelle liegt darin, dass die einzelnen Prozesse, die in jedem Individuum ablaufen, verfolgt werden können. Nach dem Einbau von Veränderungen z.B. der Umwelt werden Folgen für die Population sichtbar. Das Leben der Population wird quasi nachgeahmt, es wird sichtbar welche Wandlungen welche Wirkungen hervorrufen. Es sollen Zusammenhänge zwischen funktioneller Vielfalt und Produktivität erkannt und erklärt werden.

Kleidon & Mooney [KM00] machen deutlich, dass sich individuenbasierte Modelle hervorragend eignen, um Diversität zu zeigen. Die beiden bilden mit ihrem prozessbasierten Modell globale Muster der Artenvielfalt ab. Es zeigt sich, dass verschiedene Klimazonen eine unterschiedliche Anzahl an Arten aufweisen. Ihre Ergebnisse (Abb. 2.2) stimmen gut mit der beobachteten Verteilung der Arten auf unserem Planeten überein. Einige Abweichungen gibt es z.B. in Australien und Südafrika.

Anhand des entwickelten Modells soll gezeigt werden, dass klimatische Variabilität Artenvielfalt erhalten kann. Mit dem Modell sollen zwei Hypothesen getestet werden. Die Hypothesen basieren auf dem Zusammenhang zwischen Optimalität und Diversität, der als nächstes erklärt wird. Im Anschluss daran werden die Hypothesen näher ausgeführt.

Diversität und Optimalität

Arten unterscheiden sich in ihren Eigenschaften. Die Eigenschaften beschreiben an welche Umweltbedingungen die Art angepasst ist. Herrschen diese Bedingungen, wächst die Art optimal.

An einem Beispiel soll der Zusammenhang zwischen Diversität und Optimalität erklärt werden: Art 1 investiert besonders viel ihres assimilierten Kohlenstoffs in die Wurzeln. Damit hat sie Vorteile bei der Wasseraufnahme. Sind die Umweltbedingungen konstant, erzielt sie immer die gleiche spezifische Produktivität. Wenn die gegebenen Bedingungen für sie schlecht sind, ist ihre Produktivität gering. Sind sie dagegen optimal, ist auch ihre Produktivität in jedem Schritt maximal. Art 1 ist in Abb. 2.3(a) dargestellt, die gestrichelte beschreibt das Produktionsmaximum.

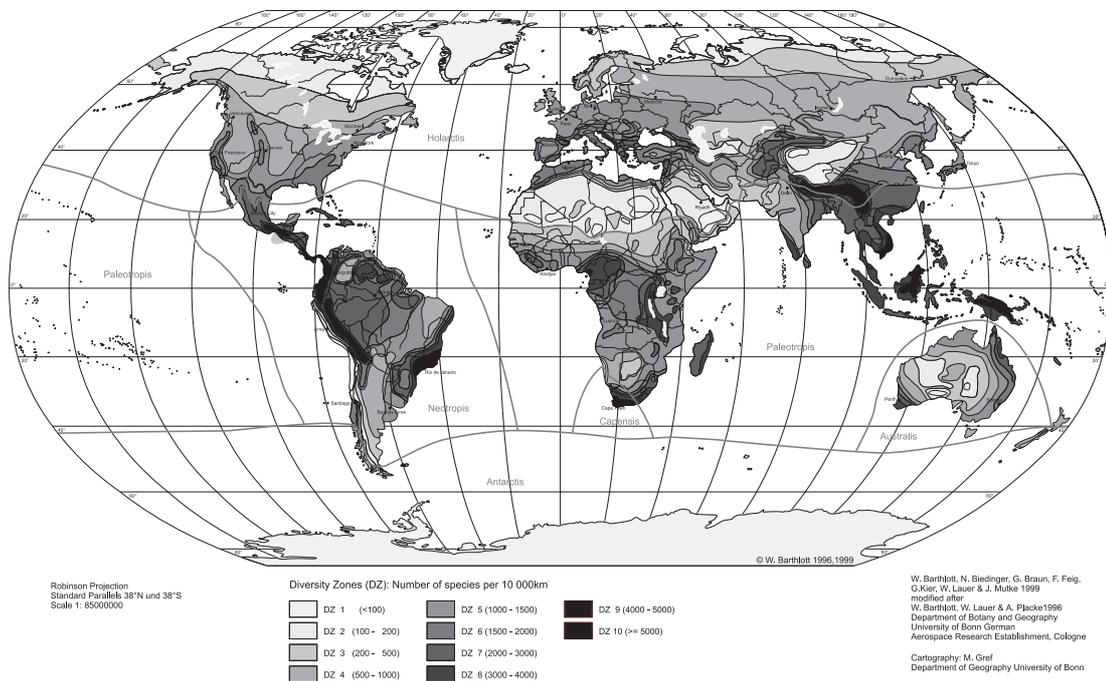
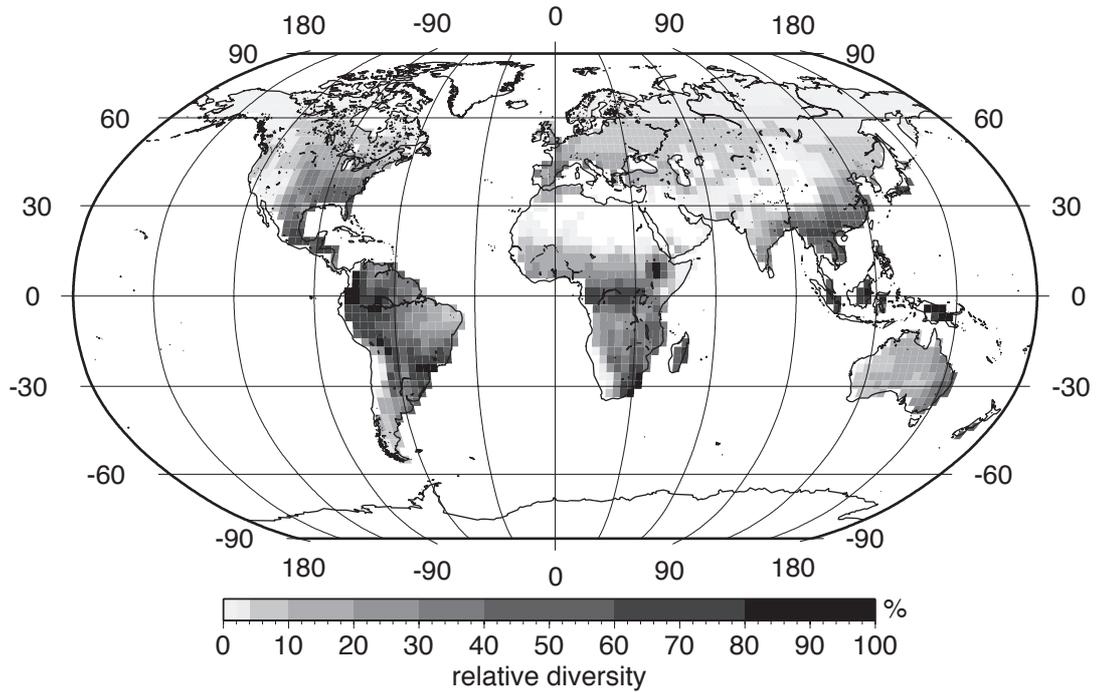


Abbildung 2.2: Das obere Bild zeigt die Globale Verteilung der Biodiversität nach Kleidon & Mooney [KM00] mit einem Modell berechnet. Je dunkler die Fläche, desto höher die Biodiversität von der maximal erreichten (100%). Die untere Karte stammt von Barthlott et al. [B⁺99] und dient zur Verifizierung des Bildes oben von Kleidon & Mooney. Sie basiert auf Felderhebungen, die in die Fläche extrapoliert wurden.

In einer solchen Umwelt kann keine andere Art überleben. Denn erreicht Art 1 unter den konstanten Bedingungen ihre maximale Produktivität, kann sie am meisten in ihre eigene Entwicklung und Reproduktion investieren. Damit konkurriert sie alle anderen Arten aus, die schlechter als sie an diese Bedingungen angepasst sind.

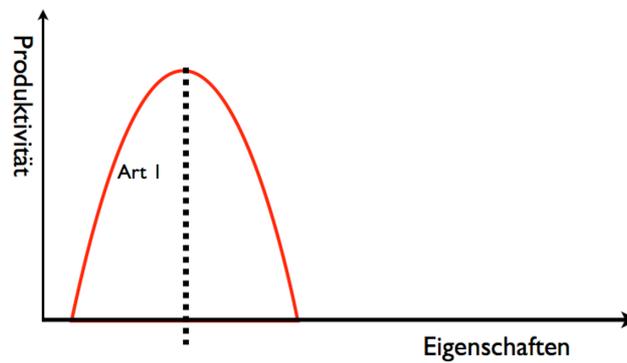
Lebt die Population in einer fluktuierenden Umwelt, so werden mehrere Arten nebeneinander bestehen können. Es existiert z.B. Art 1 aus der oberen Abbildung und eine Art 2. Art 2 investiert im Gegensatz zu Art 1 mehr in Blattmasse, und wird durch das Angebot an Wasser limitiert. Art 1 dagegen kann auch unter Wassermangel noch produktiv sein. Ihre Leistung wird von ihrer geringen Blattmasse begrenzt. Die beiden Arten mit ihren unterschiedlichen Eigenschaften sind in 2.3(b) dargestellt.

Beide Arten brauchen ein gewisses Angebot an Licht und Wasser. In einer fluktuierenden Umwelt wechseln diese Bedingungen. Zu einem Zeitpunkt an dem wenig Niederschlag fällt, wird das Wachstum von Art 2 schnell vom Wasser limitiert sein. Art 1 ist produktiver als Art 2, denn durch die hohe Wurzelbiomasse kann sie den Wassermangel kompensieren. Ist dagegen viel Wasser vorhanden, ist die Photosynthese von Art 2 nicht limitiert und sie kann durch die hohe Blattbiomasse produktiver sein als Art 1.

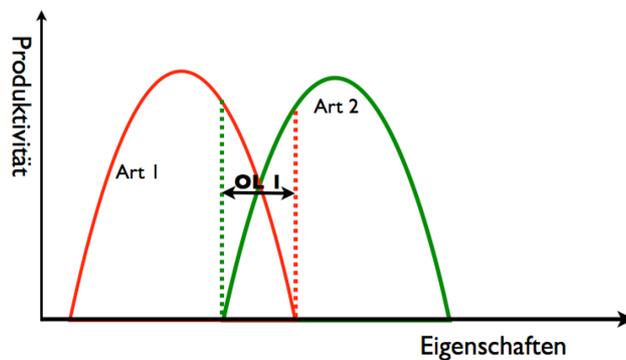
Beide Arten haben unterschiedliche Optima. Wenn die Umweltbedingungen nicht zu stark fluktuieren (OL 1 im Bild), können sie auch bei nicht optimalen Bedingungen beide produktiv sein. Dadurch können sie nebeneinander bestehen.

Ist die Umwelt aber sehr starken Fluktuationen ausgesetzt, dann wird diese Überlappung immer geringer und verwandelt sich schließlich in einen Abstand zwischen den Arten (OL 2 in Abbildung 2.3(c)). Einmal sind die Bedingungen gut für Art 1 und sehr schlecht für Art 3. Art 3 verliert an Biomasse. Zu einem nächsten Zeitschritt ist es umgekehrt und nur Art 3 ist produktiv.

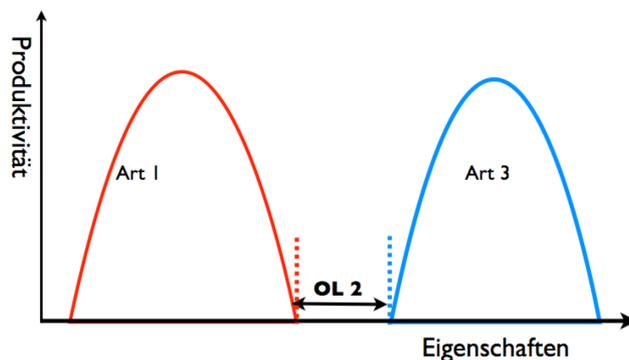
Es ist zunehmend schwer für beide Arten zu bestehen. Sie konkurrieren nicht untereinander, sondern leiden unter den stark wechselschlechten Wachstumsbedingungen. Darunter leidet auch die Gesamtproduktion der Population.



(a) Konstante Umweltbedingungen: Art A wächst zu jedem Zeitpunkt optimal, dargestellt durch die gestrichelte Linie.



(b) Mittlere Variabilität der Umweltbedingungen: Die Eigenschaften variieren zwar, aber Art 1 und 2 können unter den durch den Pfeil gekennzeichneten Eigenschaften (OL1) zwar nicht einzeln optimal wachsen, aber noch immer nebeneinander produktiv sein.



(c) Hohe Variabilität der Umweltbedingungen: Die Eigenschaften der Umwelt variieren sehr stark. Herrscht ein Extrem kann Art 1 besonders gut wachsen, herrscht ein anderes Extrem sind die Bedingungen für Art 3 besonders gut. Es besteht aber keine Überlappung (OL2) unter den Arten.

Abbildung 2.3: Optimalität und Diversität

Hypothesen dieser Arbeit

Hypothese 1: Mittlere Variabilität ermöglicht maximale Vielfalt.

Die Umwelt mit ihren biotischen und abiotischen Faktoren prägt die Vielfalt. Betrachtet man eine Pflanze für sich, so gehört sie einer Art an. Die Art wächst unter bestimmten Bedingungen optimal. Herrschen immer diese Bedingungen, dann wird sich diese Art in solcher Umgebung sehr gut etablieren können. Andere Arten, die nicht so gut angepasst sind, werden aussterben. Geht man dagegen davon aus, dass die Umwelt variabel ist, was bedeutet, dass die Umweltbedingungen schwanken, dann werden sich mehrere Arten durchsetzen können. Die Erklärung liegt darin, dass dann zu unterschiedlichen Zeitpunkten verschiedene Arten optimal wachsen können. Somit wachsen die Arten zu manchen Zeitpunkten besonders gut, zu anderen schlechter. Sie können nebeneinander bestehen. Die Voraussetzungen für eine Population bestehend aus mehreren Arten sind geschaffen. Schwanken die Umweltfaktoren dagegen sehr stark, kann sich die Variabilität auch negativ auswirken. Die Zeitpunkte, zu denen eine Art optimal wachsen kann, werden weniger. Für die Population wird es schwieriger sich zu erhalten, die Vielfalt sinkt. Es gewinnt nur die Art, die solche Schwankungen kompensieren kann.

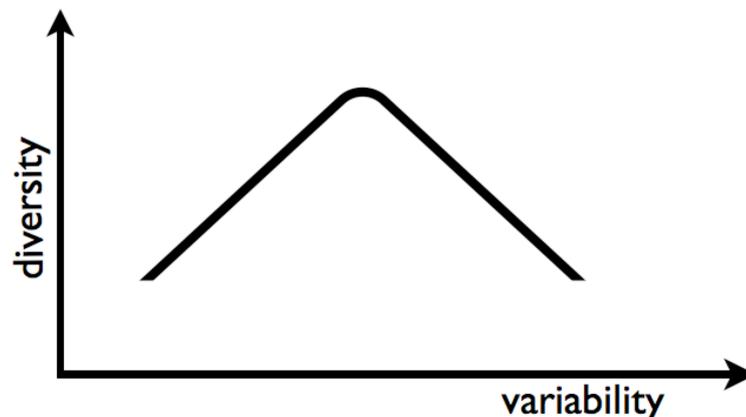


Abbildung 2.4: Hypothese 1. In Umgebungen mit mittlerer Variabilität der klimatischen Bedingungen findet man die größte Vielfalt.

Hypothese 2: In variablen Umgebungen führt Vielfalt zu höherer Produktivität als ohne Vielfalt.

Nach der zweiten Hypothese ist in einer variablen Umgebung eine Mischpopulation produktiver als eine Monokultur. Betrachten wir dazu noch einmal Abb. 2.3(b): Angenommen eine Population besteht nur aus Pflanzen der Art 1. Da wir ein variables

Klima vorfinden, wächst Art 1 nur zu wenigen Zeitpunkten optimal. Die Population erzielt eine geringe Produktivität.

Besteht die Population aus mehreren Arten, kann zu Zeitpunkten an denen Art 1 nicht produktiv ist, Art 2 an ihrer Stelle die Produktion übernehmen, die dann besser angepasst ist.

Damit kann geschlossen werden, dass in einer konstanten Umgebung eine Monokultur produktiver ist als eine Mischkultur, vgl. Abb. 2.3(a). Da zu jedem Zeitpunkt die Bedingungen gleich sind, können sich nur die Arten durchsetzen, die gut angepasst sind. Die anderen Arten werden früher oder später von der optimal angepassten ersetzt, da sie eine bessere Assimilationsleistung vollbringt. Sie stellt mehr Energie für ihre Entwicklung und das Samenwachstum bereit.

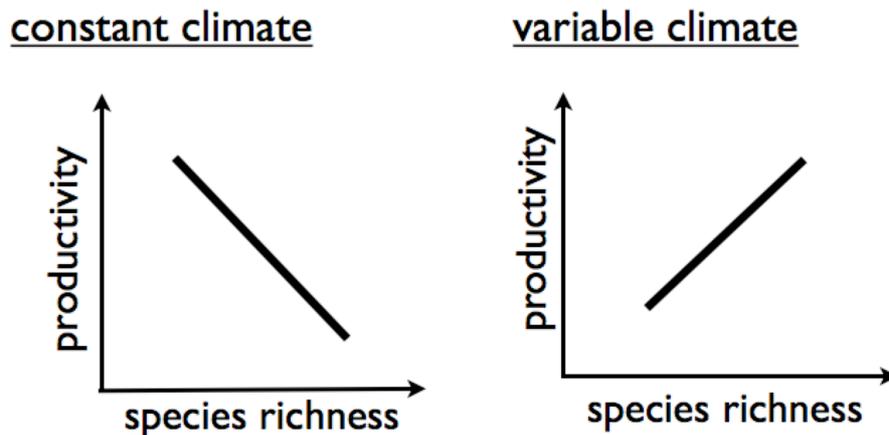


Abbildung 2.5: Hypothese 2. In einer konstanten Umwelt (links) sinkt mit steigender Vielfalt die Produktivität. In einer klimatisch variablen Umgebung dagegen ermöglicht steigende Vielfalt höhere Produktivität.

Kapitel 3

Die Pflanze und ihre Umwelt

Die physikalische Umwelt erlaubt nur bestimmten Arten das Überleben. Es überlebt nur der, dessen Produktivität hoch genug ist um zu wachsen, sich selbst zu erhalten und sich zu reproduzieren. Aber auch Prozesse innerhalb der Population sind wichtig, z.B. Konkurrenz zwischen den Nachbarn. Dabei muss jede Pflanze versuchen Standorte für sich zu beanspruchen. Die Population setzt sich aus den überlebenden Individuen zusammen. Die Arten, die überleben, bestimmen die Vielfalt der Population.

In diesem Kapitel werden sowohl die physiologischen Grundlagen, die den Lebensprozessen von Pflanzen unterliegen, erläutert als auch Faktoren, die diese Prozesse beeinflussen. Es werden die Auswirkungen der Umwelt auf die Pflanze und auf die gesamte Population erklärt.

3.1 Die Umwelt der Pflanze

Pflanzen leben in ihrer Umwelt mit der Umwelt. Sie passen sich an vorherrschende Bedingungen an oder immigrieren in Lebensräume, die für sie geeigneter sind. An fast jedem Standort der Erde finden Pflanzen die Möglichkeit zu leben: Sie besiedeln das Meer, die Binnengewässer, das Festland. Selbst auf unwirtlichen Plätzen, wie in Wüsten und auf Eisfeldern sind sie anzutreffen [Lar94].

Innerhalb des engeren Lebensbereiches der Pflanzen laufen die Lebensvorgänge unter dem Einfluss der Standortfaktoren ab. Unter ihnen erfolgen die funktionellen, morphogenetischen (Gestaltbildung) und evolutiven Selektions- und Anpassungsvorgänge.

Aber die Vegetation ist nicht nur abhängig von ihrer Umwelt, sondern beeinflusst sie auch. Pflanzen gehören zu einem Ökosystem. Dieser kleine, aber funktionell komplette Ausschnitt aus der Biosphäre besteht aus Boden, Atmosphäre und den darin

lebenden Organismen [Sch03]. Über Energieflüsse, Stoffkreisläufe und Interaktionen ökologischer Systeme wechselwirken die Bestandteile miteinander [Lar94].

3.1.1 Das Klima als Umweltfaktor

Das Klima setzt die Rahmenbedingungen für das Bestehen der Pflanzen und somit auch die Grenzen. Sehr deutlich wird das, betrachtet man die Verbreitung unterschiedlicher Vegetationstypen. Sie folgt unseren Klimazonen und Bodentypen. Auch hängt die natürliche Verteilung von Pflanzenarten von der Beschaffenheit des Geländes ab.

Unser Wettergeschehen spielt eine weitere Rolle. Es wird von meteorologischen Faktoren, wie Strahlung, Wind, Niederschlag, etc. bestimmt, die sich ständig ändern. Langfristige Änderungen treten über Jahrzehnte und Jahrhunderte auf. Außerdem gibt es jahres- und tageszeitliche Rhythmen.

Einen wichtigen Einfluss haben diese Rhythmen auf die Entwicklungsphasen der Pflanzen. Die Rhythmen steuern den Eintritt des Blattaustriebs, der Blüte, des Laubabwurfs, aber auch die Dauer einiger Entwicklungsphasen. Den wichtigsten Faktor bildet die Temperatur. Beim Überschreiten spezifischer Temperaturschwellen beginnt der Austrieb der Knospen und Blätter, die Blüte beginnt. Das Austreiben von Saaten ist von der Boden- und Lufttemperatur abhängig. Laubabwurf und Fruchtreife werden hauptsächlich vom Wärmeangebot gesteuert, doch bedeutend ist die Länge der Tage, an denen Temperaturschwellen überschritten werden. So wird vermieden z.B. bei plötzlichem Kälteeinbruch im Sommer schon die Blätter anzuwerfen.

Nicht unbeachtet ist das Wasser- und Nährstoffangebot, sowie die Strahlung. Im Allgemeinen kann man anhand der Entwicklungsphasen auch auf klimatische Unterschiede schließen.

3.1.2 Strahlung als Umweltfaktor

Strahlung ist der primäre Energiestrom. Von der Sonne ausgestrahlt fließt er der Biosphäre, also der Gesamtheit der lebenden organischen Substanzen zu. Durch die Photosynthese der Pflanzen wird diese Energie absorbiert und in chemisch gebundene Energie umgewandelt. Sie kommt allen Gliedern der Nahrungskette zugute [Lar94]. Licht reguliert außerdem den Wasser- und Wärmehaushalt der Erde. Als weitere Aufgabe steuert es in der Pflanze Entwicklungsvorgänge.

Auch unsere Klimarhythmik kommt durch die Strahlung zustande: durch unterschiedlichen Einfallswinkel und Intensitäten des Lichtes. Durch die Drehung und Neigung der Erde entstehen tages- und jahreszeitliche Perioden.

Das Licht kann man in unterschiedliche Spektralbereiche aufteilen. Man unterscheidet z.B. den photosynthetisch nutzbaren Bereich (*PAR*). Dieser Anteil variiert je nach Sonnenstand und Bewölkung und liegt ungefähr zwischen 45 und 50 % der Gesamtstrahlung [Lar94]. Andere Bereiche sind u.a. Wärmestrahlung, Infrarotstrahlung, Ultraviolettstrahlung.

In geschlossenen Pflanzenbeständen werden Blattschichten überdeckt und Blätter beschatten sich gegenseitig. Auf die am höchsten gelegenen Blätter fällt direkte Sonneneinstrahlung. Auf die darunter liegenden Schichten kommt das Licht nur durch Lücken im Bestand und durch Streuung der diffus reflektierten Strahlung. Das bedeutet auch, dass höher gelegene Blätter mehr Photosynthese betreiben können als tiefer gelegene Schichten. Je dichter die Belaubung ist, desto weniger Licht dringt in die tieferen Laubschichten. Der Blattflächenindex (*LAI*) drückt die Belaubungsdichte aus. Er berechnet, wie oft die Oberfläche von einer Blattschicht bedeckt ist. Ist der *LAI* gleich eins, heißt das, die Oberfläche ist genau einmal überdeckt, alle Blätter können eine hohe Photosyntheseleistung erbringen. Die Strahlung, die nicht absorbiert wird, nimmt mit anwachsendem Überdeckungsgrad nach dem Lambert-Beer'schen Extinktionsgesetz exponentiell ab:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-k \cdot LAI}$$

Der Attenuationskoeffizient k liegt bei Holzpflanzen zwischen 0.3 und 0.5 [Lar94].

An dieser Gleichung sieht man, dass eine Sättigung eintritt. Mit höher steigendem *LAI* erzielt die Pflanze ab einem gewissen Punkt keine höhere Produktivität mehr, siehe Abb. 3.1.

3.1.3 Wasser als Umweltfaktor

Ohne Wasser gäbe es kein Leben, es gehört zu den Grundvoraussetzungen für die Lebensfähigkeit der Organismen. Nur wenige Organismenarten oder Teile von Organismen (Samen, Sporen) können längere Zeit ohne Wasserzufuhr überdauern.

Wasser ist einer der wichtigsten Umweltfaktoren. Es ist auch einer der wenigen Stoffe, die gasförmig, flüssig und fest in der Natur anzutreffen sind. Wasser in Form von Dampf mildert in der Luft die Strahlung. In flüssiger Form speichert es Wärme, z.B. in den Meeren und Ozeanen. Außerdem strahlen die Wolken einen Teil der Wärmeenergie zur Erde zurück. Wasser wird auch als Kühlmittel in Form

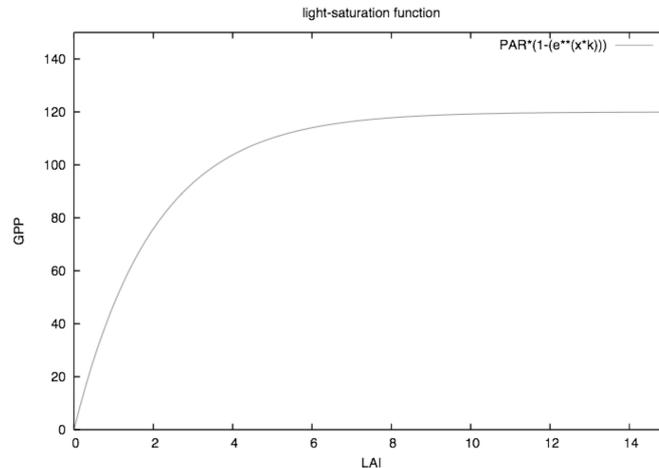


Abbildung 3.1: Lichtsättigungsfunktion. Mit wachsendem LAI steigt die Photosyntheseleistung zuerst stark an. Ist der LAI zu hoch, steigt die Bruttphotosynthese nicht mehr, es tritt eine Sättigung ein.

von Evaporations- und Transpirationswasser gebraucht. Es dient als Lösungs- und Transportmittel für Nährstoffe und Stoffwechselprodukte. Die meisten Lebewesen bestehen zu mehr als 50% aus Wasser, denn es ist Hauptbestandteil des Zellplasmas. Wasser wird in vielen Stoffwechselreaktionen, z.B. für Photosynthese und Atmung benötigt.

In verschiedenen Formen des Niederschlags kommt Wasser auf die Erde. Wobei die Art des Niederschlages, ob Schnee, Regen oder Nebel, und die jahreszeitliche Verteilung die Pflanzendecke der Erde beeinflusst.

Ein Teil des Niederschlags (P) verdunstet von den Blätterdächern oder dem Boden (Evapotranspiration, ET). Der andere Teil sickert in den Boden, wird dort gespeichert, ist für Pflanzen verfügbar oder fließt ab (Run). Daraus ergibt sich die Wasserbilanz:

$$P - ET - Run = 0$$

Vom Boden kann über die Wurzeln Wasser aufgenommen werden. Es wird dann zu den Orten in der Pflanze transportiert, wo es gebraucht wird.

3.2 Die Pflanze

Als Endprodukte der Photosynthese entstehen Kohlenhydrate und Sauerstoff. Beide bezeichnen Energiequellen, die für alle Lebewesen unerlässlich sind. Rund 99 % der Gesamtmasse aller Organismen, die wir auf der Erde finden, entfallen auf Pflanzen. Damit stellen Pflanzen durch ihre Photosyntheseleistung die wichtigsten Produzen-

ten von Biomasse und Bioenergie dar.

Im folgenden werden die Prozesse, die der Kohlenstoffbilanz zugrunde liegen, erläutert.

3.2.1 Photosynthese

Als Photosynthese bezeichnet man den Prozess bei dem Kohlendioxid durch absorbierte Lichtenergie unter Verbrauch von Wasser umgewandelt wird in organische Kohlenhydrate.

Die Strahlungsaufnahme erfolgt durch das Chlorophyll in den Chloroplasten. Die Photosynthese findet in den Chloroplasten statt. Man unterscheidet zwei Reaktionen: In der Primärreaktion wird Energie in Form von ATP gewonnen. Die zweite Reaktion wandelt mittels der gewonnenen Energie Kohlendioxid zu energetisch wertvollerem Kohlenhydrat um. Die Photosynthese benötigt für die Reaktionen verschiedene Stoffe (z.B. Kohlendioxid, Wasser, Mineralien) und Licht als Energielieferanten. Aber auch Außenfaktoren wie Temperatur oder die Konzentration von Kohlendioxid in der Luft spielen eine Rolle. Die Faktoren werden in den Abschnitten 3.2.3 bis 3.2.6 besprochen.

Man unterscheidet drei Arten von Pflanzen, die verschiedene Wege der Assimilation beschreiten: C_3 , C_4 und CAM-Pflanzen. Die physiologischen Besonderheiten der beiden letzteren werden im folgenden nicht betrachtet, da in dieser Arbeit Prozesse der C_3 Pflanzen zur Modellierung benutzt wurden.

Der assimilierte Kohlenstoff wird zum Stoffaufbau und zur Energielieferung für verschiedene Stoffwechselfvorgänge in den Zellen gebraucht.

3.2.2 Gaswechsel

Der Gaswechsel einer Pflanze bezeichnet den Austausch von CO_2 und O_2 zwischen dem Inneren der Pflanze und der Umgebung. Während bei der Photosynthese CO_2 aufgenommen und O_2 in die Umwelt entlassen wird (Bruttphotosynthese), erfolgt der respiratorische Gaswechsel (Atmung) in umgekehrter Richtung. Von Nettphotosynthese spricht man, sobald der Wert der Bruttphotosynthese höher ist als die Respiration. Die Pflanze gewinnt an Biomasse.

Ein wichtiger Steuerungspunkt für Austausch von CO_2 ist der Konzentrationsgradient von CO_2 zwischen dem Blattinneren und der Umgebung. Ist die Konzentration im Blatt sehr gering, steigt der Einstrom über die Stomata, und damit steigt die Photosyntheseleistung. Allerdings nur bis die CO_2 Sättigung erreicht ist. Die potentielle Syntheseleistung ist ausgeschöpft. Wenn also Licht unbegrenzt vorhanden ist

und CO_2 über die Stomata eindringen kann, begrenzt schließlich das CO_2 Angebot die Assimilation. Da normalerweise das Kohlendioxid aus der Atmosphäre aufgenommen wird, wird eine Sättigung nicht erreicht, häufiger tritt Mangel an CO_2 auf.

Nicht nur der Konzentrationsgradient reguliert den Gaswechsel, sondern auch die Stomata, die über die Spaltweitereinstellung den Ein- und Ausstrom ins bzw. aus dem Blatt bestimmen.

Es gibt zwei Regelkreise, die hauptsächlich die Spaltenbewegung steuern: den des CO_2 und den des H_2O . Beim ersten steuert wie oben besprochen die CO_2 -Konzentration im Blatinneren das Verhalten der Spaltöffnungen. Ist die Konzentration an CO_2 im Blatt gering, öffnen die Spalten und lassen CO_2 einströmen, ist der Sättigungspunkt erreicht, schließen sie.

Der zweite Regelkreis wird über das Angebot an Wasser gesteuert, denn über die Stomata wird auch die Transpiration (Wasserabgabe) reguliert. Tritt Wassermangel auf, z.B. in Trockenperioden, muss die Pflanze Wasser sparen. Als Konsequenz schließen die Stomata immer mehr. Bei stärkerer Belastung bleiben sie ganz geschlossen. Herrscht Wassermangel, sinkt damit die Photosyntheseleistung, denn wenn die Stomata geschlossen sind, ist auch der Weg für Kohlendioxid ins Blatt versperrt.

Daraus folgt, dass im Hinblick auf den Einstrom von CO_2 Wasser ein begrenzender Faktor für die Photosyntheseleistung ist.

3.2.3 Lichtabhängigkeit

Licht ist der wichtigste Faktor für die Photosynthese, da es die Energie zum Betreiben der Photosynthese liefert. Ist die Strahlung zu gering, kann es zu mehr Verbrauch von Kohlendioxid in Form der Atmung kommen, als Kohlenstoff assimiliert wird. Von Lichtkompensation spricht man, wenn sich Verbrauch und Assimilation die Waage halten. Ist der Lichtkompensationspunkt überschritten, steigt die Netto-photosyntheseleistung zunächst linear an. Wie stark der Anstieg ist, hängt von der Effizienz der Ausnutzung der Strahlung („photosynthetische Effizienz“) der jeweiligen Art ab. Ist die Strahlung sehr stark, nimmt die Leistung der Photosynthese weniger stark zu, bis es zur Lichtsättigung kommt (siehe Abb. 3.1 und Abschnitt 3.1.2).

3.2.4 Temperaturabhängigkeit

Die Temperatur beeinflusst einerseits die Stoffwechselfvorgänge über die Reaktionskinetiken und andererseits die Transpiration, die die Pflanze leisten muss um sich

z.B. abzukühlen. Die Reaktionsgeschwindigkeits-Temperatur-Regel besagt, dass die Geschwindigkeit einer Reaktion mit der Temperatur exponentiell zunimmt.

Der Verlauf der Nettphotosynthese im Hinblick auf die Temperatur ist durch drei Parameter definiert: Das Temperaturminimum, es bezeichnet die Kältengrenze, das Temperaturoptimum, es beschreibt den optimalen Temperaturbereich und schließlich das Temperaturmaximum, die Hitzegrenze [Lar94]

Unterhalb der Kältengrenze und oberhalb der Hitzegrenze sind die Temperaturen so extrem, dass keine Aufnahme von CO₂ stattfindet. Innerhalb des Temperaturoptimums liefert laut Larcher [Lar94] die Photosynthese mehr als 90 % ihrer Höchstleistung.

Bei C₃-Pflanzen ist zu beachten, dass im Bereich des Temperaturoptimum nicht die maximal mögliche Nettphotosynthese erreichbar ist. Den Grund findet man in der Erhöhung der Transpiration, denn mit steigender Temperatur, steigt auch die Transpiration.

In welchen Bereichen sich die Temperaturgrenzen befinden ist artspezifisch festgelegt. Tropenpflanzen z.B. nehmen schon bei kühlen Temperaturen kein CO₂ mehr auf. Pflanzen in den gemäßigten Zonen sind dagegen auch im negativen Temperaturbereich noch aufnahmebereit.

3.2.5 Wasserversorgung

Wasser ist ein Ausgangsstoff der Photosynthese. Es wird aber nur eine geringe Menge davon für die eigentliche Reaktion benötigt. Die entscheidende Rolle des Wassers liegt in der Aufrechterhaltung eines hohen Quellungszustandes des Protoplasmas. Mit der Abnahme des Zellvolumens sinkt die Photosyntheseleistung. Die Atmung wird vom Wassermangel kaum beeinflusst, sie bleibt konstant. Der Ausstoß an Kohlendioxid steigt im Gegensatz zur Assimilation.

In den Sprosspflanzen schließen die Stomata bei Wassermangel, wie im oberen Abschnitt erklärt. Dadurch wird der Gaswechsel in beide Richtungen verringert. Es kann nur soviel Kohlendioxid einströmen, wie auch Wasser nach außen geht. Wie viel Wasser die Pflanze durch die Photosynthese verliert, wird durch den Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese ausgedrückt. Er ist der Quotient aus Produktion und Transpiration. Den Wassernutzungskoeffizienten der Produktivität (*WUE*) berechnet man anhand des Verbrauchs von Wasser für die Assimilation von Biomasse:

$$WUE = \frac{\text{Produktion Trockensubstanz}}{\text{Wasserverbrauch}}$$

Die Summe der Verdunstung aus Pflanzen und Boden ist die Evapotranspiration. Sie beschreibt den Wasserverbrauch.

3.2.6 Mineralstoffversorgung

Mineralische Nährstoffe beeinflussen indirekt die Intensität des Kohlenstoffwechsels. Biochemisch gesehen sind Mineralstoffe Bestandteile von Enzymen oder wirken als Aktivatoren für den Photosyntheseprozess. Stickstoff ist einer der bedeutendsten. Er ist im Chlorophyll und den Proteinen wesentlicher Baustein. Andere Mineralstoffe sind Phosphor, Calcium-, Kalium-, Magnesium- und Chloridionen. Phosphor reguliert den Calvinzyklus (Umwandlung von C in C₃), die Ionen sind an Transport- und Schließvorgängen beteiligt.

Folge von Mineralstoffmangel sind z.B die Verringerung der Aufnahme von Kohlendioxid, durch Veränderung der Chloroplasten. Aber auch Entwicklungsvorgänge werden gestört.

3.2.7 Zusammenfassung der Abhängigkeiten

In den letzten Abschnitten wurden viele wichtige Faktoren erläutert, die die Photosyntheseleistung limitieren. Unter Freilandbedingungen herrscht immer ein Zusammenspiel aller, wobei einer zu einer bestimmten Zeit die Leistung der Photosynthese begrenzt [Lar94]. Es kommt nur selten vor, dass alle Faktoren so günstig sind, dass eine optimale Assimilation erzielt werden kann.

Unter natürlichen Verhältnissen begrenzt in erster Linie das Angebot an Strahlung die Photosynthese. Global gesehen ist jedoch Wassermangel der „bedeutendste assimilationsmindernde Umweltfaktor“ [Lar94, S. 111].

3.3 Rückwirkungen der Pflanzen auf die Umwelt

So wie das Wachstum und die Artenzusammensetzung der Pflanzenwelt von den Umweltfaktoren beeinflusst werden, wirkt die Pflanzenwelt auch auf ihre Umwelt zurück. Sie verändert die klimatischen Verhältnisse, die Böden und trägt ihren Teil zu räumlichen Variationen bei.

Albedo

Die reflektierte Strahlung, die auf die Erde trifft, hat starke Auswirkungen auf die Temperatur. Schnee oder Eis haben ein hohes Rückstrahlvermögen, so dass die Land-

oberfläche kaum Strahlung absorbiert. Die Oberfläche kann sich nicht erwärmen, sie kühlt ab. Wird dagegen viel Strahlung absorbiert, z.B. von der dichten Vegetationsdecke eines Waldes, erhöht sich die Oberflächentemperatur. Bei einer dünnen oder unbewachsenen Oberfläche ist der Effekt geringer oder nicht vorhanden.

Absorption

Wird viel Strahlung absorbiert, erhöht sich die Umgebungstemperatur. Aber es hat auch zur Folge, dass von der Oberfläche Wasser verdunstet (Evaporation) und die Pflanzen sich abkühlen über die Transpiration. Durch hohe Evapotranspiration tritt eine Kühlung der Umgebungstemperatur auf. Um den Ausgleich zwischen der Temperaturerwärmung durch die absorbierte Strahlung und der Temperaturabkühlung durch Evaporation zu schaffen, ändert sich die Oberflächentemperatur.

Vegetationsdecke

Eine hohe Vegetation erhöht den Abkühlungseffekt. Über die Wurzeln nehmen Pflanzen im Boden versickertes Wasser auf. Je tiefer die Wurzeln reichen, desto mehr Wasser kann aufgenommen werden und steht der Pflanze zur Verfügung. Ihre Photosyntheseleistung steigt mit zunehmendem Wasserangebot, damit steigt der Wasserverbrauch und die Transpiration. Es verdunstet mehr Wasser, die Oberfläche kühlt stärker ab. Außerdem macht die Vegetation die Oberfläche rauer, was mehr Angriffsfläche für den Wind schafft. Die Evapotranspiration erhöht sich.

Evapotranspiration

Das verdunstende Wasser hat positive und negative Auswirkungen. Es wirkt sich positiv auf den Niederschlag aus, denn der erhöht sich. Der Pflanze steht mehr Wasser zur Verfügung. Als negative Wirkung steht die Wolkenbildung. Ist der Himmel bedeckt, dringt weniger Strahlung durch die Wolkendecke auf die Erde. Es ist weniger Energie für die Photosynthese vorhanden, die Produktivität sinkt. Damit sinkt gleichzeitig die Transpiration.

Kohlendioxid

Der Einstrom von CO₂ wird über den Konzentrationsgradienten des CO₂ zwischen Umgebung und Blattinnerem gesteuert. Ist die Konzentration an CO₂ im Blatt sehr hoch, dringt weniger CO₂ ins Blatt ein, die Photosyntheseleistung ist eingeschränkt.

Ist die Konzentration im Blatt dagegen niedrig, dringt CO_2 sehr leicht ein, die Photosyntheseleistung ist hoch.

Starke Änderungen der Vegetation können starke Auswirkungen auf das Klima haben [MCG06]. Nach Abholzung großer Gebiete kann z.B. keine Strahlung mehr absorbiert werden. Es findet keine Photosynthese mehr statt, die Transpiration geht gegen null. Die Klimaänderungen geben dann neue Bedingungen für die mögliche Vegetation an.

Kapitel 4

Modellbeschreibung

Das Modell wurde konstruiert um Auswirkungen von Variabilität und Artenvielfalt auf eine Pflanzenpopulation zu untersuchen. Bei einer Modellierung können alle Sachverhalte nicht bis ins Detail verfolgt werden. Eine starke, aber ausreichende Vereinfachung der tatsächlichen Sachverhalte ist erforderlich.

Das Modell soll die Dynamik einer Pflanzenpopulation möglichst einfach darstellen, um die Auswirkungen von Variabilität auf Artenvielfalt untersuchen zu können. Dafür wird die Berechnung der individuellen Wachstumsprozesse gebraucht. Auf der anderen Seite müssen die Umweltfaktoren beachtet werden, denn die Umwelt ermöglicht dem Individuum sich erfolgreich durchzusetzen. Genaue Zielbeschreibungen und Erläuterungen sind in Abschnitt 2.2 zu finden.

Im Folgenden wird ein allgemeiner Überblick über das Modell gegeben, die einzelnen Komponenten werden beschrieben und schließlich wird auf die spezifische Struktur und die passierenden Prozesse eingegangen.

4.1 Übersicht

Das Modell ist individuen- und prozessbasiert, es simuliert die Prozesse, die tatsächlich in der Pflanze und ihrer Umwelt ablaufen.

Im Modell gibt es Pflanzen (Individuen), Arten und die Umwelt. Ein rechteckiges Gitter bildet den Lebensraum der Pflanzengemeinschaft. Jeder Gitterpunkt entspricht einem Wachstumsort, welcher von genau einem Individuum besiedelt werden kann.

Ein Individuum stellt eine Pflanze mittels ihrer Zustandsparameter (den Kohlenstoffpools) dar. Jede Pflanze gehört einer Art an. Die Art beschreibt die Eigenschaften der ihr zugehörigen Pflanzen. Die Eigenschaften beschreiben die Wachstumsstrategie der Individuen. Jedes Individuum kann unter den gegebenen Umweltbedingungen

mittels Photosynthese wachsen, der assimilierte Kohlenstoff wird in den Aufbau der Pflanze investiert oder zur Produktion von Samen verwendet.

Die Umwelt wird in diesem Modell durch zwei Faktoren repräsentiert: das Angebot an Licht und das Angebot an Wasser. Die Integration weiterer in der Natur vorhandener Umweltfaktoren wie Temperatur, Kohlendioxidgehalt in der Atmosphäre sollen hier nicht betrachtet werden. Sie werden wegen der Vereinfachung des Modells vernachlässigt und können als konstant angenommen werden.

Variabilität wird mittels verschiedener Szenarien in die Simulationen integriert. Es gibt ein konstantes Szenario, bei dem erreicht die Variabilität verschiedene Ausmaße.

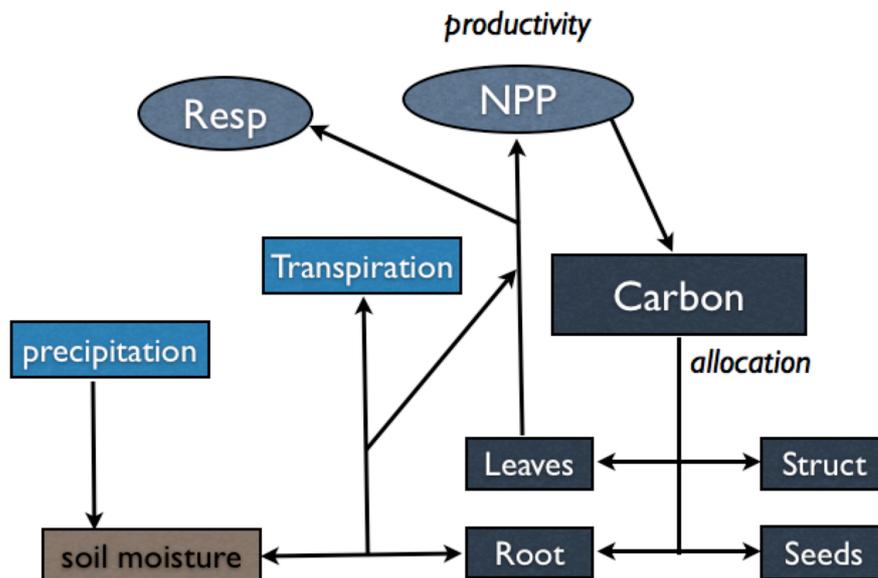


Abbildung 4.1: Überblick über die Komponenten des Modells.

4.2 Individuen

Ein Individuum wächst an einem spezifischen Gitterpunkt im Modell. Es wird beschrieben durch seine Biomasse, also den Kohlenstoffanteil, der in den einzelnen Kompartimenten gespeichert ist: Es gibt einen Pool für Wurzelbiomasse (R), oberirdische und unterirdische Strukturbiomasse (T), Blattbiomasse (L) und Kohlenstoff, der für die Samenbildung bereitgestellt wird (S). Weiterhin werden die (d) und das Alter (a) der Pflanze zur Beschreibung benutzt.

Jedes Individuum gehört einer Art an. Die Art beschreibt die Wachstumsstrategie in Form der Allokationsparameter. Sie bestimmen, in welche Kompartimente die gewon-

nende Energie investiert wird. Die Allokationsparameter werden zufällig generiert und liegen zwischen null und eins, in der Summe betragen sie eins. Außerdem werden über die Art noch weitere Parameter begrenzt: das maximale Alter a_{max} und die initiale Samengröße. Die Licht- und Wassernutzungsrate sind für alle Arten gleich. Tabelle 4.1 fasst die Variablen zusammen.

Über die Photosynthese assimiliert die Pflanze Kohlenstoff, so es die Bedingungen zulassen. Investiert wird dieser nach den artspezifischen Allokationsparametern a_R , a_L , a_T , a_S in R , L , T und S . Die gebildeten Feinwurzeln extrahieren Wasser aus dem Boden, die Blätter betreiben Photosynthese, die Strukturmasse hat Auswirkungen auf Wurzeltiefe und Höhe des Individuums, mittels des Samenpools werden Samen ausgebildet. Dazu muss der Samenpool (S) mindestens den Wert S_0 , der einem Samen entspricht, beinhalten. Es werden soviele Samen erzeugt, wie S S_0 fasst. Anhand des Streuweitenparameters λ legen sich die Samen auf einen Gitterpunkt im Feld. Nur wenn ein Gitterpunkt unbesetzt ist, kann an gleicher Position ein Keim sprießen, ein neues Individuum entsteht. Die Wahl der Art, die einen neuen Spross initiieren darf, erfolgt nach Berechnung der Wahrscheinlichkeit für jede Art. Die Art, die die meisten Samen auf dem Punkt ruhen lässt, hat die beste Chance.

Ein Gitterpunkt wird frei, wenn eine Pflanze stirbt:

- mit einer zufälligen Mortalitätsrate
- wenn sie ihr maximal erreichbares Alter a_{max} überschritten hat
- oder ihre Gesamtbiomasse kleiner oder gleich null ist, die Pflanze somit nicht produktiv genug ist, sich selbst zu erhalten.

Eine Spezie ist nur dann erfolgreich, wenn sie sich über die Zeit erhalten kann, sich reproduziert und nicht ausstirbt. Eine Art stirbt aus, wenn sich kein ihrer Speziees angehöriges Individuum mehr in der Population befindet. In diesem Modell ist die Bildung neuer Arten nicht möglich. Es gibt nur die Arten, die zu Beginn der Simulation zufällig erzeugt wurden.

Die Vielfalt berechnet sich aus der Summe der Arten, die in der Population vorhanden sind. Es wird eine funktionelle Vielfalt beschrieben, denn die Arten unterscheiden sich in ihren Eigenschaften, in den Allokationsparametern.

4.2.1 Allokation

Die assimilierte Menge Kohlenstoff wird abhängig von der Wachstumsstrategie in die vier Pools R , L , T , S verteilt. Der neue Massewert errechnet sich aus dem alten plus dem assimilierten Kohlenstoffanteil für das jeweilige Kompartiment. Beim

SYMBOL	BEDEUTUNG	EINHEIT/WERT
<i>Zustandsvariablen, die die Individuen beschreiben</i>		
BM	Gesamtbiomasse	gC
R	Wurzelbiomasse	gC
T	Strukturbiomasse	gC
B	Blattbiomasse	gC
S	Samenbiomasse	gC
a	Alter	Monate
d	Wurzeltiefe	m
<i>artspezifische Allokationen</i>		
a_R	Allokation in Wurzel	0 ... 1
a_L	Allokation in Blätter	0 ... 1
a_T	Allokation in Struktur	0 ... 1
a_S	Allokation in Samen	0 ... 1
<i>wachstumsbegrenzende Faktoren</i>		
LAI	Blattflächenindex	m^2/m^2
SLA	spezifische Blattfläche	$0.03 m^2/gC$
α_{LUE}	Lichtnutzungsrate	0 ... 1
α_{WUE}	Wassernutzungsrate	0 ... 1
<i>Kohlenstoffflüsse</i>		
GPP	Bruttophotosynthese	gC
$Resp$	Respiration	gC
NPP	Nettophotosynthese	gC
GPP_L	lichtlimitierte Photosynthese	gC
GPP_W	wasserlimitierte Photosynthese	gC
<i>Parameter</i>		
c_{sen}	Biomassenverlust je Zeitschritt	0.1
S_0	initielle Samenbiomasse	5 gC
a_{max}	maximales Alter	410 Monate
c_{res1}	Respirationskonstante atmende BM	10^{-3}
c_{res2}	Respirationskonstante tote BM	10^{-4}
c_{res3}	Respirationskonstante Aufbauatmung	0.3

Tabelle 4.1: Parameter

Blatt-, Wurzel- und Samenpool geht zusätzlich ein Teil der Biomasse als Abfall verloren, vergleichbar mit dem Abwurf von nicht mehr gebrauchten Blättern oder alter Wurzeln. Die folgenden Differentialgleichungen beschreiben die Veränderungen der Pools.

$$\frac{dL}{dt} = NPP \cdot a_L - c_{sen} \cdot L$$

$$\frac{dR}{dt} = NPP \cdot a_R - c_{sen} \cdot R$$

$$\frac{dS}{dt} = NPP \cdot a_S - c_{sen} \cdot S$$

$$\frac{dT}{dt} = NPP \cdot a_T$$

4.2.2 Wachstum

Eine Pflanze kann nur soviel Energie mittels Photosynthese umsetzen, wie auch Licht vorhanden ist. Strahlung ist der wichtigste Umweltfaktor, da sie die nötige Energie für die Photosynthese liefert. Doch bei der Assimilation von Kohlenstoff aus Kohlendioxid wird ebenso Wasser verbraucht. Steht die Pflanze unter Wasserstress, muss sie Wasser sparen. Ihre Spaltöffnungen schließen sich, die Transpiration wird vermindert, wie bereits in Kapitel 3.2.3 besprochen wurde. Sind die Stomata geschlossen, kann kein Kohlendioxid ins Blattinnere dringen. Als Folge wird die Photosynthese vermindert.

Das bedeutet, dass der Wert der Bruttphotosynthese (GPP) entweder durch das Angebot an Strahlung oder durch das an Wasser beschränkt wird. Es wird der theoretische Wert der potentiellen Photosyntheseleistung, wenn nur Wasser limitierend wirkt (GPP_W), berechnet und der, wenn nur Licht limitiert (GPP_L). GPP ergibt sich aus dem kleineren der beiden Werte, siehe Gleichung 4.1.

$$GPP = \min(GPP_L, GPP_W) \quad (4.1)$$

Lichtlimitiertes Wachstum

GPP_L wird mittels der eintreffenden Strahlung und des Blattflächenindex (LAI) berechnet. Von der auf die Oberfläche treffenden Strahlung sind ca. 50 % photosynthetisch nutzbar, dieser Anteil wird als PAR (photosynthetisch aktive Strahlung) bezeichnet. Der LAI beschreibt, wie oft die Grundfläche von der Blattfläche überdeckt wird. Je höher der Index, desto weniger Licht dringt zu den tieferen Laubschichten, welche immer weniger Photosynthese betreiben können. Wie in Kapitel 3.1.2

erklärt und in Abbildung 3.1 sichtbar, ist ab einem bestimmten LAI kein Zuwachs der Bruttphotosynthese zu verzeichnen.

In Anlehnung an das Lambert-Beer'sche Gesetz wird GPP_L mittels einer Exponentialfunktion berechnet:

$$GPP_L = \alpha_{LUE} \cdot PAR \cdot (1 - e^{-k \cdot LAI}) \quad (4.2)$$

Die Lichtnutzungsrate α_{LUE} zeigt an, wie effizient die Pflanze die gegebene Strahlung nutzt. k ist der Lichtextinktionskoeffizient. LAI ist proportional zur Blattmasse L , und wird mittels der spezifischen Blattfläche SLA , siehe Tabelle 4.1 berechnet.

$$LAI = L \cdot SLA$$

Es gibt keinen Wettbewerb zwischen benachbarten Pflanzen um das Licht.

Wasserlimitiertes Wachstum

Wenn das Angebot an Licht unbeschränkt ist, so wird GPP nur durch den Faktor Wasser limitiert. GPP_W ist eine Funktion des extrahierbaren Wassers (ET) und der Effizienz der Nutzung des Wassers (α_{WUE}), Gleichung 4.3. Die Berechnung von ET wird im Kapitel 4.3 erläutert.

$$GPP_W = \alpha_{WUE} \cdot ET \quad (4.3)$$

4.2.3 Nettoprimärproduktion und Respiration

Nicht die gesamte Bruttprimärproduktion kann in Wachstum investiert werden. Die Pflanze muss sich selbst ernähren (Erhaltungatmung) und verbraucht für den Aufbau neuer Strukturen (Aufbauatmung) einen weiteren Teil der assimilierten Energie, siehe Abschnitt 3.2.2.

Die Gesamtatmung oder Respiration ($Resp$) berechnet sich aus der Summe von Erhaltungatmung und Aufbauatmung. Die Erhaltungatmung ist proportional zur Biomasse, wobei lebende Biomasse (Blatt- und Wurzelmasse) mehr atmet als tote Strukturmasse. Die Aufbauatmung ergibt sich aus einem Teil des Bruttphotosynthesewertes. Eine weitere Funktion hat α_{LUE} , denn so wie es die Lichtnutzung verbessert, erhöht es die Respiration. Die Respiration wird wie folgt berechnet, Gleichung 4.4:

$$Resp = \alpha_{LUE} \cdot [(c_{res1} \cdot (T + S)) + (c_{res2} \cdot (L + R))] + (c_{res3} \cdot GPP) \quad (4.4)$$

Damit ergibt sich die Nettoprimärproduktion aus:

$$NPP = GPP - Resp \quad (4.5)$$

4.2.4 Samen und Reproduktion

Einmal jährlich kommt es zur Ausbildung von Samen. Dazu muss der individuelle Samenpool ausreichend Assimilat enthalten. Es werden soviele Samen gebildet, wie es der Pool zulässt. Anschließend verteilen sich die Samen anhand des Streuweitenparameters γ . Sie legen sich auf einen Gitterpunkt im Feld. Auf jedem Gitterpunkt wird eine Samenbank angelegt, in der die Anzahl der Samen jeder Art gespeichert wird. Einmal im Jahr werden leere Gitterpunkte von neuen Pflanzen besetzt. Dazu wird von der Samenbank des Gitterpunktes ein Samen einer Art ausgewählt. Die Art, die die meisten Samen auf dem Standort hat, hat auch die größte Chance den Punkt für sich zu beanspruchen. Die Auswahl erfolgt zufällig nach der Anzahl der vorhandenen Samen jeder Spezies.

4.3 Umwelt

Mit den gegebenen Umweltfaktoren muss jedes Individuum versuchen zu überleben. Je besser es an die vorherrschenden Bedingungen angepasst ist, desto mehr Energie steht ihm zur Verfügung für Wachstum und Samenproduktion, desto besser kann es gegen andere Pflanzen konkurrieren.

Die Umwelt ist in das Modell in Form von zwei Faktoren integriert: Niederschlag und Sonneneinstrahlung, siehe Tabelle 4.2. Zur Bestimmung des aktuellen Niederschlags und der aktuellen Strahlung wird der maximale Wert P für Niederschlag und PAR für Strahlung in jedem Schritt aktualisiert. Das geschieht über β_P für die Feuchte und β_{PAR} für das Licht.

Zur Bestimmung von GPP_W (Gleichung 4.3) muss das aktuell extrahierbare Wasser ET berechnet werden. ET ist proportional zur Wurzelbiomasse, denn die Feinwurzeln nehmen das Wasser aus dem Boden auf. Pro Einheit Wurzelbiomasse kann eine bestimmte Menge Feuchtigkeit extrahiert werden. Die Bodenfeuchte beschreibt den Teil des Wassers, der im Vergleich zum maximal möglichen Speicherwert (W_{max}) tatsächlich nutzbar (W_S) ist. ET ist begrenzt von einem Maximalwert ET_{max} , der der potentiellen Transpiration entspricht, wenn Wasser unbegrenzt im Boden vorhanden ist.

Der Haftwassergehalt W_S verändert sich durch den eintreffenden Niederschlag (P) und das verdunstende Wasser (ET). W_{max} ist die Menge an Wasser im Boden, die

SYMBOL	BEDEUTUNG	EINHEIT/WERT
<i>Klimavariablen</i>		
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung	W/m^2
PAR_{max}	maximale PAR	$120 W/m^2$
P	Niederschlag	mm/d
P_{max}	maximaler Niederschlag	$10 mm/d$
β_{PAR}	Anteil der tatsächlichen Strahlung von PAR	$0 \dots 1$
β_P	Anteil des tatsächlichen Niederschlag von P	$0 \dots 1$
ET	Transpiration	mm
ET_{max}	potentielle Transpiration	$5 mm/m^2$
c_{ET}	Extraktionsfaktor der Feinwurzeln	$0.5 mm/gC/d$
<i>Boden</i>		
PAW	plant available water	$50 mm/m$ Tiefe
W_{max}	maximal speicherbares Wasser im Boden	mm
W_S	im Boden gespeichertes Wasser	mm
Run	Abfluss	mm

Tabelle 4.2: Umweltparameter

von der Pflanze erreichbar ist, wenn der Boden an Wasser gesättigt ist. Sie berechnet sich aus der Wurzeltiefe (d) und dem verfügbaren Wasser (PAW) pro Bodentiefe [RVWH06] [KH00]. Je tiefer die Wurzeln in den Boden reichen, desto mehr Wasser kann extrahiert werden. W_S wird in jedem Zeitschritt aktualisiert, siehe Tabelle 4.2. Kommt durch hohen Niederschlag mehr Wasser in den Boden, als er aufnehmen kann, läuft das Wasser Run ab.

$$ET = \min \left\{ \begin{array}{l} ET_{max} \\ c_{et} \cdot R \cdot \frac{W_s}{W_{max}} \end{array} \right.$$

$$\frac{dW_S}{dt} = P - ET - Run$$

$$Run = \max \left\{ \begin{array}{l} 0 \\ W_S - W_{max} \end{array} \right.$$

$$W_{max} = d \cdot PAW$$

$$d = \sqrt{0.5 \cdot T}$$

Es findet kein Wettbewerb um das verfügbare Bodenwasser zwischen den Pflanzen statt. Als Wurzeltiefe d wird die Wurzel aus der Masse der unterirdischen Strukturmasse bestimmt. Die unterirdische Strukturmasse entspricht der Hälfte der Gesamtstrukturmasse T . Der andere Teil ist oberirdische Strukturmasse. Die Wurzeltiefe wird nach dem Ansatz von Shinozaki et al. [SYHK64] über die Wurzel aus der unterirdischen Strukturbiomasse berechnet [KM00].

Die Dynamik der Umwelt besteht darin, für jeden Monat den aktuellen Wert der photosynthetisch aktiven Strahlung und den des aktuellen Niederschlages zu bestimmen. Die Aktualisierung geschieht über die Werte β_{PAR} und β_P . Es wird der Anteil eines Maximalwertes bestimmt.

$$PAR = \beta_{PAR} \cdot PAR_{max}$$

$$P = \beta_P \cdot P_{max}$$

4.4 Programmierung und Parallelisierung

Zur Implementierung wurde die *low-level* Programmiersprache FORTRAN90 gewählt. Die Nachteile von objektorientierten Sprachen liegen darin, dass das Erzeugen neuer Objekte viel Rechenzeit kostet. Die sogenannten *low-level* Programmiersprachen haben den Vorteil, dass man mit ihnen schneller rechnen kann [GR05].

Bei diesem individuenbasierten Modell werden die Variablen der einzelnen Pflanzen in Feldern der Größe 200×200 abgelegt. In jedem Zeitschritt wird das Wachstum jeder einzelnen Pflanze berechnet. Beträgt die Simulationszeit 10000 Schritte, dann dauert ein Durchgang ca. 4 Stunden. Zum Testen und Tunen des Modells werden viele weitere Durchgänge benötigt. Rechenzeit zu sparen, ist demnach enorm wichtig.

Eine Möglichkeit zum schnelleren Rechnen bietet das Arbeiten auf einem Cluster. Das Programm wird in verschiedene Prozesse geteilt, die dann parallel auf verschiedenen Knoten gestartet werden.

Zur Nachrichtenübermittlung zwischen den Prozessoren wurde das *Message Passing Interface* (MPI) benutzt. Die Berechnung des Arrays 200×200 Individuen wird auf 4 Prozessoren verteilt. Jeder Knoten rechnet auf einem Feld der Größe 50×200 . Einer der Knoten übernimmt Rechenprozesse, die für alle Knoten gleich sind.

Der Masterknoten sorgt für die Ein- und Ausgabe der Parameter, berechnet die 300 Arten, zu jedem Zeitschritt den Wert für das Licht- und Wasserangebot und beachtet, welche Samen auf welchen Gitterpunkt im Feld fallen. Er verteilt sie anschließend an die Diese Informationen sendet er allen anderen Knoten zu.

Etwas kompliziert gestaltet sich die Samenverteilung. Denn wenn sich Samen bilden und verstreut werden, dann können sie auch in den Bereich anderer Prozessoren eindringen. Hierzu verfügt jeder Prozessor über ein Array der Größe 200×200 . Die Samen werden auf dem spezifischen Feld summiert. Der Masterknoten aktualisiert die Samenbanken für jeden Knoten.

Alle Prozesse, die in einem Individuum ablaufen, werden in jedem Zeitschritt berechnet.

4.5 Simulationsaufbau

4.5.1 Initialisierung

Es wird ein homogenes Feld der Größe 200×200 benutzt. Auf jedem Gitterpunkt herrscht das gleiche Klima, es gibt keine Unterschiede. Jede Simulation dauert 50000 Zeitschritte. Ein Zeitschritt der Simulation entspricht einem Monat.

Zu Beginn der Simulation werden 300 Arten generiert. Ihre Allokationsparameter werden zufällig gewählt, mit Ausnahme der Allokation für die Samenproduktion. Sie wird auf 0.1 gesetzt, da die ersten Simulationen gezeigt haben, dass Arten, deren αS sehr hoch ist, enorme Vorteile haben. Es wird darauf geachtet, dass die Allokationsparameter in der Summe eins ergeben. Diese 300 Arten bestimmen die Ausgangssituation der Population. Es findet keine Anpassung oder Speziation statt. Es können keine neuen Arten gebildet werden.

Das Feld wird mit Individuen der verschiedenen Arten initialisiert: pro Feldposition eine neue Pflanze. Die Setzung erfolgt gleichverteilt für jede Art. Die Kohlenstoffpools werden durch Allokation des Gesamtanfangsgehaltes ($BM_0 = 5 \text{ gC}$) gefüllt. Das Alter a wird auf eins gesetzt.

4.5.2 Variabilität

Das Modell soll Auswirkungen von Variabilität untersuchen. Es werden nur Auswirkungen von zeitlicher Variabilität betrachtet. Dazu wird die Beschaffenheit der Umweltfaktoren Niederschlag und Strahlung in verschiedenen Szenarien modelliert. Die Aktualisierung der zwei Faktoren erfolgt über β_P und β_{PAR} . Die photosynthetisch aktive Strahlung wird auf den konstanten Wert $\beta_{PAR} = 0.75$ während der Simulationszeit gesetzt. Dadurch ist es möglich, die Variabilität der verschiedenen Szenarien zu vergleichen. Tabelle 4.3 zeigt die Simulationen, die durchgeführt werden.

Variabilität	z	Simulation
keine	0	SIMz00
gering	0.20	SIMVz20
gering	0.30	SIMVz30
mittel	0.40	SIMVz40
mittel	0.45	SIMVz45
mittel	0.50	SIMVz50
hoch	0.55	SIMVz55
hoch	0.60	SIMVz60
hoch	0.70	SIMVz70

Tabelle 4.3: Simulationen

Der Niederschlag folgt vereinfacht dargestellt im Modell einer Sinuskurve. Der Mittelwert liegt bei 0.5. Mit steigender Variabilität vergrößert sich die Amplitude z der Kurve, die Periode bleibt gleich. Damit wird gewährleistet, dass ein Zyklus von zwölf Monaten in jeder Simulation gewährleistet ist. Je größer die Amplitude der Sinusfunktion, desto höher ist die Variabilität.

Die zeitliche Variabilität der ist in Abb. 4.2 dargestellt, und wird folgendermaßen gebildet:

$$\beta_P = 0.5 + z \cdot \sin\left(\pi \cdot \frac{\text{month mod } 12}{6}\right)$$

wobei *month* den jeweiligen Monat im Zyklus darstellt. Ein Zyklus besteht aus 12 Monaten.

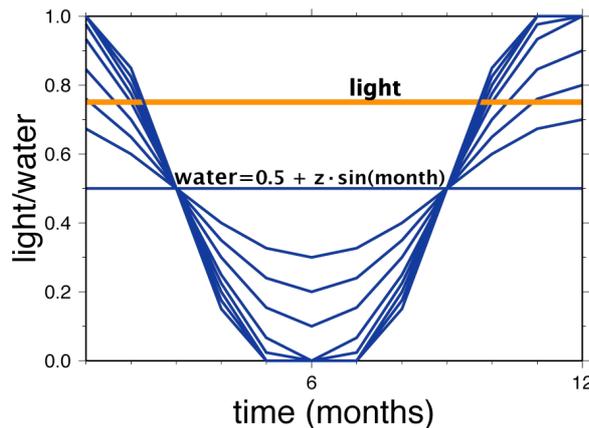


Abbildung 4.2: Variabilität der Umweltbedingungen. Die orange Linie stellt den Wert der PAR dar und die blauen Kurven den variierenden Niederschlag. Während die Strahlung konstant gehalten wird, folgt der Niederschlag einem Zyklus von zwölf Monaten, berechnet durch eine Sinusfunktion. Je größer die Amplitude (z) gewählt wird, desto größer ist die Variabilität.

Kapitel 5

Ergebnisse

Im folgenden Kapitel werden die Ergebnisse des Modells dargestellt. Die einzelnen Verlaufskurven der Simulationen unter verschiedener Variabilität werden besprochen und ausgewertet. Es wird auf die Rolle der Variabilität in Bezug auf die Artenvielfalt und die Produktivität eingegangen.

5.1 Die Rolle der Variabilität für die Vielfalt

Die Simulationsläufe sind nach der Variabilität geordnet. Die Simulation SIMz00 stellt ein konstantes Klima ohne Variabilität dar. Die Abb. 5.1 zeigt den Verlauf der Individuenanzahl aller Arten. Bereits zu Beginn der Simulation stirbt der Großteil der Arten aus. Die meisten können sich unter den gegebenen Bedingungen nicht entfalten. Eine andere Art kann sich zwar am Anfang gut durchsetzen, stirbt jedoch auch aus. Es setzt sich sehr schnell eine Art durch, nur diese überlebt.

Somit kann unter konstanten Umweltbedingungen nur eine Art überleben.

Durch die Integration von Variabilität bildet sich im Modell eine periodische Oszillation heraus, dem das Klima folgt. Eine Periode ist angelehnt an ein Jahr, und besteht aus zwölf Zeit- bzw. Monatsschritten. Zu jedem Monat im Jahr sind die klimatischen Bedingungen unterschiedlich, Amplitude und Periodendauer bleiben konstant über die gesamte Simulationszeit.

Eine Übersicht über das Maß an Variabilität des Klimas zeigt Abb. 4.2. Mit steigender Amplitude z erhöhen sich die monatlichen Fluktuationen des Niederschlags. Es gibt mehr Zeitpunkte im Jahr, in denen das Angebot an Wasser geringer oder höher ist als unter konstanten Umweltbedingungen.

Die Abbildungen 5.3 bis 5.9 zeigen die Ergebnisse der Simulationen in einer variablen Umwelt. Die Variabilität wurde von Lauf SIMVz20 bis SIMVz70 sukzessive erhöht.

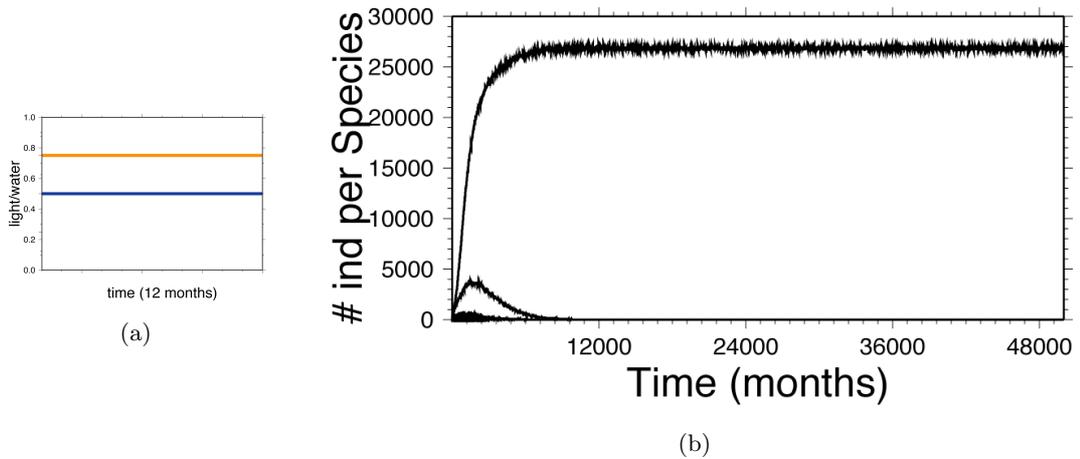


Abbildung 5.1: Die Simulation *SIMVz00* zeigt die Artenvielfalt in einer konstanten Umwelt, Amplitude $z=0$. (a) zeigt die klimatischen Bedingungen. Die gelbe Linie stellt das Angebot an Strahlung dar, die blaue den Niederschlag. Im rechten Bild ist auf der x-Achse die Zeit in Monatsschritten abgetragen und auf der y-Achse die Anzahl der Individuen der Arten. Jede Kurve stellt den Verlauf einer Art dar.

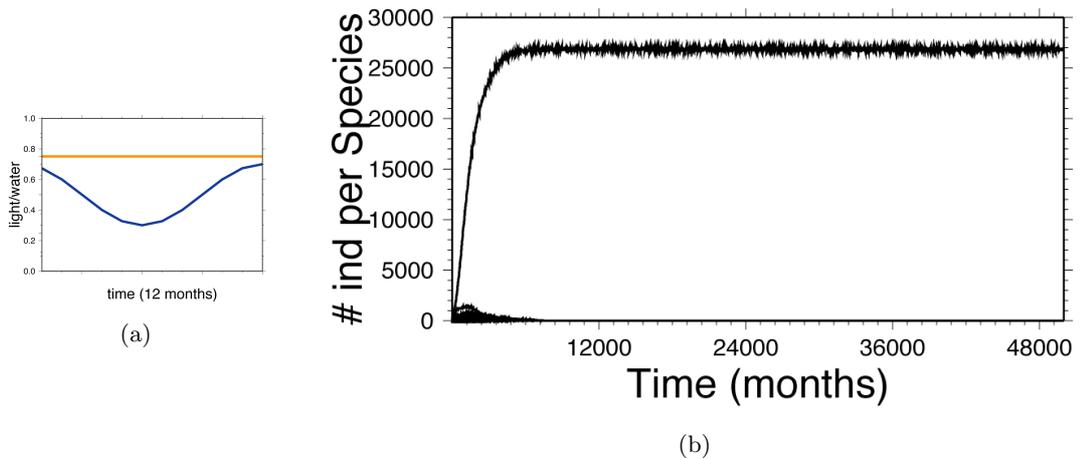


Abbildung 5.2: *SIMVz20*, $z=0.2$. Abb.(a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

Mit Erhöhung der Amplitude z der Oszillation verändern sich die Verläufe der Simulationen trotz steigender Variabilität vorerst kaum. In *SIMVz20* setzt sich zu Simulationsbeginn eine Art stark durch (siehe Abb. 5.2). Eine zweite Spezies kann zu Beginn auch Standorte für sich gewinnen, kann sich jedoch nicht weiter behaupten und stirbt aus. Die restlichen Arten sterben schon sehr früh und haben keine Möglichkeiten zu überleben. Auch in *SIMVz30* setzt sich bereits zu Simulationsbeginn sehr schnell eine Art durch (siehe Abb. 5.3). Alle anderen Arten spielen keine Rolle und sterben schon nach sehr kurzer Zeit aus. In beiden Simulationen hat nach

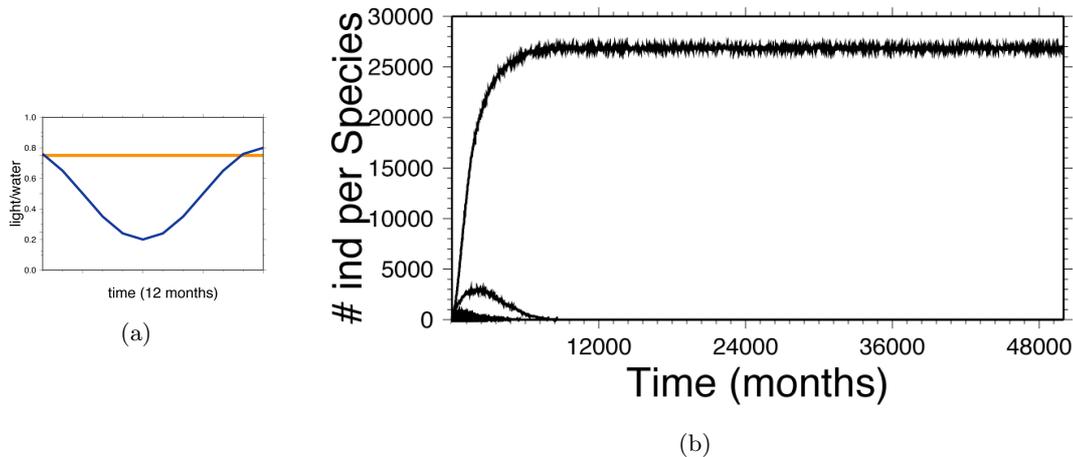


Abbildung 5.3: SIMVz30, $z=0.3$. (a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

50000 Monaten eine Art überlebt. Die Verlaufskurven ähneln sehr stark denen aus SIMz00 unter konstanten Umweltbedingungen.

Eine geringe Erhöhung der Variabilität zeigt keine Auswirkungen auf die Artenvielfalt der Population.

Wächst die Amplitude der Sinuskurve noch weiter, erhöht sich die Variabilität weiter und es zeigen sich Folgen für die Diversität. In SIMVz40 beträgt $z = 0.4$ und drei Arten können sich durchsetzen (siehe Abb. 5.4). Außerdem scheint das System einen stationären Zustand erreicht zu haben. Art 2 und Art 3 können nach ca. der Hälfte der Simulationszeit keine Standorte dazu gewinnen, verlieren aber auch keine. Art 1 dagegen erhöht über die Simulationszeit ihre Individuenzahl immer weiter. Spezies 1 konnte im Gegensatz zu den anderen Arten schnell ihre Individuenzahl erhöhen. Dadurch hat sie bereits zu Beginn der Simulation einen Überlebensvorteil. Jedes ihrer Individuen produziert Samen ihrer Art. Damit hat sie eine höhere Wahrscheinlichkeit neue Standorte für sich zu gewinnen (siehe 4.2.4).

Aber dieser Vorteil kann nicht alles ausmachen, denn es gibt eine weitere Art, die anfangs einen sehr guten Start hat, aber bereits nach kurzer Zeit wieder abfällt und schließlich ausstirbt. An ihre Stelle setzt sich Spezies 2. Nach längerer Zeit kann sich Spezies 3 etablieren.

Mit einer weiteren nur geringen Erhöhung von z um 0.05 auf 0.45 überleben in SIMVz45 nach 50000 Zeitschritten schon sieben Arten (Abb. 5.5). Wobei es zum Ende der Simulation unklar erscheint, ob sich Spezies 5 halten wird. Sie konnte sich für eine Weile sehr gut entwickeln, doch ein plötzliches Einbrechen gefolgt von stetigem Absinken der Anzahl ihrer Pflanzen, lässt den weiteren Verlauf offen.

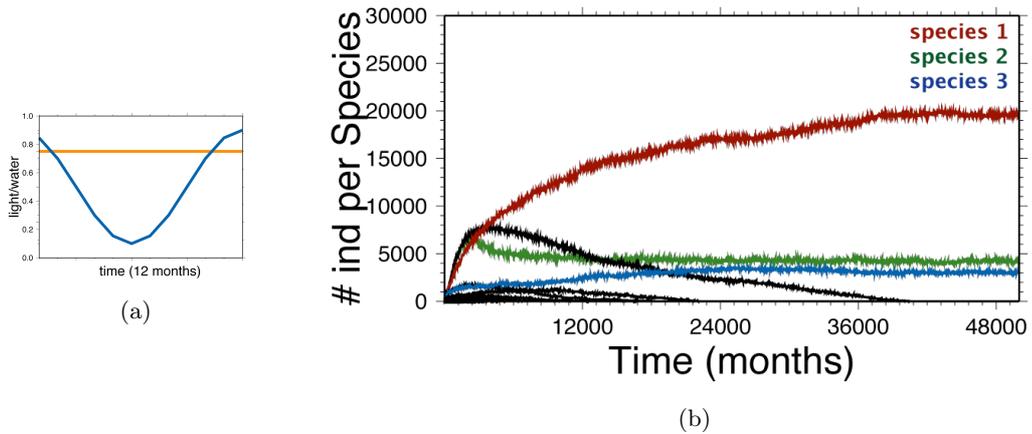


Abbildung 5.4: $SIMV_{z40}$, $z=0.4$. (a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

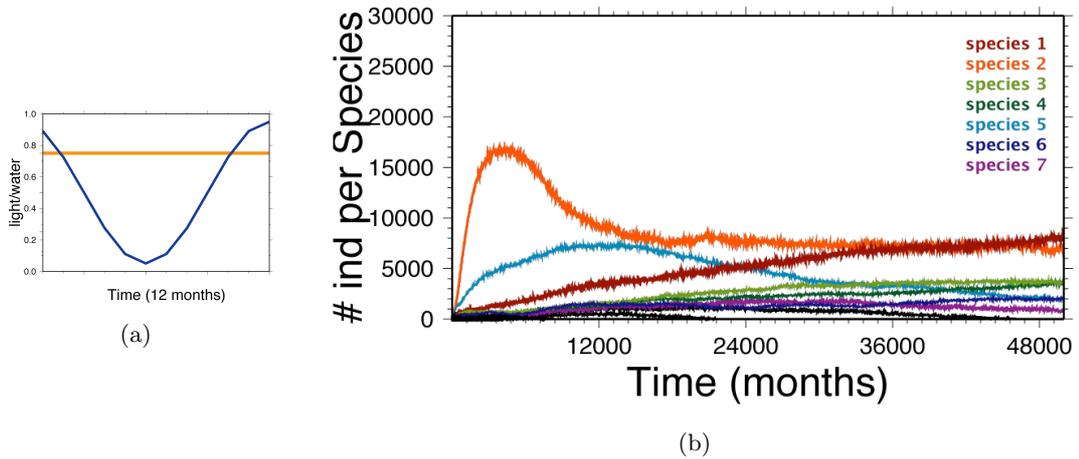


Abbildung 5.5: $SIMV_{z45}$, $z=0.45$. (a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

Zu Simulationbeginn scheint es, dass sich Art 2 und 5 sehr schnell durchsetzen werden. Doch nach ca. 1000 Jahren (12000 Simulationsschritten) etablieren sich weitere Arten, die vorher keine Rolle spielten. Am Gesamtbild fällt auf, dass sich die Arten in ihrer Individuenzahl nur wenig unterscheiden. Es gibt keine Art, die sich unter den gegebenen Umweltbedingungen viel besser als die anderen Arten entwickeln kann.

Die Variabilität befindet sich auf einem mittleren Niveau. Es überleben mehrere Arten.

Nimmt die Variabilität noch stärker zu, sinkt die Anzahl der überlebenden Arten wieder ab (Abb. 5.6 und 5.7). Mit $z = 0.5$ sind es fünf Arten, mit $z = 0.55$ noch zwei.

In SIMVz50 kann sich Spezies 1 zu Simulationsbeginn sehr gut reproduzieren (Abb. 5.6). Spezies 2 entwickelt sich zwar erst später, aber besitzt schließlich ungefähr die gleiche Anzahl Individuen wie Spezies 1. Weitere drei Arten mit geringerer Anzahl an Individuen etablieren sich zur Hälfte der Simulationszeit.

Es überleben nur noch zwei Arten in SIMVz55 (siehe Abb. 5.7). Spezies 1, die bereits kurz nach Simulationsbeginn eine hohe Individuenzahl hat, kann sich bis zum Schluss in dieser Position behaupten. Es gibt nur eine weitere Art, die sich etabliert. Auch zu späteren Zeitpunkten kann sich keine andere Art entwickeln.

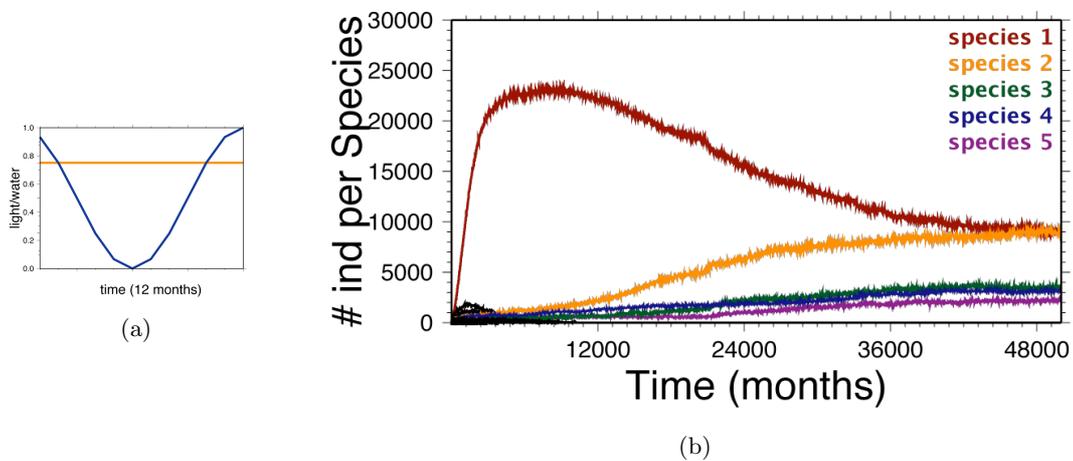


Abbildung 5.6: SIMVz50, $z=0.5$. (a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

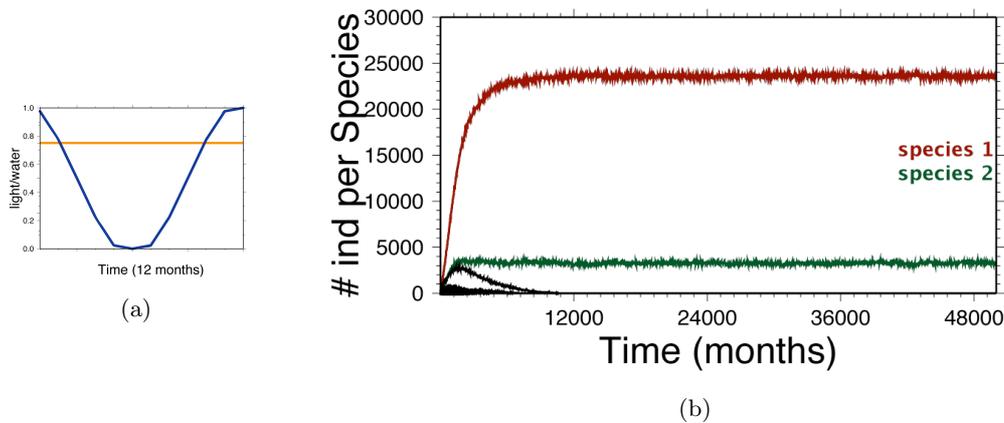


Abbildung 5.7: SIMVz55, $z=0.55$. (a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

Wird die Amplitude weiter vergrößert, überlebt nur noch eine Art. In SIMVz60 (Abb. 5.8) behauptet sich bereits nach ca. 6000 Monatsschritten eine Art in der Population. Es kann sich keine weitere Art durchsetzen. Auch in SIMz70 (Abb. 5.9) setzt sich eine Art zu Beginn der Simulation durch. Alle anderen können nicht bestehen. Es fällt auf, dass sich die Verlaufskurven bei hoher und niedriger Variabilität sehr ähneln. Sehr hohe Variabilität wirkt sich negativ auf die Vielfalt aus.

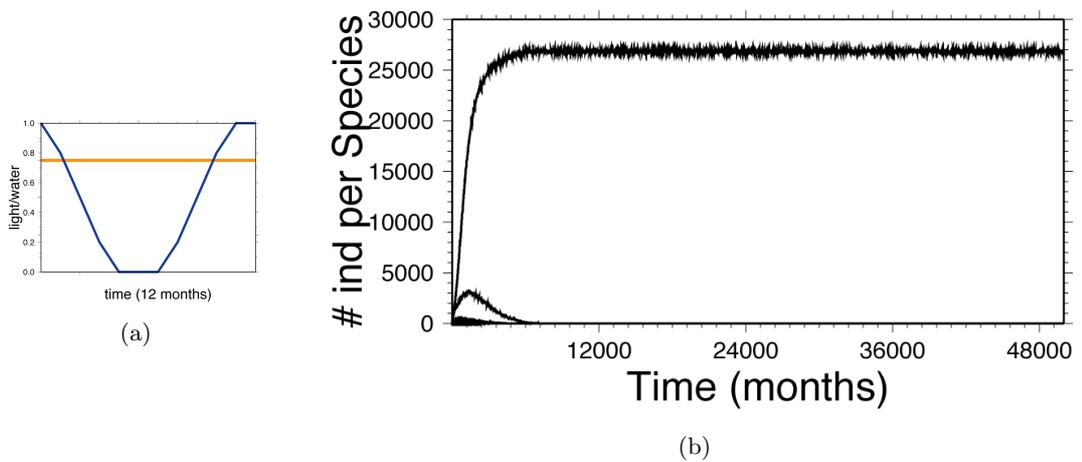


Abbildung 5.8: SIMVz60, $z=0.6$. (a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

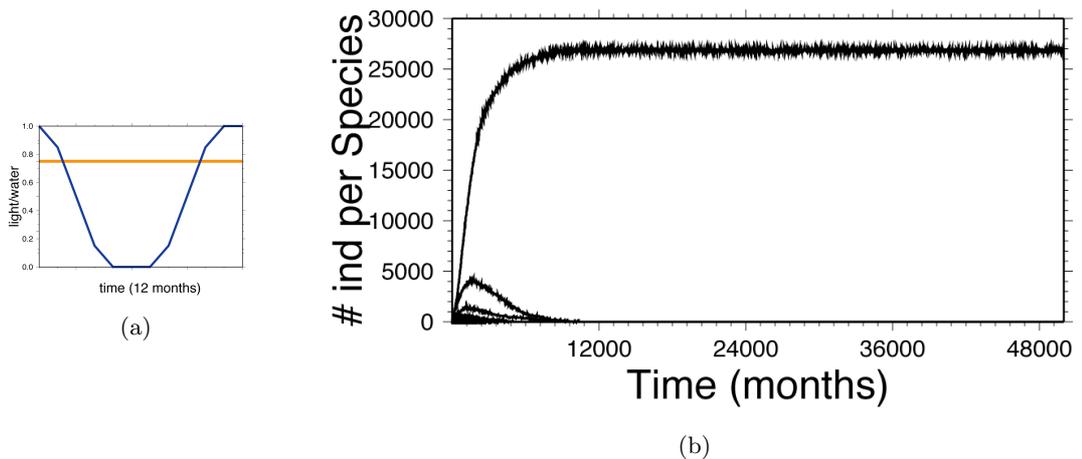


Abbildung 5.9: SIMVz70, $z=0.7$. (a) Klima (b) Jede Kurve zeigt die Anzahl der Individuen einer Art in Abhängigkeit von der Zeit.

An den Verlaufskurven sind Fluktuation der Anzahl der Individuen sichtbar. Das liegt sehr wahrscheinlich an jahresbedingten Schwankungen. Nur einmal im Jahr werden neue Samen ausgebildet, auf dem Feld verteilt und können auskeimen. Es werden also nur einmal im Zyklus neue Pflanzen initialisiert. Damit steigt die Anzahl der vorhandenen Individuen. Doch die neuen Individuen brauchen Zeit, bis sie ihre volle Produktionsleistung erreichen.

In allen Simulationen fällt auf, dass zu keinem Zeitpunkt alle Gitterpunkte belegt sind. Dabei spielt es keine Rolle ob die Umwelt konstant ist oder variabel. Die Produktivität stößt an ihre Grenzen. Es können nicht ausreichend Samen gebildet werden, um alle Standorte zu besetzen. Hier spielen auch zufällige Prozesse eine Rolle, denn die Samen werden zufällig anhand des Streuweitenparameters verteilt. Da das Auskeimen neuer Samen nur einmal jährlich möglich ist, werden Gitterpunkte, an denen Pflanzen gestorben sind, vorerst nicht besetzt.

5.2 Die Rolle der Variabilität für die Pflanzentypen

Die Allokationsparameter der überlebenden Arten unterscheiden sich in den verschiedenen Simulationen und sind in Tabelle 5.1 dargestellt. Im folgenden wird kurz auf die verschiedenen Eigenschaften der Pflanzentypen eingegangen. Es wird versucht, zu ergründen, warum gerade diese Arten überlebt haben.

SIMz00: Durch den konstanten Niederschlag, kommt es nicht vor, dass die Pflanze unter Wasserstress leidet. Es ist immer Wasser im Boden vorhanden. Um mit dem Angebot an Strahlung eine gute Photosyntheseleistung vollbringen zu können, ist es nötig genügend Wasser aufzunehmen. Die einzige überlebende Art investiert nicht übermäßig in ihre Feinwurzelbiomasse und Struktur, aber ausreichend um genug Wasser aufzunehmen. Insgesamt investiert sie mehr in oberirdische Biomasse als in unterirdische.

SIMVz20: Beim Vergleich der klimatischen Bedingungen der SIMz00 mit SIMVz20 ist festzustellen, dass es hier Fluktuationen im Niederschlag gibt. Es fällt immer Niederschlag, doch während einiger Monaten nur wenig. Damit die Pflanze in dieser Zeit genug Wasser aufnehmen kann, ist es notwendig mehr Biomasse in die Wurzeln zu investieren. Die überlebende Art investiert im Vergleich zu SIMz00 weniger in Blattbiomasse, weniger in Feinwurzelmasse, aber ca. das Doppelte in Strukturbiomasse. Damit reichen ihre Wurzeln tiefer in den Boden und der Pflanze steht mehr Wasser zur Verfügung. Ist der Niederschlag hoch, ist auch der Boden sehr feucht. Die Spezies nimmt jedoch nicht viel Wasser aus dem Boden auf, da sie wenig Feinwurzelbiomasse besitzt. Im Boden der Gitterzelle ist daher immer ausreichend Wasser gespeichert.

	α_R	α_L	α_T	α_S
<i>SIMVz00</i>				
Spezies 1	0.1512	0.4927	0.2058	0.1000
<i>SIMVz20</i>				
Spezies 1	0.0965	0.3472	0.4141	0.1000
<i>SIMVz30</i>				
Spezies 1	0.0118	0.3323	0.4749	0.1000
<i>SIMVz40</i>				
Spezies 1	0.0211	0.5989	0.2117	0.1000
Spezies 2	0.1019	0.2396	0.4066	0.1000
Spezies 3	0.0465	0.4987	0.2865	0.1000
<i>SIMVz45</i>				
Spezies 1	0.0014	0.7347	0.0902	0.1000
Spezies 2	0.3052	0.2986	0.2606	0.1000
Spezies 3	0.1362	0.5492	0.1454	0.1000
Spezies 4	0.0059	0.7748	0.0158	0.1000
Spezies 5	0.0371	0.5388	0.2690	0.1000
Spezies 6	0.0862	0.4084	0.3501	0.1000
Spezies 7	0.1169	0.6026	0.0032	0.1000
<i>SIMVz50</i>				
Spezies 1	0.2095	0.3185	0.3239	0.1000
Spezies 2	0.0014	0.7347	0.0902	0.1000
Spezies 3	0.0367	0.5237	0.2824	0.1000
Spezies 4	0.0083	0.5184	0.3172	0.1000
Spezies 5	0.0411	0.6014	0.1917	0.1000
<i>SIMVz55</i>				
Spezies 1	0.0211	0.5989	0.2117	0.1000
Spezies 2	0.3341	0.2312	0.2310	0.1000
<i>SIMVz60</i>				
Spezies 1	0.1512	0.4927	0.2058	0.1000
<i>SIMVz70</i>				
Spezies 1	0.1589	0.3907	0.3014	0.1000

Tabelle 5.1: Allokationsparameter der überlebenden Arten in den Simulation. Der Allokationsparameter α_S wurde als Voreinstellung auf 0.1 gesetzt.

Die Pflanze kann also auch mit geringer Feinwurzelbiomasse noch Photosynthese betreiben.

SIMVz30: Die überlebende Spezies in SIMVz30 investiert im Vergleich zu der in SIMVz20 weniger Biomasse in ihre Feinwurzeln, aber mehr in ihre Struktur. Ihre Wurzeln reichen damit tiefer in den Boden, ihr steht mehr Wasser zur Verfügung. Doch da die Pflanze kaum in Wurzelbiomasse investiert, nimmt sie nur wenig Wasser aus dem Boden auf. In den Monaten mit hohem Niederschlag ist der Boden rasch gesättigt. Fällt wenig Niederschlag, ist der Boden noch immer feucht genug, denn die Pflanzenart nimmt nur einen geringen Teil der Bodenfeuchte auf.

Es läßt sich ein Trend feststellen: bei langsam anwachsender, aber geringer Variabilität ist es wichtig mehr Biomasse in die Tiefenstruktur zu investieren.

SIMVz40: Es überleben drei Spezies. Während Art 1 und 3 hauptsächlich in oberirdische Biomasse investieren, geht Spezies 2 einen anderen Weg. An ihren Allokationsparametern kann man erkennen, dass sie ein Tiefwurzler ist. Sie investiert viel in die Feinwurzelbiomasse und in Strukturbiomasse. Selbst unter Wasserstress wird ihr ausreichend Wasser zur Verfügung stehen, und vermutlich wird sie in dieser Zeit auch produktiver sein als die anderen Arten. Art 1 und 3 investieren viel in Blattbiomasse. Wenn ausreichend Wasser vorhanden ist, werden sie eine gute Produktivität erreichen können. Licht ist hier der wachstumslimitierende Faktor. Denn mit steigender Blattbiomasse erhöht sich der Blattflächenindex. Die Lichtsättigung tritt vermutlich früher ein, als bei Art 2.

SIMVz45: Zu Beginn der Simulation kann ein Tiefwurzler (Spezies 2) die größte Reproduktionsrate erzielen, es ist die Art mit den meisten Individuen in der Anfangszeit. Doch später wird sie von Arten abgelöst, die besonders in die Blattbiomasse investieren. Wasser scheint dann unbedeutend zu sein.

In den nassen Monaten reichen wenig Wurzeln um das notwendige Wasser aufzunehmen. Möglicherweise wird während dieser Zeit genügend im Boden gespeichert, sodass es für die trockenen Monate ausreicht.

SIMVz50: Auch hier ist die Art, die zu Simulationsbeginn am meisten zulegt, ein Tiefwurzler. Spezies 2, die später erst zulegt, investiert hauptsächlich in die Blätter, aber nahezu nichts in ihre Feinwurzeln.

Es ist ein Trend zu bemerken, dass zunächst ein Tiefwurzler Vorteile hat, jedoch nach Entwicklung anderer Arten Standorte wieder verliert. Eine mögliche Erklärung ist, dass ein Tiefwurzler schon sehr früh mit einem geringen Wasserangebot gut auskommt. Denn durch seine tiefen Wurzeln wirkt Wasser nicht limitierend. Die Flachwurzler brauchen länger bis sich ihre Wurzeln entfaltet haben. Dann scheint

Wasser auch kein limitierender Faktor mehr zu sein, und so machen die Flachwurzler viel gut, und setzten sich am Schluss sehr gut durch.

SIMVz55: Die zwei Arten, die hier überlebt haben investieren beide ungefähr gleich viel Kohlenstoff in die Strukturbiomasse. Art 2 investiert noch dazu in Feinwurzeln und kann als Tiefwurzler angesehen werden. Bei einsetzender Trockenzeit wird sie keine Probleme haben ausreichend Wasser aufzunehmen.

SIMVz60 und **SIMVz70:** Die Variabilität ist hoch, es überlebt nur eine Art. Die Verlaufskurven ähneln sehr stark denen mit geringer Variabilität.

Unter Beachtung der steigenden Variabilität von SIMVz60 zu SIMVz70 erkennt man den Trend zu weniger Investition in Blattbiomasse und mehr in Struktur- und Wurzelbiomasse. Der Grund dafür kann sein, dass durch steigende Variabilität Wasser wichtiger wird, und somit eine Pflanze höhere Chancen hat, wenn sie besser auf Wassermangel reagieren kann. Andererseits kann eine Pflanze das auch in Monaten ausgleichen, in denen viel Wasser vorhanden ist.

Sehr auffällig an den überlebenden Arten ist, dass der Großteil viel in Blattbiomasse aber sehr wenig in Feinwurzelbiomasse investiert. Es gibt in den Läufen, in denen sich Vielfalt herausbildet, meist aber auch eine Art, die mehr in Wurzeln investiert. In Zeiten der Wasserarmut kann diese Art produktiv sein, im Gegensatz zu den Arten, die kaum Wurzeln besitzen. Durch diesen Vorteil ist es der Art möglich in der Population zu bestehen. Für die Gesamtproduktion sollte dies bedeuten, dass selbst wenn wenig Wasser vorhanden ist, es Arten gibt, die produktiv sind.

Zur Betrachtung der individuellen Produktionsleistung der einzelnen überlebenden Arten wurden die Simulationen mit den Spezies als Monokultur nochmals durchgeführt. Die Ergebnisse hierzu werden im nächsten Abschnitt besprochen.

5.3 Die Rolle der Variabilität für die Produktivität

Im Modell bildet sich unter variablen klimatischen Verhältnissen Artenvielfalt heraus. Das Gitter ist homogen, die Vielfalt kann nicht durch Besiedelung verschiedener Habitats der verschiedenen Arten zustande kommen. Es können nur die Unterschiede zwischen den Arten dafür verantwortlich sein. Haben die Arten verschiedene Wachstumsstrategien, so werden sie auch zu verschiedenen Umweltbedingungen unterschiedlich produktiv sein. Denn ist eine Art zu jedem Zeitpunkt produktiver als alle anderen, so werden die schlechteren sterben.

Um das zu überprüfen, zeigen die Abbildungen 5.10 bis 5.12 die Produktivitätskurven der in den Simulationen SIMVz40, SIMVz45 und SIMVz50 überlebenden Arten.

Jede Art wurde dafür für sich allein als Monokultur im entsprechenden Szenario laufen gelassen.

In Abb. 5.10 sind die Produktivitäten der Arten 1, 2 und 3 aus SIMVz40 wiedergegeben. Als Vergleich dient die Produktivität, die in SIMVz40 von der Mischpopulation erreicht wurde.

In der Abbildung fällt auf, dass es zwei verschiedene Pflanzentypen gibt. Spezies 2 erzielt optimales Wachstum während der wasserknappen Monate. Hingegen sind Spezies 1 und 3 produktiver, wenn das Angebot an Wasser groß ist.

Anhand dieser Tatsache kann man die unterschiedlichen Allokationsstrategien der Arten erkennen. Einmal die der Art 2, die mehr in Wurzelbiomasse investiert, und auch in niederschlagsarmen Monaten produktiv sein kann. Wasser ist für sie kein limitierender Faktor. Ihre Gesamtproduktion ist jedoch zu nur wenigen Zeitpunkten höher als die der Mischpopulation aus SIMVz40.

Die Arten 1 und 3 werden in den niederschlagsarmen Monaten vom Wasser limitiert. Sie scheinen mehr in Blattbiomasse zu investieren. Weil sich ihre Produktionsmaxima trotzdem geringfügig unterscheiden, muss es zwischen den Arten feine Unterschiede geben. Art 3 erreicht seine höchste Produktivität einen Monat später als Art 1. Das spricht dafür, dass Art 3 etwas weniger in Blattbiomasse investiert als Art 1. Art 1 besitzt schon zu einem frühen Zeitpunkt so viel Blattbiomasse (und damit einen hohen LAI), dass Licht ihr Wachstum limitiert. Bei Spezies 2 tritt dieses Ereignis erst etwas später ein.

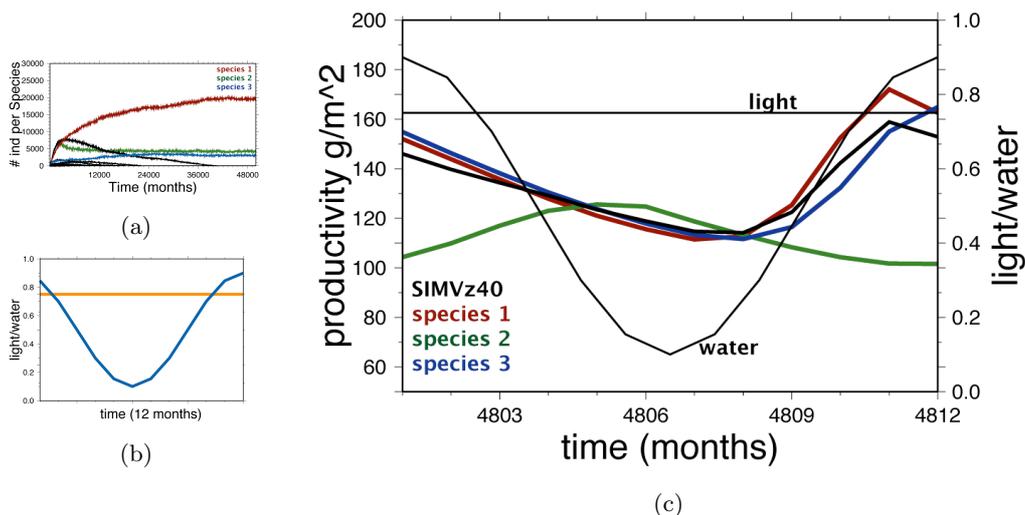


Abbildung 5.10: Verlauf der Produktivität am Beispiel von SIMVz40 in einem Zyklus. (a) zeigt das Klima. (b) zeigt den Verlauf der Arten. (c) Die Kurve SIMVz40 stellt die Produktivität der vielfältigen Population aus SIMVz40 dar. Die drei anderen Kurven demonstrieren den Produktivitätsverlauf der drei überlebenden Arten einzeln gelaufen als Monokultur.

Art 2 als Monokultur erzielt insgesamt eine geringere Assimilation als die Mischpopulation. Art 3 ist in der einen Hälfte des Zyklus besser, in der anderen aber schlechter. Art 1 ist zu den meisten Zeitpunkten dagegen produktiver.

Betrachtet man die Leistung der verschiedenen Arten in Zusammenhang mit ihrer Zusammensetzung in SIMVz40, wird klar, dass Art 1 die Hauptproduktion leistet. Sie hat die meisten Individuen. Das ist auch einleuchtend, denn ihre Produktivität ist die beste von allen. Art 2 und 3 sind wenig vertreten, spielen somit nur eine untergeordnete Rolle. Es stellt sich die Frage, warum beide trotzdem überleben können, obwohl sie nur zu wenigen Zeitpunkten zur Erhöhung der Gesamtassimilationsleistung im Vergleich zu Art 1 beitragen. Es scheinen geringe Unterschiede in der Produktivität auszureichen. Art 2 hebt die Produktivität zu wasserarmen Zeiten, wenn Art 1 und 3 nur wenig produktiv sind. Art 2 erhöht sie in den ersten Monaten und wenn das Wachstum von Art 1 bereits vom Licht limitiert wird.

Die Abb. 5.11 zeigt die Produktivitätskurven der sieben überlebenden Arten aus SIMVz45. Auch hier fallen wieder Ähnlichkeiten im Verlauf der Kurven. z. B. zwischen Art 1 und 4 und Art 3 und 7 auf. Art 2 sticht heraus.

Die Arten erreichen zu verschiedenen Zeitpunkten im Zyklus eine unterschiedliche Produktivität. Ihre maximale Assimilationsleistung erzielen Spezies 1 und 4 zum Jahresende, Spezies 3, 5 und 7 einen Monat später. Spezies 6 erzielt ihre beste Leistung zu Beginn des Zyklus, kurz danach Spezies 2.

Art 1 und 2 haben die meisten Individuen in der Population, sie sollten die Hauptproduktivität leisten. Der Verlauf ihrer Kurven ist gegensätzlich, Art 1 ist am produktivsten zum Ende des Jahres, Art 2 dagegen zu den niederschlagsarmen Zeitschritten. Jedoch ist Art 2 insgesamt nicht besonders produktiv. Ihre Leistung in den wasserknappen Monaten könnte von Art 6 übernommen werden. Diese erzielt bis zur Jahresmitte die höchste Assimilationsleistung.

Zwischen den Produktivitäten lassen sich zwar Vor- und Nachteile der Arten erkennen, aber Art 2 schneidet zu jedem Zeitpunkt schlechter ab als andere Arten. Ebenfalls auffällig ist, dass sich Art 1 und 4 sehr ähneln, wobei Art 4 zu den meisten Zeitpunkten besser ist als Art 1. Bei Art 3 und 5 zeigt sich das gleiche Bild. In den Allokationsparametern (siehe 5.1) spiegelt sich die Ähnlichkeit dieser Arten wieder. Anhand der Wachstumsstrategie wird auch klar, dass von den ähnlichen Arten jeweils diejenige besser ist, die mehr in Blattbiomasse investiert. Es stellen sich zwei Fragen, warum können sich die wenig produktiven Arten erhalten und welche Funktion erfüllen sie in der Population .

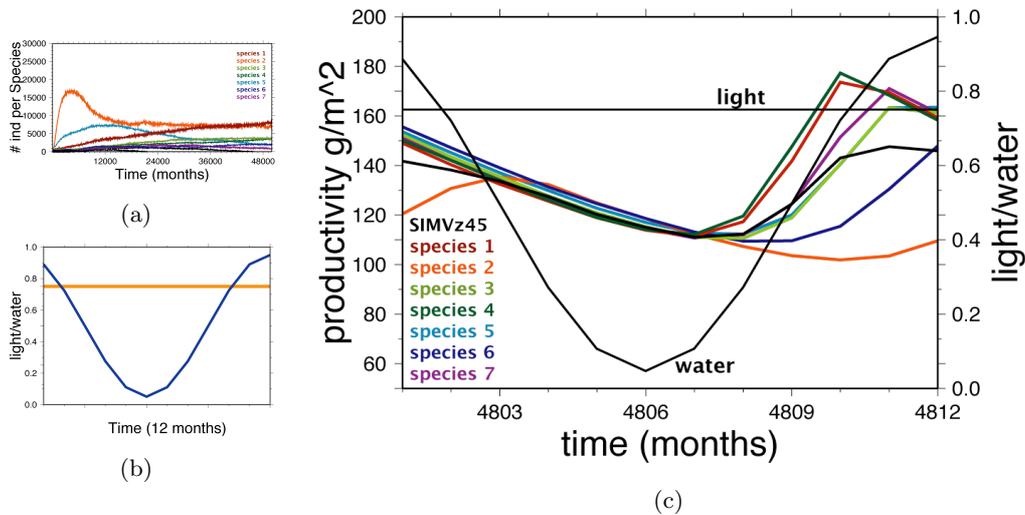


Abbildung 5.11: Verlauf der Produktivität am Beispiel von SIMVz45 in einem Zyklus. (a) zeigt das Klima. (b) zeigt den Verlauf der Individuenkurven der Arten. (c) Die Kurve SIMVz45 stellt die Produktivität der diversen Population aus SIMVz45 dar. Die anderen sieben Kurven zeigen den Verlauf der überlebenden Arten als Monokultur bei gleicher Variabilität.

Wie in Abb. 5.12 sichtbar, erreichen auch hier die fünf überlebenden Arten aus SIMVz50 zu unterschiedlichen Zeitpunkten ihre maximale Assimilationsleistung. Spezies 2 erreicht ihre höchste Assimilationsleistung während der wasserknappen Monate. Sie hatte zu Simulationsbeginn einen sehr starken Vorteil, und bestimmte die Population. Erst später konnten sich Art 1 und 3 durchsetzen. An Art 1 fällt auf, dass ihr Verlauf gegensätzlich zu dem von Art 2 ist. Sie schafft es sich durch ihre insgesamt hohe Assimilationsleistung nach einer gewissen Zeit in der Population durchzusetzen. Nur in den wasserknappen Monaten ist Art 2 noch etwas im Vorteil. Ihre Leistung könnte jedoch von Art 4 fast komplett ersetzt werden. Art 4 ist zu den meisten Zeitschritten besser als Art 2 und nur zu wenigen Monaten ist Art 2 um etwas besser. Art 2 kann sich nicht als Hauptbestandteil der Population behaupten, wie sie es zu Beginn der Simulation tat. Die Arten 3, 4 und 5 spielen zwar in der Population keine große Rolle, aber tragen zum Anfang und Ende des Jahres ihren Teil zur Gesamtproduktivität bei. Sie sind produktiver als die zwei Hauptproduzenten Art 1 und 2 in diesen Monaten.

Zusammengefasst lassen sich zwischen den überlebenden Arten Unterschiede in der Produktivität feststellen. Die Arten leisten zu verschiedenen Zeitpunkten im Zyklus auch unterschiedliche Erträge. Die Zeitpunkte im Zyklus sprechen auf das jeweilige Angebot von Strahlung und Wasser an. Nur in einer fluktuierenden Umwelt variieren diese Faktoren. In einer konstanten Umwelt gibt es keine Unterschiede zwischen den Monaten.

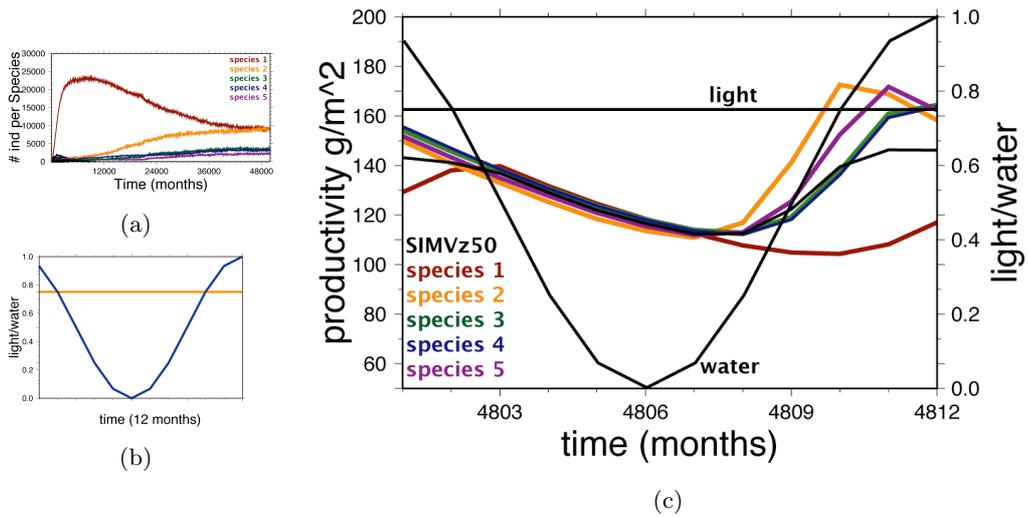


Abbildung 5.12: Verlauf der Produktivität am Beispiel von SIMVz50 in einem Zyklus. (a) zeigt das Klima. (b) zeigt den Verlauf der Arten. (c) Die Kurve SIMVz45 stellt die Produktivität der gleichnamigen Simulation dar. Die drei anderen Kurven stellen die Produktivität der 3 überlebenden Arten dar.

Am optimalen Wachstum der Pflanzen unter verschiedenen Umweltbedingungen kann man die Eigenschaften der Pflanzen ableiten. Eine Art, die zu wasserknappen Zeiten eine hohe Produktion erreicht, ist besser an Wasserknappheit angepasst und investiert mehr in Wurzeln und Struktur. Die Art, die ihr Optimum nur in Zeiten eines hohen Angebots an Wasser leistet, investiert mehr in Blattmasse. Wasserstress zeigt bei ihr deshalb starke Auswirkungen. Sie investiert vor allem in ihre Blattmasse um eine gute Produktivität zu erzielen.

In den Simulationen fällt aber auch auf, dass die Arten, die viel in Blattbiomasse investieren zwar unter Wasserstress leiden aber trotzdem noch produktiv sind. Das liegt wahrscheinlich an einer hohen modellgegebenen Wasserspeicherkapazität des Bodens. So ist trotz wenig Niederschlag der Boden noch feucht genug um Wachstum zu ermöglichen. Die Erreichbarkeit des Bodenwassers ist von der Wurzeltiefe abhängig. Investiert eine Art viel in Blattbiomasse und trotzdem noch in Strukturbiomasse, kann sie mit nur wenig Wurzelbiomasse viel Wasser erreichen. Sie kann so die wasserknappen Monate gut überleben. Die Arten, die mehr in Wurzel- und Strukturbiomasse investieren können in Zeiten der Wasserknappheit ihre maximale Assimilation erreichen.

Aus Abb. 5.10 geht hervor, dass durch das Zusammenleben der an verschiedene Umweltbedingungen angepassten Arten die Produktivität maximiert wird. Auch in Abb. 5.12 ist das nachvollziehbar. Allerdings macht der Produktionsunterschied zwischen einigen Arten kaum etwas aus. Aber es gibt produktive Arten, die je nach

Wachstumsstrategie zu einem früheren oder späteren Zeitpunkt vom Licht limitiert werden.

In Abb. 5.11 ist der Produktionsvorteil nicht vorhanden. Die Frage stellt sich, warum sich einige Arten trotzdem in der Population erhalten können, obwohl sie nichts zur Steigerung der Produktivität beitragen. Die Funktion dieser Arten für die Population im Modell wird in Frage gestellt.

Die Population in SIMVz45 könnte ohne Art 2 eine höhere Produktionsleistung erbringen. Angesichts des Abfalls der Individuenzahl stellt sich aber die Frage, ob nach weiteren 50000 Zeitschritten die Population noch so besteht, wie in diesem Moment. Art 2 hatte bereits zu Simulationsbeginn einen starken Vorteil. Eine Möglichkeit für ihren guten Start ist, dass sie als Tiefwurzler bereits zu Beginn der Simulation viele Wurzeln bilden konnte. Während die Arten, die hauptsächlich in Blätter investieren, zu Beginn ihrer Initialisierung in den wasserknappen Monaten nicht besonders produktiv waren. Sie brauchten mehr Zeit, um ihre wenigen Wurzeln entfalten zu können um genug Wasser aufzunehmen. Sie konnten sich erst zu späteren Zeitpunkten voll entfalten. Die Tiefwurzler hatten dann aber schon viele Samen gebildet, so dass sie auch hier erstmal im Vorteil waren. Nach gewisser Zeit erübrigt sich der Vorteil, wenn die Produktionsleistung der Flachwurzler gestiegen ist.

Möglich ist auch, dass bei der Initialisierung des Feldes mit Pflanzen aller Arten, Art 2 eine höhere Anzahl an Individuen hatte. Dadurch konnte sie mehr Samen ausbilden, und schießt in die Höhe. Als dann etwas später sich aber die produktiveren Arten entwickelten, die etwas länger brauchten, verliert Art 2 an Individuen. Daraus kann auch resultieren, dass Art 2 bereits genug Samen in den benachbarten Gitterpunkten platziert hat, und es damit für andere Arten schwierig wird, in diese Gebiete vorzudringen.

5.4 Die Rolle der Artenvielfalt für die Produktivität

Als erstes soll veranschaulicht werden, wie sich die Produktivität im Laufe der Simulation entwickelt.

In den Abb. 5.13 bis 5.15 sind die Nettoprimärproduktionen der Populationen nach verschiedenen Simulationschritten während eines Zyklus dargestellt.

Es ist zu erkennen, dass die Produktivität zu Beginn der Simulation ein niedriges Niveau erreicht. Nach einer gewissen Dauer pendelt sich die Produktivität auf ein Zyklus ein, und erreicht ihre höchsten Werte. Wie schnell sie sich einpendelt ist von der Anzahl der Arten abhängig, und damit auch von der Variabilität.

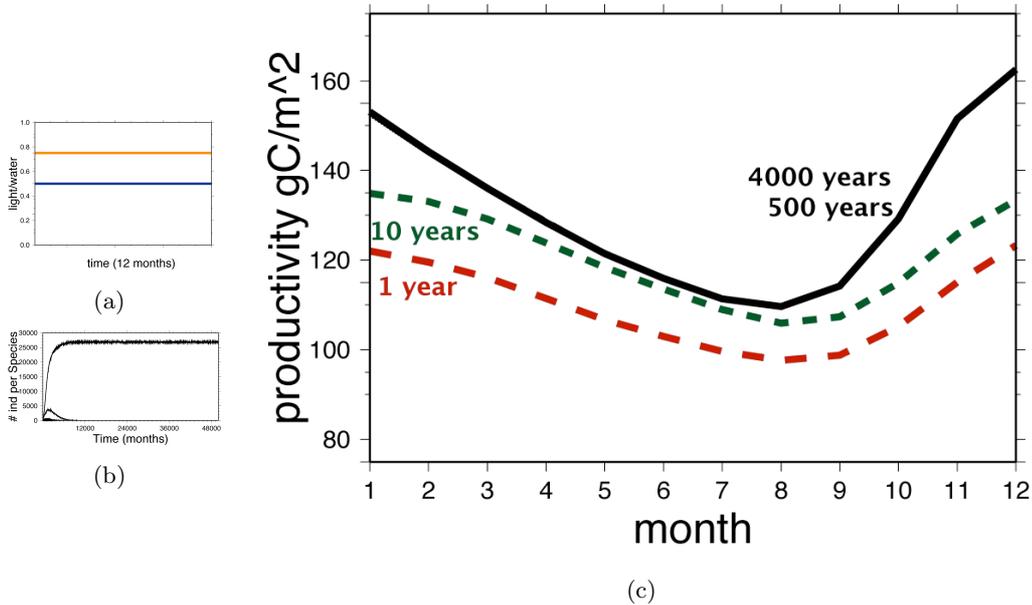


Abbildung 5.13: SIMz00, $z=0.0$. Im konstanten Klima hatte sich in 1 Art sehr schnell durchgesetzt. Anhand der Produktivitätskurven sieht man, dass sich auch hier die Nettoprimärproduktion schnell einpegelt. SIMz00, $z=0.0$. Auf der x-Achse ist ein Monatszyklus abgetragen, auf der y-Achse die erreichte Produktivität nach 1, 10, 500, 2000 und 4000 Jahren.

Das Erreichen der optimalen Produktivität passiert im konstanten Szenario sehr schnell (Abb. 5.13). Unter variablen Umweltbedingungen dauert es länger bis sich die Produktivität auf ein festes Niveau einspielt (Abb. 5.15).

Unter konstanten Umweltbedingungen überlebt sehr rasch nur eine Art. Im Zusammenhang mit der Produktivität bedeutet das, dass diese Art die Gesamtassimilationsleistung der Population leistet. Weil sich schnell die Population nur noch aus dieser Art zusammensetzt, erreicht auch die Produktivität ihren festen Verlauf.

Das gleiche ereignet sich in Szenarios mit hoher Variabilität, in denen sich nur eine Art durchsetzt (Abb. 5.14). Das bedeutet aber auch, wenn ein System nur noch aus einer Art besteht, dann können Störungen starke Auswirkungen auf die Population haben. Ist die Art darauf angepasst, dass immer genügend Wasser vorhanden ist, wird sie wenig Wurzeln entwickelt haben. Tritt plötzlich über einen längeren Zeitraum Wassermangel ein, wird das die Assimilationsleistung stark einschränken, vielleicht stirbt die Art unter diesen Bedingungen.

In einer fluktuierenden Umwelt dauert es länger, bis sich die Produktivität auf ein festes Niveau einpendelt (5.15). Nach ca. 4000 Jahren ändert sich die Produktivität der Population kaum noch. Aber es passieren noch immer Änderungen in der Anzahl der Individuen der Arten. Die Vielfalt führt dazu, dass sich die Produktivität einer

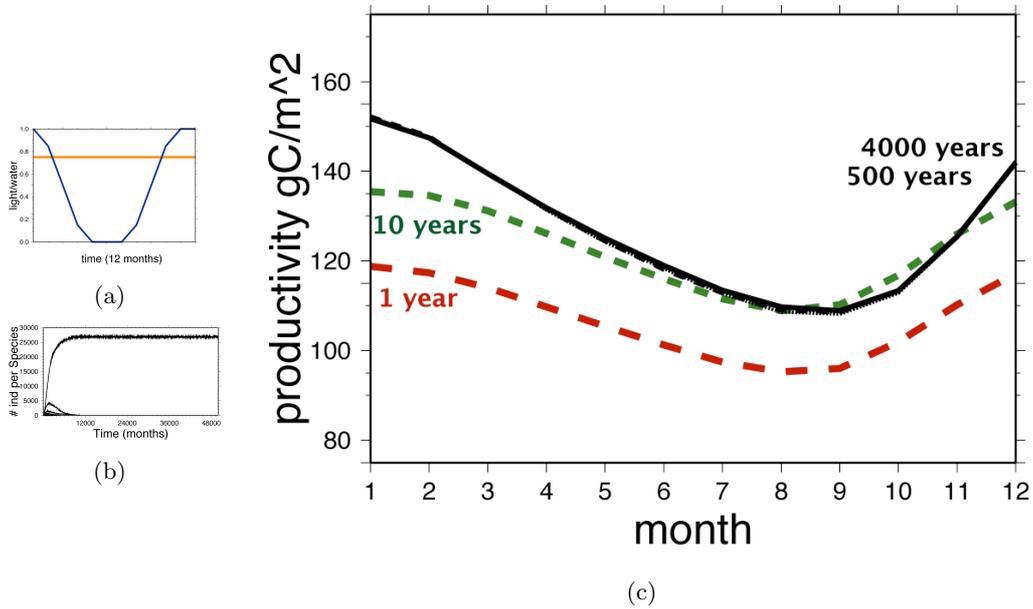


Abbildung 5.14: SIMz70, $z=0.7$. SIMz00, $z=0.0$. Auf der x-Achse ist ein Monatszyklus abgetragen, auf der y-Achse die erreichte Produktivität nach 1, 10, 500, 2000 und 4000 Jahren.

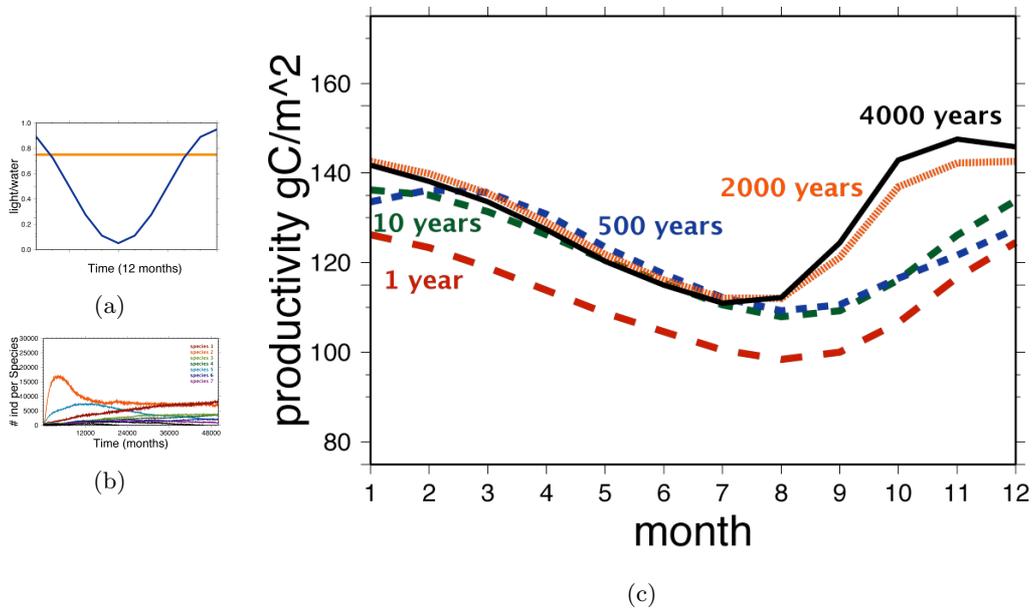


Abbildung 5.15: SIMz45, $z=0.45$. Auf der x-Achse ist ein Monatszyklus abgetragen, auf der y-Achse die erreichte Produktivität nach 1, 10, 500, 2000 und 4000 Jahren.

Population aus den unterschiedlichen Assimilationsleistungen der Arten zusammensetzt.

Es fällt auf, dass auch unter konstanten Umweltbedingungen die Produktivität einem Zyklus folgt. Dieser Punkt wird in der Diskussion im nächsten Kapitel noch einmal betrachtet. Erwartungsgemäß sollte sie einem konstanten Wert folgen, da die Umweltfaktoren immer gleich sind.

Kapitel 6

Diskussion

6.1 Evaluierung der Hypothesen

Nach dem "Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip" (Competitive Exclusion, [Har60]) können zwei ähnlichen Arten nicht in den gleichen Nischen nebeneinander bestehen.

Wie bereits in Kapitel 4 beschrieben, existieren in diesem Modell keine verschiedenartigen Gitterpunkte. Jeder Standort ist gleich. Das Gitter ist homogen. Jeder Punkt verfügt über das gleiche Angebot an Strahlung und Niederschlag. Damit kommt es nicht zu Nischenbildung und die Pflanzen konkurrieren nicht um die Ressourcen. Die Voraussetzungen zur Anwendung des Prinzips sind nicht geschaffen. Nur zeitliche Variabilität der Umweltfaktoren Niederschlag und Strahlung ist im Modell integriert.

Dies wiederum bedeutet, dass das Entstehen von Artenvielfalt in den Simulationen ausschließlich an der integrierten Variabilität und den Unterschieden zwischen den Arten liegt. Die Arten unterscheiden sich in ihrer Wachstumsstrategie, den Allokationsparametern.

Eine Pflanze, die unter Wasserstress nicht genug Wurzeln hat um ausreichend Wasser für ihre Erhaltung aufzunehmen, wird sterben. Und die Art, die nicht in Blattbiomasse investiert, wird keine Photosyntheseleistung erbringen können und ebenfalls sterben. Es ist also entscheidend, wie produktiv die Pflanze ist. Gibt es eine Art, die immer produktiver ist als die anderen, so wird nach einer gewissen Zeit nur sie überleben.

Die **Hypothese 1** sagt aus, dass sich maximale Artenvielfalt bei mittlerer Variabilität bildet.

Es wurde gezeigt, dass die Simulationsergebnisse in Bezug auf die Vielfalt stark von der induzierten Variabilität abhängen. Unter konstanten Umweltfaktoren konnte sich keine Vielfalt erhalten. Beim Erhöhen der Variabilität stieg die Diversität zunächst an, bei weiter steigender Variabilität nahm sie schließlich wieder ab.

Unter mittlerer Variabilität ist die Vielfalt im Modell damit am höchsten, siehe Abb. 6.1. Die Hypothese 1 konnte bestätigt werden.

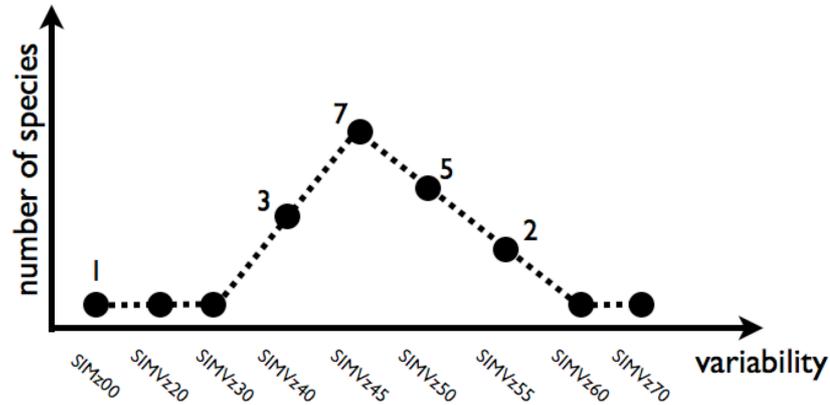


Abbildung 6.1: Ergebnisse zur ersten Hypothese

Die hier betrachtete Variabilität bezieht sich nur auf zeitliche Variation der Umweltfaktoren. Weiterführend ist es wichtig auch andere Arten von Variabilität zu integrieren. Rauschen z.B. erzeugt eine andere Dimension der Variabilität. Es verändert die einzelnen Monatswerte. Je nach Ausmaß des Rauschens kann es sich sehr stark oder nur schwach auf die Umweltfaktoren auswirken. Man kann damit z.B. auch eine völlig zufällige Umwelt generieren. Die dabei entstehende Variabilität ist sehr hoch. Nach der *Intermediate Disturbances Hypothesis* von Connell [Con78] sollte auch hier die Vielfalt nur gering sein.

In vorangegangenen Testsimulationen wurden auch Auswirkungen von Rauschen untersucht, allerdings war die Beschaffenheit der Umweltfaktoren dieser Testläufe verschieden von der des jetzigen Modells. Unter Integration von Rauschen erhöhte sich die Variabilität. Die Oszillationen der Umweltfaktoren sind nicht mehr periodisch, sie unterliegen weiteren Schwankungen. In der Abb. 6.2 ist das Ergebnis einer Simulation unter variablem Angebot an Niederschlag und Strahlung wiedergegeben. Im Vergleich dazu wurden in der Simulation in Abb. 6.3 zusätzlich die Umweltfaktoren verrauscht. Es ist zu sehen, dass sich hier mehr Arten durchsetzen. Auch ist die Verteilung der Individuen ist hier ausgeglichener.

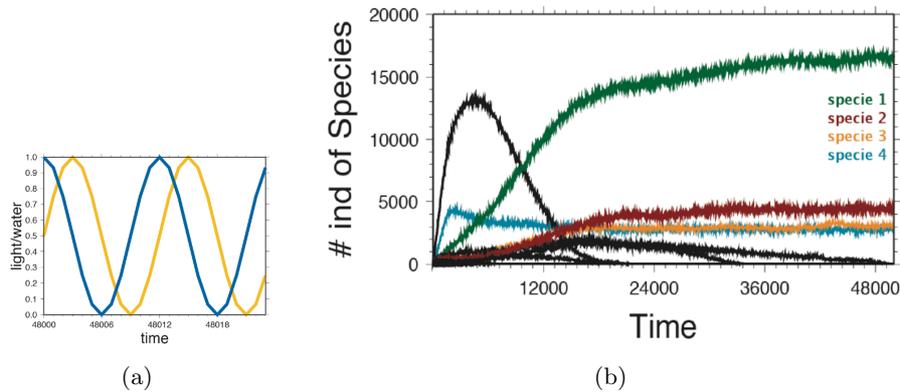


Abbildung 6.2: Simulation mit variablem Niederschlag und Strahlung. (a) Klima. (b) Individuenkurven in Abhängigkeit der Zeit.

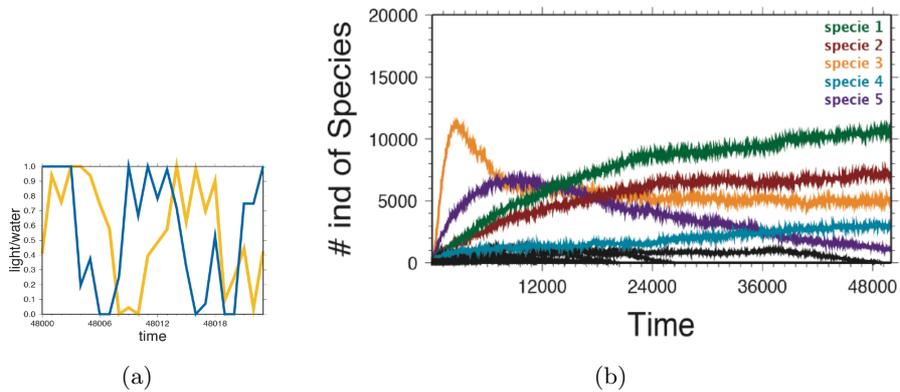


Abbildung 6.3: Simulation mit verrauschtem, variablem Niederschlag und Strahlung. (a) Klima. (b) Individuenkurven in Abhängigkeit der Zeit.

Die **Hypothese 2** sagt aus, dass Artenvielfalt in einer variablen Umgebung wichtig ist, um die Produktivität zu erhalten.

Um die Hypothese zu überprüfen, wurden die Produktivitäten der überlebenden Arten der variablen Szenarien untersucht. So sollte gezeigt werden, dass eine dieser Arten allein nicht eine ebenso hohe Produktivität erzielen kann wie alle zusammen.

Es konnte festgestellt werden, dass die Arten je nach Beschaffenheit der Umweltfaktoren verschiedene Nettoprimärproduktionen erbringen. Zu verschiedenen Zeitpunkten erzielen auch die Arten verschieden gute Produktivitäten. Das bedeutet, dass eine Funktion von Vielfalt der Erhalt der Produktion ist. Jedoch bestehen auch Arten in der Population, obgleich ihre Produktivität im Vergleich zu denen anderen Arten insgesamt sehr niedrig ist und nichts oder nur kaum zur Gesamt-nettoprimärproduktion beiträgt. Die Gesamtproduktion der Population wäre höher ohne diese Arten.

Die Hypothese 2 konnte nicht bestätigt werden. Es stellt sich die Frage, warum die unproduktiven Arten in der Population bestehen können, obwohl sie keinen Vorteil gegenüber anderen Arten haben.

In den Simulationen fiel auch auf, dass die Arten, die viel in Blattbiomasse investieren, zwar unter Wasserstress leiden aber trotzdem noch produktiv sind. Das bedeutet, dass Wasser kein limitierender Faktor ist, und damit die Art gewinnt, die viel in Blattbiomasse investiert. Es ist also nicht wichtig, ob die Pflanze viel oder wenig Wurzeln hat, denn auch mit wenigen kann sie das ausreichend vorhandene Wasser aufnehmen.

Ein Grund für das übermäßige Vorhandensein von Wasser könnte eine zu gute Wasserspeicherkapazität des Bodens sein, die durch das Modell gegeben ist. So ist trotz wenig Niederschlag der Boden noch feucht genug um Wachstum zu ermöglichen. Die Erreichbarkeit des Bodenwassers ist von der Wurzeltiefe abhängig.

Investiert eine Art viel in Blattbiomasse und trotzdem noch in Strukturbiomasse, kann sie mit nur wenig Wurzelbiomasse viel Wasser erreichen. Sie kann so die wasserknappen Monate gut überleben. Die Arten, die mehr in Wurzel- und Strukturbiomasse investieren, können in Zeiten der Wasserknappheit ihre maximale Assimilation erreichen. Sie leisten jedoch eine geringere Gesamtproduktivität. Durch das Zusammenspiel dieser zwei antizyklischen Strategien, werden die Produktivitätsschwankungen der Mischpopulation verringert.

6.2 Grenzen des Modells

Variabilität

In den Simulationen im variablen Szenario wurde sichtbar, dass der Übergang zu geringer und zu hoher Variabilität sehr schnell passiert. Verbesserungsvorschläge hierfür ist die Sensitivierung des Modells z.B. in Hinblick auf die Zeitschritte.

Wie bereits oben diskutiert besteht auch die Möglichkeit weitere Dimensionen der Variabilität zu integrieren. Rauschen z.B. bietet eine Möglichkeit. Außerdem ist bekannt, dass stochastische Prozesse in der Atmosphäre korreliertes Rauschen aufweisen [GAD⁺02]. Dabei sollte rotes Rauschen bedacht werden, denn hier ist der aktuelle Wert vom vorherigen abhängig. Auf das Wettergeschehen ist rotes Rauschen eher anwendbar als gleichverteiltes (weißes) Rauschen.

Eine weitere Option bietet die Integration von Feedbacks der Vegetation auf die Umwelt. Dieser Punkt wird weiter unten diskutiert.

Samenbildung

Unter konstanten Umweltbedingungen folgte die Produktivität einem Zyklus. Erwartungsgemäß sollte sie einen konstanten Wert annehmen, da die Umweltfaktoren in jedem Schritt gleich sind und es keine Unterschiede zwischen den Monaten gibt.

Ein Faktor der hieran beteiligt sein kann, ist die Sterbe- und Geburtenrate. Das maximale Alter einer Pflanze entspricht im Modell 410 Monaten. Bei 200×200 , also 40000 Gitterpunkten sterben pro Zeitschritt ca. 100 Pflanzen. Aber nur einmal jährlich werden Samen im Modell ausgebildet und können keimen.

Mit jedem sterbenden Individuum sinkt die Produktivität. Mit dem Entstehen neuer Pflanzen steigt die Produktion zunächst leicht an, denn die neuen Pflanzen sind noch nicht so produktiv wie adulte. Sie müssen sich erst entwickeln, dann leisten sie eine höhere Nettophotosynthese und die Gesamtproduktivität steigt stärker. Haben die Pflanzen eine sehr hohe Blattbiomasse, wird ihr Wachstum durch einen zu hohen *LAI* vom Licht limitiert. Die Erhaltungsaerobic der Blattbiomasse kostet dann so viel, dass das Wachstum beschränkt wird. Die Pflanzen verlieren an Biomasse. Hat sich durch den Verlust an Blattmasse der *LAI* wieder einem besseren Wert angenähert, leistet die Pflanze erneut eine hohe Produktivität.

Abhängig von der Klimazone ist es Samen möglich zu jeder Zeit oder nur zu bestimmten Zeiten auszuweichen. Im den Tropen gibt es kaum jahreszeitlich bedingte Temperaturschwankungen, den Samen ist es immer möglich auszuweichen. In den gemäßigten Zonen dagegen ist das Keimen nur während einige Monaten, in denen genug Strahlung vorhanden ist, möglich. Da das momentane Klima einem tropischen entspricht, sollte in Zukunft darauf geachtet werden, solche Parameter anzupassen.

Außerdem könnte der Zeitpunkt der Samenbildung und des Auskeimens Unterschiede ausmachen, die im Moment nicht anschätzbar sind.

Wasserspeicherkapazität

In Tabelle 5.1 war zu erkennen, dass die meisten der überlebenden Arten eher in Struktur- als in Feinwurzelbiomasse investieren. Bereits oben diskutiert wurde, dass ein Grund die zu hohe Wasserspeicherkapazität des Bodens sein kann. Würden die Pflanzen sensitiver auf das Angebot an Wasser reagieren, könnte sich die Zusammensetzung der überlebenden Arten verändern. Es wäre dann wichtiger mehr Arten zu haben, die in wasserarmen Monaten produktiver sind.

Um die Wasserspeicherkapazität zu verändern bieten sich viele Möglichkeiten. Das „Plant Available Water“ kann erniedrigt werden. Es bestimmt, wieviel Wasser pro Meter Wurzeltiefe für die Pflanze erreichbar ist.

Ein anderer Punkt ist, den Niederschlag zu verringern. Danach gelangt weniger Wasser in den Boden, und es kann auch weniger gespeichert werden. Eine weitere Möglichkeiten besteht über die Veränderung der Wasserextraktionskonstante, die bestimmt, wie viel Wasser pro Gramm Feinwurzelbiomasse aufgenommen werden kann.

Samenstreuweite

In den ersten Testläufe wurden die Samen gleichverteilt auf dem gesamten Feld verbreitet. Es bildete sich keine Vielfalt. Erst mit Einführung des Parameters für die Streuweite konnte sich Vielfalt erhalten.

Durch die Einstellung, dass die Samen sich nur in einem bestimmten Gebiet verbreiten können, besetzen sie sicher Standorte in einem kleinen Gebiet. Durch ihre Gemeinschaft tragen sie zusammen dazu bei, dass ein neuer Nachbar auch eine Pflanze ihrer Art ist. Sie können sich erst langsam entwickeln, und weiter in andere Gebiete vordringen. Die unproduktiveren Arten werden ihre Standorte langsam verlieren, bis sie aussterben.

Mortalität der Samen

Zu Beginn der Simulationen starb der Großteil der Arten schnell aus. Aus den Produktivitätskurven wurde auch klar, dass einige sehr produktive Arten sich erst zu späteren Zeitpunkten entwickeln. Wenn eine Art, z.B. durch einen Zufallseffekt zu Beginn der Simulation ihre Anzahl an Individuen stark erhöhen konnte, dann konnte sie auch viele Samen produzieren.

Diese Art von Effekten sollten aber nur wenig ausmachen können. Mit der Einstellung der Mortalität kann man Einfluss gewinnen. Jedoch wirkt sich das Verändern der Mortalität auf mehrere Seiten aus und es ist unklar in welche Richtung man den Parameter verändern sollte.

Ist die Mortalität der Samen zu gering, dann wird es für spätere Arten schwieriger Standorte für sich zu beanspruchen. Sie müssen zunächst eine ähnlich hohe Samenzahl haben, damit die Wahrscheinlichkeit des Keimens für einen ihrer Samen groß genug ist. Es kann also sehr lange dauern, bis die neue Art weitere Standorte beansprucht hat.

Gleichsam könnte die Mortalität der Samen aber auch zu hoch sein, denn es werden nicht alle Standorte von Individuen besetzt.

6.3 Verbesserungen

Zeitschritte

Im Modell wird das Wachstum einer Pflanze als Mittel im Monat berechnet. Dadurch ist der Monat in sich homogen. Unterschiede im Klima, die zwischen den Tagen auftreten, werden nicht beachtet. Das hat den Vorteil, dass 50000 Monatsschritte relativ schnell berechnet werden können. Aber andererseits werden keine Schwankungen im Monat wahrgenommen. In SIMVz20 z. B. machten sich trotz Fluktuationen der Umwelt keine Auswirkungen bemerkbar.

Angenommen, die Hälfte des Monats ist von wenig und die andere von viel Niederschlag geprägt. Dann ist im Mittel ein ausreichendes Maß an Niederschlag zu erwarten. Das Modell kann in einem solchen Fall nicht unterscheiden, welche Arten ein zweiwöchiger Wassermangel zum Sterben bringt. Werden die Prozesse hingegen in Tagesschritten berechnet, bemerkt man diese Unterschiede. Durch Tagesschritte würden die Individuen sensitiver auf Variabilität reagieren. Der Nachteil ist, dass die Rechenzeit um das 30 fache steigen würde bei einer Dauer von 50000 Monaten.

Einen Mittelweg könnte man über die Integration von Rauschen nehmen.

Arten

Die Allokationsparameter werden zu Beginn der Simulation zufällig generiert. Dabei werden auch Arten generiert, die keine Überlebenschance haben, z.B. weil sie nicht in Blattwachstum investieren. Von den 300 generierten Arten ist so nur eine geringe Zahl überhaupt lebensfähig.

Durch die Generierung von z.B. anstatt 300 gleich 600 Arten könnten mehr überlebensfähige Arten geschaffen werden. Ein anderer Ansatz ist, die „Nonsensarten“ sofort auszusortieren, z.B. in einem kurzen ersten Testlauf über 5 Jahre.

Die Freiheitsgrade der Arten sind momentan stark eingeschränkt. Die Arten unterscheiden sich nur in der Investition in Blatt-, Wurzel- und Strukturbiomasse. Die Allokation in Samenbiomasse ist für alle Arten festgesetzt. Durch die Erhöhung der Freiheitsgrade könnten die Arten andere Strategien zum Überleben entwickeln. In der Ökologie werden r- und s-Strategien unterschieden. Das eine sind Arten, die sehr viele Samen produzieren. Die Überlebenschancen der Samen sind zwar gering, dies wird jedoch durch die Quantität wettgemacht. Die r-Strategen dagegen produzieren wenige, aber starke Samen. Ihre Samen haben höhere Chancen auszukeimen.

Eine weitere Möglichkeit der Variation sind die Licht- und Wassernutzungsraten. Eine Art, die das Licht effizient ausnutzt, kann trotz geringer Blattmasse so produktiv sein wie eine Art mit hoher Blattmasse und geringerer Lichtnutzungsrate.

Konkurrenz

Im bestehenden Modell, konkurrieren bisher nur die Samen der Arten um neue Standorte. Zwischen den Pflanzen herrscht keine Konkurrenz um die vorhandenen Ressourcen. Auch hierin liegt ein Verbesserungspunkt.

Die Pflanze z.B. mit den tiefsten und weit ausgebreitetsten Wurzeln kann das meiste Wasser aufnehmen. Sie nimmt den Nachbarpflanzen Wasser weg, für die es damit schwerer wird zu überleben. Eine Art die viel in ihre oberirdische Struktur investiert, gewinnt schnell an Höhe. Ist sie die höchste, gelangt direkte Sonnenstrahlung auf ihre Blätter, während ihre nächsten Nachbarn nur wenig Strahlung zur Photosynthese nutzen können.

Die Konkurrenz um Wasser wurde im individuen- und prozessbasierten Modell von Reineking et al. [RVWH06] integriert. Auch sie konnten unter Integration der Variabilität von Niederschlag und der Beachtung von verschiedenen Eigenschaften der Arten Artenvielfalt erhalten.

In diesem Zusammenhang, kann auch das *Competitive Exclusion Principle* [Har60] angewendet werden. Denn die Voraussetzungen des Prinzips ist Wettbewerb um die Ressourcen.

kurzfristige Anpassung

Pflanzen können kurzfristig ihre Assimilatverteilung ändern und sich dadurch anpassen. Bei Wasserstress z.B. würde die Pflanze mehr in Wurzeln und Struktur investieren um mehr Wasser aufnehmen zu können. Ist dauerhaft viel Wasser vorhanden würde sie ihr Assimilat eher in Blattwachstum investieren.

Das ermöglicht einen weiteren Freiheitsgrad der Arten. Bei kurzfristig schlechten Bedingungen werden sie nicht sofort aussterben, sondern können diese Zeit überbrücken. Es ist interessant zu wissen, ob die Integration von Anpassung mehr Arten das Überleben ermöglichen kann.

evolutive Adaptation

Pflanzen passen sich evolutionär gesehen durch Veränderungen ihrer Gene z.B. durch Mutation an. Dadurch entwickelten sich z.B. auch Schatten- und Sonnenpflanzen.

Ließe man diese Art der Anpassung zu, wäre es möglich die langfristige Veränderung von Arten nachzuvollziehen.

Auch hier steht die Frage, ob sich dadurch mehr Arten im Modell durchsetzen würden und wie sich auf lange Zeit die Population zusammensetzt.

Mortalität

Wenn reale Pflanzen Kohlenstoff assimilieren, dann wird er für die Atmung, das Wachstum und den Speicher gebraucht. Der Speicher ist zum Erhalt der Pflanze unter schlechten Wachstumsbedingungen gedacht. Ist er leer, stirbt die Pflanze. Im Modell von Kleidon & Mooney [KM00] wurde die Pflanze mit einem solchen Pool ausgestattet.

Im vorliegenden Modell gibt es keinen solchen Speicher. Ein Individuum ist durch vier Kohlenstoffpools dargestellt. Erst wenn die Gesamtbiomasse gleich Null ist, stirbt die Pflanze.

Integration der Feedbacks

Durch die Beachtung der Feedbacks kann die Population mittels ihrer Transpirationsleistung Einfluss auf das Klima nehmen. Wie bereits in Abschnitt 3.3 erklärt, beeinflusst das verdunstete Wasser z.B. den Niederschlag und das Angebot an Strahlung. Ist die Transpiration hoch, so steht der Population im nächsten Zeitschritt mehr Wasser zur Verfügung. Gleichzeitig ist die Strahlung geringer.

Unter Integration der Feedbacks bestände für die Population die Möglichkeit ihre Umwelt selbst zu schaffen und zu verändern. Diese Veränderungen wirken sich auf die Wachstumsbedingungen der verschiedene Arten aus. Es könnte zu mehr Fluktuation in der Zusammensetzung der Population kommen.

Kapitel 7

Schlussfolgerungen und Ausblick

Wie viele Arten können in einer homogenen Umwelt bestehen? Und welche Faktoren erhalten in einer solchen Umwelt die Vielfalt? Warum ist Vielfalt wichtig?

Diesen Fragen widmete sich die vorliegende Arbeit. Mit Hilfe eines individuen- und prozessbasierten Modells sollten Zusammenhänge zwischen Variabilität, Vielfalt und Produktivität gefunden und erklärt werden. Als Idee wurde zugrunde gelegt, dass eine Population immer versucht ihre Produktivität zu maximieren.

Das Modell wurde entwickelt, implementiert, parallelisiert und getestet. Es beschreibt die Dynamik des individuellen Pflanzenwachstums, der Reproduktion verschiedener Arten und der Umweltbedingungen. Die Umweltbedingungen beschreiben den Niederschlag und das Angebot an Strahlung. Jedes Individuum gehört einer Art an. Die Arten unterscheiden sich in ihrer Wachstumsstrategie.

Unter Benutzung des Modells konnte gezeigt werden, dass zeitliche Variabilität ein Faktor ist, der Vielfalt erhält. Dabei ist ausschlaggebend, wie stark die Klimafaktoren fluktuieren.

Die **Hypothese 1** konnte bestätigt werden. Unter mittlerer Variabilität erhält sich maximale Vielfalt. In einer konstanten oder hoch variablen Umwelt konnte sich keine Vielfalt erhalten.

Die **Hypothese 2** sagt aus, dass Vielfalt in einer fluktuierenden Umwelt wichtig ist, um die Produktivität zu erhalten. Diese Hypothese konnte nicht bestätigt werden.

Unter Variabilität bildeten sich Mischpopulationen, die auf Hypothese 2 getestet wurden. Es stellte sich heraus, dass die überlebenden Arten zu unterschiedlichen Zeitpunkten ihren Beitrag zur Zunahme der Gesamtproduktion leisteten. Aber in der Population konnten trotzdem Arten bestehen, die keinen Beitrag zur Erhöhung der Gesamtproduktion erbrachten.

Mit dem Modell konnte eine vielfältige Population erzeugt werden, die sich über die Zeit erhält. Das ist bisher der zweite Ansatz (nach [RVWH06]), der mit einem individuen- und prozessbasierten Modell ein solches Ergebnis hervorbringen konnte.

Weitere Schritte sind das Modell auf verschiedene Vegetationszonen anzuwenden. Durch Veränderungen der Beschaffenheit der variablen Klimafaktoren sind verschiedene Klimazonen nachbaubar. In Halbwüsten wirkt die Strahlung für das Wachstum der wenigen Pflanzen nie limitierend, nur Wasser ist hier der Faktor, der Wachstum limitiert. Es können Zusammenhänge zwischen Vielfalt und der Vegetations- und Klimazone erkannt werden. Anhand der überlebenden Arten kann untersucht werden, welche Wachstumsstrategie die Arten verfolgen sollten um in dieser Zone zu überleben.

Nach Einstellung einer Population in einer Vegetationszone können z.B. die Auswirkungen von Klimaveränderungen untersucht werden. Durch die Möglichkeit der Anpassung von Arten oder Einführung neuer Arten können außerdem Wandlungen der Vegetation erforscht werden.

Eine interessante Idee ist, ob sich die Vegetation in einem solchen Modell ihre eigene Umwelt schaffen kann, und sich wie ein abgeschlossenes System über die Zeit selbst reguliert (Daisyworld).

Artenvielfalt ist bisher nicht in globalen Klimasimulationen und Vegetationsmodellen integriert. Derzeitige Modelle berechnen die Transpiration und Produktivität anhand von Schätzungen der Vegetationsdecke. Aber wie die Arbeit zeigt, gibt es Zusammenhänge zwischen Variabilität, Artenvielfalt und Produktivität. Mit Hilfe des entwickelten Modell können diese Zusammenhänge in Klimamodellen bedacht werden. Damit kann untersucht werden, ob und welche Auswirkungen der Verlust von Artenvielfalt auf globaler Ebene hat.

Literaturverzeichnis

- [B⁺99] W. Barthlott et al. Terminological and methodological aspects of the mapping and analysis of global diversity. *Acta Botanica Fennica*, 162:103–110, 1999.
- [B⁺06] Silke Beck et al. *Die Relevanz des Millenium Ecosystem Assessment für Deutschland*. UFZ-Berichte, 2/2006.
- [Con78] J.H. Connell. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:1302–1310, 1978.
- [FC05] A.P. Francis and D.J. Currie. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist*, 161:523–536, 2005.
- [GAD⁺02] M. Ghil, M. R. Allen, M. D. Dettinger, K. Ide, D. Kondrashov, M. E. Mann, A. W. Robertson, A. Saunders, Y. Tian, F. Varadi, and P. Yiou. Advanced spectral methods for climatic time series. *Reviews of Geophysics*, 40:1–25, 2002.
- [GLS99] William Gropp, Ewing Lusk, and Anthony Skjellum. *Using MPI: Portable Parallel Programming with the Message Passing Interface - second Edition*. The MIT Press, 1999.
- [GR05] Volker Grimm and Steven F. Railsback. *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, 2005.
- [Har60] Garrett Hardin. The competitive exclusion principle. *Science*, 131:292–1297, 1960.
- [Hub01] S. P. Hubbell. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, 2001.
- [KB06] Ronen Kadmon and Yuval Benjamini. Effects of productivity and disturbance on species richness: A neutral model. *The American Naturalist*, 167:939–946, 2006.

- [KH00] A. Kleidon and M. Heimann. Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for amazonian deforestation. *Climate Dynamica*, 16:183–199, 2000.
- [KM00] A. Kleidon and H. A. Mooney. A global distribution of biodiversity inferred from climatic constraints: results from a process-based modelling study. *Global Change Biology*, 6:507–523, 2000.
- [Kon01] Michio Kondoh. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268:269 – 271, 2001.
- [Lar94] W. Larcher. *Ökophysiologie der Pflanzen*. Ulmer, 1994.
- [MCG06] Patrick Meir, Peter Cox, and John Grace. The influence of terrestrial ecosystems on climate. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:254–260, 2006.
- [NL96] Larry R. Nyhoff and Sanford Leestma. *Introduction to FORTRAN 90 for Engineers and Scientists*. Pearson US Imports & PHIPES, 1996.
- [NL97] S. Naeem and S.B. Li. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390:507–509, 1997.
- [Pal94] M.W. Palmer. Variation in species richness - towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica*, 29:511–530, 1994.
- [PTVF96] William H. Press, Saul A. Teukolsky, William T. Vetterling, and Brian P. Flannery. *Numerical Recipes in Fortran 90*. Cambridge University Press, 1996.
- [RA93] M. L. Rosenzweig and A. Abramsky. How are diversity and productivity related? In R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors, *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, pages 52–65. University of Chicago, 1993.
- [Ros95] M. L. Rosenzweig. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, 1995.
- [RVWH06] B. Reineking, M. Veste, C. Wissel, and A. Huth. Environmental variability and allocation trade-offs maintain species diversity in a process-based model of succulent plant communities. *Ecological Modelling*, 199:486–504, 2006.

- [Sch03] Bernhard Schmid. Die funktionelle Bedeutung der Artenvielfalt. *Biologie Unserer Zeit*, 33:356–365, 2003.
- [SHH05] Daniel A. Sarr, David E. Hibbs, and Michael A. Huston. A hierarchical perspective of plant diversity. *The Quarterly Review of Biology*, 80:187–212, 2005.
- [SYHK64] K. Shinozaki, K. Yoda, K. Hozumi, and T. Kira. A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory : ii. further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 14(4):133–139, 1964.
- [T⁺04] C.D. Thomas et al. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427:145–148, 2004.
- [T⁺05] Wilfried Thuiller et al. Climatic change threats to plant diversity in europe. *PNAS*, 102:8245–8250, 2005.
- [TD94] Tilman, D. and Downing, J. A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367:363–365, 1994.
- [vH05] A. von Humboldt. Excerpt from the essay on the geography of plants levrault. *Schoell et Cie, Paris*, 1805.
- [W⁺99] R.B. Waide et al. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30:257–300, 1999.
- [WCOS02] R. H. Waring, N. C. Coops, J. L. Ohmann, and D. A. Sarr. Interpreting woody plant richness from seasonal ratios of photosynthesis. *Ecology*, 83:2964–2970, 2002.

Selbständigkeitserklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbständig und ohne Verwendung anderer als der angegebenen Quellen und Hilfsmittel verfasst habe.

Jena, den 11. Februar 2007

(Kristin Bohn)

Danksagung

An erster Stelle möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Schuster bedanken. Er hat es mir ermöglicht meine Diplomarbeit am Max-Planck-Institut für Biogeochemie zu schreiben, mir viel Freiheit bei der Umsetzung gelassen aber auch viele hilfreichen Anregungen gegeben.

Ganz besonders möchte ich mich auch bei Dr. Axel Kleidon bedanken. Er hat mich als seine erste Diplomandin angenommen und mir mit viel Geduld in vielen Gesprächen geholfen. Danke für die Unterstützung und Begleitung während dieser Arbeit!

Lieber Wolfgang, Danke, dass ich Dich so oft neben mir hatte, auch während der langweiligen Vorlesungen. Danke dass ich so oft hingegangen bin! Danke fürs Dasein.

Besonderer Dank gilt meinen Korrekturlesern. Danke an Katja und Stephan, die wohl als einzige die Arbeit in ihrer Gesamtheit kennen. Danke an Björn für die Hilfe bei der Einleitung, an Enno für sein biologisch korrektes Wissen, an Miguel für die Vertretung der „ökologischen Fraktion“ und die Kaffeepausen der „Letzten“ im Institut.

Außerdem möchte ich mich bei Ela bedanken, für die gute Gesellschaft im Diplomanden- Hiwizimmer, versüßt mit Cappuccino oder Croissants an einigen Samstagen.

Liebe Katja, ganz besonders Dir habe ich viel zu verdanken. Du hast mir die Kraft gegeben in vielen Momenten wieder zu mir zu finden und meine kleinen Ausfälle so aufgenommen wie sie eben waren.

Ein großes Dankeschön gilt auch meiner Oma und meinen Eltern, nicht nur für die finanzielle Unterstützung, sondern auch dafür, dass Ihr mich immer mit offenen Armen zu Hause empfangen habt. Danke, dass ihr immer für mich da ward und seid!

DANKE!