

Dissertation 04/2014

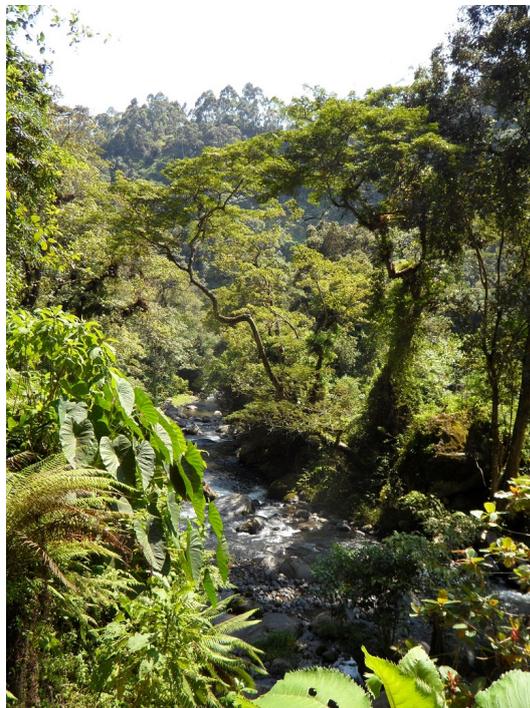
Modellierung der Dynamik afrikanischer Tropenwälder.
Analyse des Einflusses von Störungen auf tropische Wälder mit
Hilfe des Waldmodells FORMIND.

Rico Fischer



MODELLIERUNG DER DYNAMIK AFRIKANISCHER TROPENWÄLDER.

Analyse des Einflusses von Störungen auf tropische
Wälder mit Hilfe des Waldmodells FORMIND.



Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades
Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

Fachbereich Mathematik/Informatik
Universität Osnabrück

vorgelegt von Rico Fischer aus Mittweida

Osnabrück, Oktober 2013

Rico Fischer:

Modellierung der Dynamik afrikanischer Tropenwälder. Analyse des Einflusses von Störungen auf tropische Wälder mit Hilfe des Waldmodells FORMIND.

DISSERTATION

Rico Fischer

Helmholtz Zentrum für Umweltforschung - UFZ Leipzig, Department Ökologische Systemanalyse

Universität Osnabrück, Fachbereich Mathematik/Informatik

Oktober 2013

BETREUER:

Prof. Dr. Andreas Huth (UFZ Leipzig/Universität Osnabrück)

Dr. Karin Johst (UFZ Leipzig)

PROMOTIONSKOMMISSION (20.02.2014 IN OSNABRÜCK):

Prof. Dr. Andreas Huth (1. Gutachter, UFZ Leipzig/Universität Osnabrück)

Prof. Dr. Horst Malchow (2. Gutachter, Universität Osnabrück)

Prof. Dr. Karin Frank (UFZ Leipzig/Universität Osnabrück)

Dr. Jürgen Berlekamp (Universität Osnabrück)

Das Foto auf der Titelseite wurde von Rico Fischer im tropischen Wald am Kilimandscharo aufgenommen (Juli 2011).

*Die Theorie liefert viel,
aber dem Geheimnis des Alten
bringt sie uns kaum näher.
Jedenfalls bin ich überzeugt,
dass der Alte nicht würfelt.*

— Albert Einstein
Brief an Max Born, 4.12.1926

ZUSAMMENFASSUNG

Tropische Wälder spielen eine wichtige Rolle für das Klima und den globalen Kohlenstoffkreislauf, da sie sehr große Mengen an Kohlenstoff speichern. Allerdings sind große Teile der Tropen vom Klimawandel oder auch vom Menschen beeinflusst. Als Konsequenz könnten diese Wälder zur Kohlenstoffquelle werden und damit die globale Erwärmung verschärfen.

Während für temperierte Wälder schon viel über die Prozesse im Wald und den Kohlenstoffaustausch mit der Atmosphäre bekannt ist, ist für die artenreichen und komplexen Wälder in den Tropen das Verständnis immer noch gering. Prozessbasierte Waldmodelle können hier ein vielversprechendes Werkzeug sein. Diese Modelle können die wichtigsten Prozesse wie Baumwachstum, Mortalität und Reproduktion im Wald abbilden, aber auch Konkurrenzprozesse zwischen einzelnen Bäumen. Durch eine Eingruppierung der Baumarten in funktionelle Gruppen können auch sehr artenreichen Wälder simuliert werden. In dieser Studie wird das Waldmodell FORMIND verwendet, welches speziell für artenreiche Wälder entwickelt wurde. Dieses Modell wurde um ein Bodenwassermodell und um ein Feuermodell erweitert, um klimatische Bedingungen und auch Feuerereignisse simulieren zu können.

Es wurde eine Parametrisierung für einen tropischen Wald am Kilimandscharo und auf Madagaskar erstellt. Im Laufe dieser Arbeit wurden diese Parametrisierungen genutzt, um verschiedenste Fragestellungen zu untersuchen, welche sich größtenteils mit den Auswirkungen von Störungen wie Feuer und Trockenheit auf die Walddy-

namik befassen. Es wurde aber auch die Bedeutung der Artengruppierung für Waldmodelle untersucht, speziell für die Schätzung der Waldproduktivität und des Kohlenstoffflusses.

Die Auswertungen haben gezeigt, dass das Modell FORMIND die wesentlichen Waldeigenschaften - wie zum Beispiel oberirdische Biomasse und Blattfläche - sehr gut wiedergeben kann. Dabei hat die Einsortierung von den zahlreichen Baumarten in verschiedene Artengruppe eine zentrale Rolle. Würde man auf eine Unterscheidung der Baumarten verzichten, könnte bei der vorgestellten Feldstudie die Produktivität des Waldes um bis zu 30% unterschätzt werden. Der Grund liegt in den produktiven Pionierarten. Der Anteil der Pionierbäume ist ein wesentlicher Indikator für die Produktivität und auch die Kohlenstoffbilanz im Wald. Simulationsergebnisse haben gezeigt, dass bei einem Anteil von Pionierbäumen größer als 10% der entsprechende Wald mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Kohlenstoffsенke ist. Laut der vorgestellten Modellstudie für das untersuchte Gebiet am Kilimandscharo, können diese Kohlenstoffbestände durch Waldbrände um bis zu 60% reduziert werden. Allerdings erhöht sich die Artenvielfalt nach einem Feuer, da sich nach dem Brand auch feuertolerante Baumarten etablieren können. Auch das Klima kann einen wesentlichen Einfluss auf die Dynamik und die Struktur eines tropischen Waldes haben. In dieser Studie wurden die Folgen von sich langfristig ändernden Niederschlägen untersucht, wie sie zum Beispiel für Madagaskar vorausgesagt werden. Das Ergebnis der vorgelegten Studie zeigt für das Untersuchungsgebiet in Madagaskar, dass der Niederschlag aber um mehr als 30% zurückgehen muss, um signifikante Änderungen in der Struktur und der Dynamik des tropischen Waldes zu erkennen. Wird der Jahresniederschlag zum Beispiel um die Hälfte reduziert, verringern sich die Nettoprimärproduktion und auch die Kohlenstoffbestände im Wald um 20%.

In einer sich ändernden Welt ist FORMIND ein geeignetes Waldmodell zur Simulation von Dynamiken in tropischen Wäldern. Neben den

hier vorgestellten Untersuchungen, hat dieses Modell mehrere weitere mögliche Anwendungen, von der Analyse von Managementstrategien bei der Holznutzung, Veränderungen im Wald durch Erdbeben, bis hin zu Auswirkungen von Klimawandel auf die Walddynamik. Im Gegensatz zu globalen Vegetationsmodellen kann es auf lokaler Ebene die Sukzession eines Waldes sehr gut beschreiben. Dieser Fakt ist bedeutend für die Schätzung der Produktivität und ist essentiell bei der Beantwortung der Frage nach einer Kohlenstoffsенke im Wald.

ÜBERSICHT

1	ZIELSTELLUNG UND AUFBAU DER ARBEIT	1
i	MODELLIERUNG DER DYNAMIK VON TROPISCHEN WÄLDERN.	7
2	DIE BEDEUTSAMKEIT TROPISCHER WÄLDER	9
3	EINFÜHRUNG IN DIE ÖKOLOGISCHE MODELLIERUNG: DAS WALDMODEL FORMIND	19
ii	MODELLIERUNG DER DYNAMIK DES TROPENWALDES AM KILIMANDSCHARO.	47
4	SIMULATION DER DYNAMIK EINES UNGESTÖRTEN TROPISCHEN WALDES AM KILIMANDSCHARO	49
5	DIE BEDEUTUNG DER ARTENGRUPPIERUNG FÜR DIE WALDMODELLIERUNG.	69
iii	UNTERSUCHUNG VON STÖRUNGEN AUF DIE DYNAMIK VON TROPISCHEN WÄLDERN IN AFRIKA.	77
6	BESTIMMUNG DES SUKZESSIONZUSTANDES EINES GESTÖRTEN WALDES ANHAND DER ARTENZUSAMMENSETZUNG ZUR SCHÄTZUNG VON KOHLENSTOFFFLÜSSEN.	79
7	DER EINFLUSS VON WALDBRÄNDEN AUF DEN TROPENWALD AM KILIMANDSCHARO	89
8	AUSWIRKUNGEN VON TROCKENHEIT AUF EINEN TROPISCHEN WALD IN MADAGASKAR	111
iv	ZUSAMMENFASSEND E DISKUSSION DER ERGEBNISSE	129
9	ÜBERSICHT UND AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE ALLER EINZELSTUDIEN	131
v	ANHANG	141
A	ANHANG A	143
B	ANHANG B	151
	ABBILDUNGS- UND TABELLENVERZEICHNIS	157
	ABKÜRZUNGEN	161
	LITERATURVERZEICHNIS	163
	DANKSAGUNG	185
	VERÖFFENTLICHUNGEN	187

INHALTSVERZEICHNIS

1	ZIELSTELLUNG UND AUFBAU DER ARBEIT	1
i	MODELLIERUNG DER DYNAMIK VON TROPISCHEN WÄLDERN.	7
2	DIE BEDEUTSAMKEIT TROPISCHER WÄLDER	9
2.1	Die Wälder der Erde	10
2.2	Regenwälder am Kilimandscharo	13
3	EINFÜHRUNG IN DIE ÖKOLOGISCHE MODELLIERUNG: DAS WALDMODEL FORMIND	19
3.1	Das Waldmodell FORMIND	23
3.2	Die Erweiterungen von FORMIND	30
3.2.1	Der Einfluss von Wassermangel auf das Wachstum der Bäume	30
3.2.2	Das Wasserkreislauf - Modell	32
3.2.3	Das Feuer - Modell ForFire	38
ii	MODELLIERUNG DER DYNAMIK DES TROPENWALDES AM KILIMANDSCHARO.	47
4	SIMULATION DER DYNAMIK EINES UNGESTÖRTEN TROPISCHEN WALDES AM KILIMANDSCHARO	49
4.1	Die Dynamik des tropischen Waldes am Kilimandscharo simuliert mit FORMIND	50
4.2	Diskussion der Simulationsergebnisse	60
4.3	Sensitivitätsanalyse	63
5	DIE BEDEUTUNG DER ARTENGRUPPIERUNG FÜR DIE WALDMODELLIERUNG.	69

iii	UNTERSUCHUNG VON STÖRUNGEN AUF DIE DYNAMIK VON TROPISCHEN WÄLDERN IN AFRIKA.	77
6	BESTIMMUNG DES SUKZESSIONZUSTANDES EINES GESTÖR- TEN WALDES ANHAND DER ARTENZUSAMMENSETZUNG ZUR SCHÄTZUNG VON KOHLENSTOFFFLÜSSEN.	79
7	DER EINFLUSS VON WALDBRÄNDEN AUF DEN TROPEN- WALD AM KILIMANDSCHARO	89
	7.1 Einführung	90
	7.2 Methoden	91
	7.3 Simulationsergebnisse	94
	7.4 Diskussion	101
	7.5 Sensitivitätsanalyse des Feuermoduls	108
8	AUSWIRKUNGEN VON TROCKENHEIT AUF EINEN TROPISCHEN WALD IN MADAGASKAR	111
	8.1 Das Untersuchungsgebiet	114
	8.2 Aufbau der Simulations-Studie	116
	8.3 Ergebnisse der Simulationen verschiedenster Niederschlags- szenarien	117
	8.4 Diskussion der Simulationsergebnisse	123
iv	ZUSAMMENFASSENDER DISKUSSION DER ERGEBNISSE	129
9	ÜBERSICHT UND AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE ALLER EINZELSTUDIEN	131
v	ANHANG	141
A	ANHANG A	143
	A.1 Anhang - Artenliste Untersuchungsgebiet Kilimandscha- ro	144
	A.2 Anhang - Parameter Liste Formind	145
B	ANHANG B	151
	B.1 Anhang - Quellcode	152
	ABBILDUNGS- UND TABELLENVERZEICHNIS	157
	ABKÜRZUNGEN	161
	LITERATURVERZEICHNIS	163

INHALTSVERZEICHNIS

DANKSAGUNG	185
VERÖFFENTLICHUNGEN	187

ZIELSTELLUNG UND AUFBAU DER ARBEIT

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Modellierung der Dynamik von tropischen Wäldern und untersucht die Auswirkungen von verschiedensten Störungen auf diese Wälder, wie zum Beispiel Waldbrände. Eine Übersicht über die Funktion von Wäldern und die globale Bedeutung der tropischen Wälder wird in Kapitel 2 gegeben. Das für diese Studie genutzte Vegetationsmodell FORMIND wird in Kapitel 3 eingeführt. Dazu gehören auch alle nötigen Erweiterungen dieses Modells, unter anderem das Feuermodell FORFIRE .

Das Waldmodell wurde für einen tropischen Wald am Kilimandscharo und für einen Wald auf Madagaskar parametrisiert. Mit Hilfe des Modells wurden folgende fünf Fragestellungen in den entsprechenden Kapiteln untersucht.

1. Kann man ein prozessbasiertes Waldmodell zur Beschreibung der Dynamik eines ungestörten tropischen Waldes am Kilimandscharo nutzen und damit auch die Kohlenstoffbilanz abschätzen?

Die Dynamik eines artenreichen tropischen Waldes ist sehr vielschichtig und komplex. Mit dem prozessbasierten Waldmodell FORMIND soll die Struktur und Dynamik für einen typischen tropischen Wald am Kilimandscharo beschrieben werden. Für das Untersuchungsgebiet wurde mit Hilfe von Waldinventuren und Literaturrecherche eine Parametrisierung erstellt. Dabei sollten einige Parameter mehr Beachtung und Aufwand erfahren, welches durch eine Sensitivitätsanalyse des Modells gezeigt wurde. Anschließend wurden Waldeigenschaften wie Biomasse, Produktivität und Kohlenstofffluss untersucht. Abgerundet wird dieses Kapitel mit einer Auswertung der Ergebnisse und dem Vergleich mit anderen Studien.

→ Kapitel 4

2. Um die Parametrisierung eines Waldmodells zu vereinfachen, könnte man auf eine Unterscheidung der Baumarten verzichten. Hat diese Vereinfachung Folgen für die Abschätzung der Waldproduktivität und der Kohlenstoffbilanz?

Um die hohe Anzahl an Baumarten in einem tropischen Wald in einem Waldmodell modellieren zu können, werden die Arten in Gruppen mit möglichst gleichen Eigenschaften eingeordnet. Dabei gruppiert man die Arten je nach Wuchseigenschaften oder Schattentoleranz. Es können eine Vielzahl von Artengruppen entstehen, die alle einzeln parametrisiert werden müssen. Eine weniger aufwendige Alternative wäre, vollständig auf die Unterscheidung der Baumarten zu verzichten und nur noch eine durchschnittliche Baumart zu betrachten - wie es oft auch bei globalen Vegetationsmodellen vorkommt. Um die Frage der Bedeutsamkeit der Artengruppierung bei Vegetationsmodellen zu beantworten, wurden tropische Wälder mit verschiedenen Artengruppierungen simuliert und miteinander verglichen. Dabei zeigten sich interessante Schlußfolgerungen auf, welche durchaus Auswirkungen auf die Ergebnisse globaler Vegetationsmodelle haben könnten.

→ Kapitel 5

3. Kann man alleine durch das Wissen der Artenzusammensetzung in einem gestörten tropischen Wald die lebende Biomasse, Produktivität und Kohlenstoffbilanz abschätzen?

Die Dynamik eines Waldes wird hauptsächlich durch das Umfallen von Bäumen und die damit verbundene Lückenbildung bestimmt. Allerdings können auch Störungen wie Abholzung oder Feuer die Sukzession in einem Wald verändern. Nachdem simuliert wurde, wie die Sukzession in einem ungestörten Waldstück abläuft, wird jetzt die Sukzession in zwei gestörten Untersuchungsflächen am Kiliman-

dscharo untersucht. Es wird die Frage beantwortet, ob mit Hilfe der gemessenen Artenzusammensetzung im Untersuchungsgebiet die zeitliche Dauer seit einer Störung bestimmt werden kann, welche als Näherung für das Alter dieses Waldstückes dient. Durch das Wissen des Sukzessionszustandes eines gestörten Waldes könnte man die Produktivität aber auch die Kohlenstoffbilanz für diesen Wald abschätzen. Es wird weiterhin untersucht, ob es ausreicht nicht die komplette Artenzusammensetzung zu wissen, sondern nur den Anteil der Pionierarten.

→ Kapitel 6

4. Welche Folgen haben Waldbrände auf den tropischen Wald am Kilimandscharo?

Waldbrände sind ein einflussreicher ökologischer Faktor in den Wäldern am Kilimandscharo. Ein Feuer kann dabei Einfluss auf die Artenzusammensetzung des Waldes, die lebende Biomasse und den Kohlenstoffkreislauf haben. Für die Analyse der Auswirkungen von Feuerereignissen auf die Struktur und Dynamik von tropischen Wäldern am Kilimandscharo wurde das Waldmodell FORMIND um das Feuermodell FORFIRE erweitert. Es wurde untersucht, wie stark der Einfluss von Waldbränden auf die oberirdische Biomasse, die Produktivität und die Kohlenstoffbilanz des tropischen Waldes am Kilimandscharo ist und wie lange die Regeneration des Waldes nach einem Feuer dauert. Auch die Änderung der Artenzusammensetzung nach einem Feuer wurde untersucht. Es gibt Theorien, die besagen, dass Störungen eines Ökosystems durchaus positive Folgen für die Artenvielfalt haben können.

→ Kapitel 7

5. Wie stark sind die Auswirkungen von reduziertem Niederschlag auf tropische Regenwälder in Madagaskar?

Dass der Klimawandel Auswirkungen auf den tropischen Wald haben wird, ist so gut wie sicher. Allerdings sind konkrete Aussagen schwer zu treffen, weil entsprechende Langzeitbeobachtungen und -experimente sehr selten sind. Vegetationsmodelle sind eine gute Alternative um den Einfluss von Klimawandel auf Wälder zu verstehen. Konkret werden hier die Auswirkungen von reduziertem Niederschlag auf einen tropischen Wald auf Madagaskar untersucht. Dazu wurden verschiedene Niederschlagsszenarien mit dem Waldmodell FORMIX3 realisiert und dabei die Änderungen in Biomasse, Produktivität und der Kohlenstoffbilanz untersucht. Diese Studie ist ein gutes Beispiel, wie man mit prozess-basierten Waldmodellen ausgewählte Aspekte des Klimawandels in ihren Auswirkungen untersuchen kann.

→ Kapitel 8

In Kapitel 9 findet man eine zusammenfassende Diskussion aller Ergebnisse dieser Arbeit.

Teil I

MODELLIERUNG DER DYNAMIK VON TROPISCHEN WÄLDERN.

Die tropischen Wälder dieser Erde haben eine einzigartige Vielfalt an verschiedensten Arten. Die Fähigkeit zur Bindung von großen Mengen an Kohlenstoff ist von entscheidender Bedeutung für das globale Klima. Durch Abholzung aber auch durch sich änderndes Klima sind diese Wälder gefährdet. Um die Prozesse in einem Tropenwald besser zu verstehen, spielen Waldmodelle eine wichtige Rolle. In diesem Teil I der Arbeit wird die Bedeutung von tropischen Wäldern gezeigt (Kapitel 2) und es gibt eine Einführung in die ökologische Waldmodellierung (Kapitel 3). Insbesondere wird das für diese Arbeit verwendete Waldmodell FORMIND vorgestellt.

2

DIE BEDEUTSAMKEIT TROPISCHER WÄLDER

2.1 DIE WÄLDER DER ERDE

Die derzeitige Gesamtfläche an Wäldern auf der Erde ist etwa 4 Milliarden Hektar, was 31% der Landoberfläche entspricht (FAO, 2010, Abbildung 2.1). Die Länder mit der meisten Waldfläche sind Russland, Brasilien, Kanada, USA und China. In diesen 5 Ländern kommt die Hälfte der weltweiten Waldfläche vor (FAO, 2010).

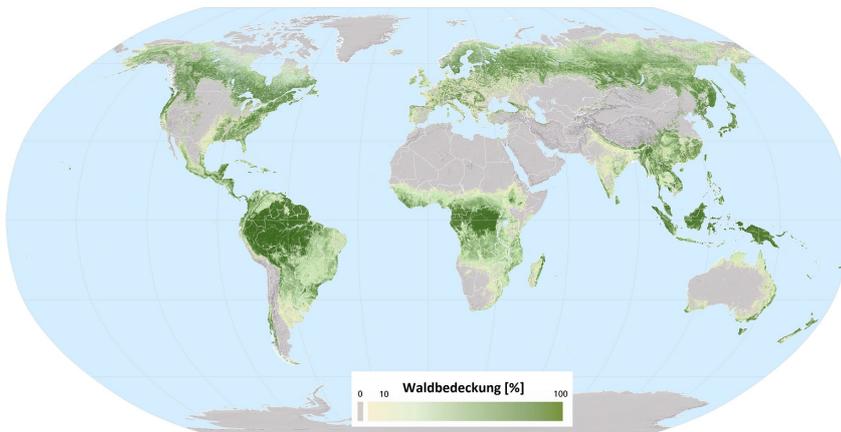


Abbildung 2.1: Weltweite Waldbedeckung (FAO, 2010).

Je nach Klimagebiet unterscheidet man zwischen verschiedensten Waldtypen (Abbildung 2.2). Etwa 17% der Gesamtwaldfläche der Erde bedecken die temperierten Wälder (Hansen et al., 2010). Diese Waldform wird von den sommergrünen Laubmischwäldern bestimmt. Einen Anteil von 27% haben die borealen Wälder. Diese Wälder sind der nördlichste Waldtypus der Erde. Den mit 57% größten Anteil machen die tropischen Wälder aus. Sie sind eines der artenreichsten Ökosysteme unserer Erde (Whitmore, 1998). Über die Hälfte aller Pflanzen- und Tierarten leben in diesen Wäldern, obwohl sie nur 7% der Erde bedecken. Die größten tropischen Waldgebiete befinden sich hauptsächlich in Südamerika (Amazonas, atlantischer Regenwald), in Afrika (Kongobecken, Madagaskar) und in Südostasien.

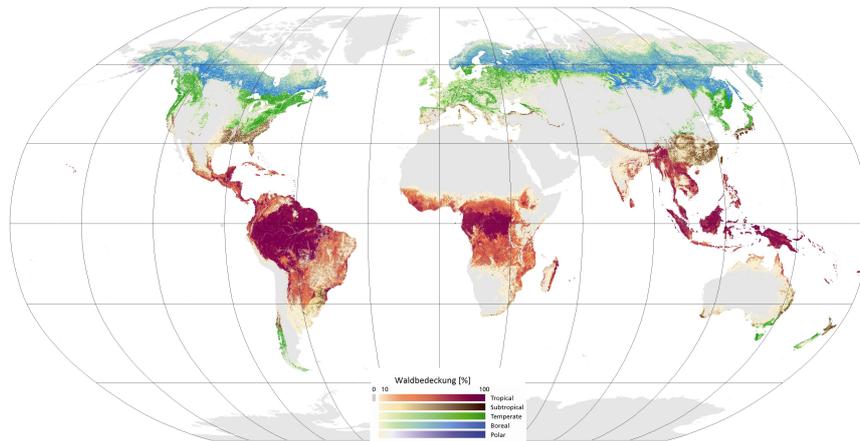


Abbildung 2.2: Weltweite Waldbedeckung nach Klimagebiet (FAO, 2010).

Eine der wichtigsten Funktionen von Wäldern ist die Speicherung von Kohlenstoff. Dies führt zu einer Abnahme der Konzentration von CO₂ in der Atmosphäre und schwächt den Trend der globalen Erwärmung ab (Bonan, 2008). Alleine in der Biomasse der Wälder werden 289 Gt Kohlenstoff gespeichert (FAO, 2010). Die größten Vorkommen an Biomasse findet man in Südamerika und Afrika (Abbildung 2.3). Durch die Zunahme von CO₂ in der Atmosphäre (Pachauri and Reisinger, 2008; Solomon, 2007) gewinnt die Kohlenstofffixierung der Wälder immer mehr an Bedeutung. Es ist wichtig zu wissen, wie Wälder auf Klimawandel und äußere Störungen reagieren, um abschätzen zu können, wie diese Wälder sich entwickeln werden und ob sie weiterhin ihre Funktion als Kohlenstoffsенke behalten.

Das Ökosystem Wald reagiert durchaus sensitiv auf Umweltänderungen und Störungen - besonders im Angesicht des zu erwartenden globalen Klimawandels, aber auch dem Landnutzungswandel (Sala et al., 2000). Die Temperatur wird nach den Prognosen bis zum Ende des Jahrhunderts um 0,9 - 6,4 Grad wärmer sein als heute (Pachauri and Reisinger, 2008). Hitzewellen und Sturzregen werden häufiger auftreten - das Risiko eines Waldbrandes erhöht sich enorm. Außerdem sind die Folgen der Entwaldung und Walddegradierung schwer abzuschätzen. Speziell tropische Wälder sind dieser Gefahr ausgesetzt,

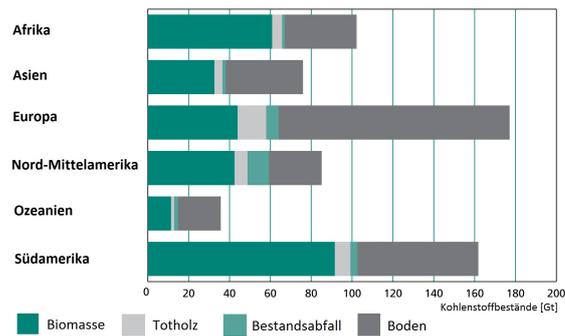


Abbildung 2.3: Der Wald als Kohlenstoffspeicher. Dargestellt sind die Kohlenstoffbestände in den Wäldern der einzelnen Kontinente. Die Bestände sind aufgeteilt nach lebender Biomasse, Totholz, Waldstreu und Boden (FAO, 2006).

wobei die Toleranz gegenüber solchen Eingriffen noch nicht zufriedenstellend erforscht wurde.

Die Entwaldungsrate geht langsam zurück, ist aber immer noch alarmierend hoch. Im letzten Jahrzehnt wurden 13 Millionen Hektar Wald pro Jahr zerstört oder umgewandelt in Ackerland - in den Neunziger Jahren waren es noch jährlich 16 Millionen Hektar (FAO, 2010). Während die Waldfläche in Europa und Asien zunimmt, hat man in den von Tropenwald dominierten Kontinenten Südamerika und Afrika Verluste von bis zu 5 Mio Hektar Waldfläche pro Jahr (Abbildung 2.4). Sowohl Indonesien als auch Brasilien - welche in den Neunzigern die größten Verluste an Waldfläche hatten - konnten ihre Verlustraten signifikant verringern. In Australien allerdings haben sich die Verluste seit 2000 verschlimmert, hauptsächlich durch Trockenheiten und Waldbrände (FAO, 2010; Hansen et al., 2010).

Vor allem der tropische Wald wurde in vielen Gebieten schon zerstört (FAO, 2010; Wright, 2010). Als Ursachen für die Abforstung der Tropen werden die Bevölkerungsexplosion, die damit einhergehende Armut und die resultierende Umweltzerstörung genannt (Agarwal et al., 2005). Viele Waldflächen werden in Ackerflächen umgewandelt, entweder durch Abholzung oder Brandrodung. Da tropische Böden sehr

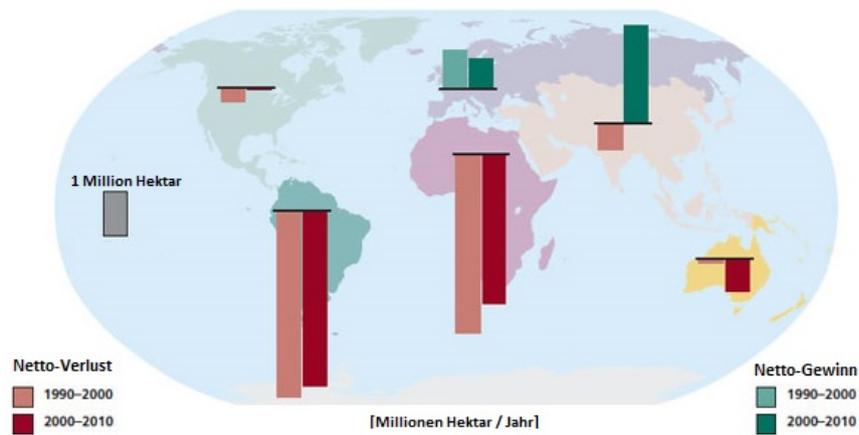


Abbildung 2.4: Änderung der Waldfläche für die Kontinente der Erde im Vergleich: Änderung von 1990 bis 2000 und von 2000 bis 2010 (FAO, 2010).

nährstoffarm sind, können sie nicht lange bewirtschaftet werden. Es werden somit immer weitere Flächen gerodet. Die zurückgelassenen Flächen sind meist in solch einem Maß zerstört, dass kein neuer Wald nachwachsen kann. Zum Beispiel wird für das größte Regenwaldgebiet der Erde - der Amazonas - befürchtet, dass durch die Waldzerstörung irgendwann das regionale Klima zusammenbricht (Cox et al., 2004; Huntingford et al., 2008). Dadurch entstehen Trockenheiten und weitere Waldbrände in diesem Gebiet, welche die Zerstörung weiter vorantreiben würden. In 15 Jahren könnte mehr als die Hälfte des tropischen Waldes im Amazonas zerstört oder stark beschädigt sein (Hirschberger, 2012). Dies hat auch einen starken Einfluss auf die Artenvielfalt in den Tropen, welche größtenteils durch Landnutzungswandel und Klimawandel negativ beeinflusst wird (Sala et al., 2000).

2.2 REGENWÄLDER AM KILIMANDSCHARO

Afrikanische Regenwälder sind nicht so artenreich wie amerikanische oder asiatische Regenwälder. Nur etwa 20% der bekannten tropischen

Pflanzenfamilien sind in Afrika zu finden (Primack and Corlett, 2011). Allerdings ist der Anteil von endemischen Arten (Arten, die nur in einer bestimmten Umgebung vorkommen) in Afrika sehr hoch (Fairman et al., 2011). Zum Beispiel sind auf der Insel Madagaskar 80 - 90% aller Tier- und Pflanzenarten endemisch (Armstrong et al., 2011). Begründet wird dieser hohe Grad an Endemismus durch die frühzeitige Fragmentierung der tropischen Wälder in Afrika. Diese Isolierung, wie man sie auch von den Galapagosinseln kennt, findet man auch in den tansanischen Bergregionen des Kilimandscharos und der Eastern Arc Mountains.

Der Kilimandscharo ist ein Stratovulkan in Tanzania, 300km südlich des Äquators. Er besteht aus drei Gipfeln (Kibo, Shira und Mawenzi), wobei der Kibo mit seinen 5.896 Metern diesen Berg zu dem höchsten Berg Afrikas macht. Außerdem ist er weltweit der höchste alleinstehende Berg.

Die hohe Artenvielfalt am Kilimandscharo wird durch die weltweit einzigartige Vielfalt an Vegetationszonen (Abbildung 2.5 und 2.6) und klimatischen Bedingungen erreicht. Durch die Höhenstufen reichen die Ökosysteme von Savanne (700-1.100 m), unterer Bergwald (1.100 - 1.800 m), Campher-Wald (1.800 - 2.800 m), Podocarpus-Wald (2.800 - 3.200 m), Erica-Wald (3.200 - 4.000 m) bis hin zur alpinen Vegetation (4.000 - 4.600 m). Auch der jährliche Niederschlag weist eine hohe Variabilität auf: von 900 mm in den Bergausläufern, bis zu 3.000 mm im Waldgürtel und nur 200 mm in der alpinen Zone (Hemp, 2002, 2005, 2006c, 2009). Aber auch innerhalb eines Jahres kommt es zu Schwankungen in der Regenmenge: von März bis Mai gibt es die große Regenzeit und von Oktober bis November die kleine Regenzeit (Fairman et al., 2011).

Die immer noch extensive Landnutzung am Kilimandscharo hat die Ausbreitung der natürlichen Vegetationszonen stark verringert. Viele Flächen mit ursprünglicher Savannenvegetation sind heutzutage Maisfelder. Ihre ursprüngliche Vegetation findet man heute nur noch



Savanne (700 - 1.100 m)



tropischer Wald (1.100 - 1.800 m)



Kampfer Wald (1.800 - 2.800 m)



Podocarpus Wald (2.800 - 3.200 m)



Erika Wald (3.200 - 4.000 m)



alpine Vegetation (4.000 - 4.600 m)

Abbildung 2.5: Die Vegetationszonen am Kilimandscharo. Bilder wurden der Homepage des KiLi-Projektes entnommen (siehe [KiLi-Projekt](#)).

in Fragmenten um den Lake Chala. Der submontane tropische Wald wird in seiner Ausdehnung immer weiter zurückgezwängt. Diese fruchtbare Zone ist dicht besiedelt. Heute dominieren in diesen Gebieten Agroforstsysteme (Chagga Homegardens), Kaffeeplantagen und Grassländer. Auch die natürlichen Vegetationsformen oberhalb einer Höhe von 1.800 m sind stark verändert, vor allem durch Abholzung und Brandrodung.

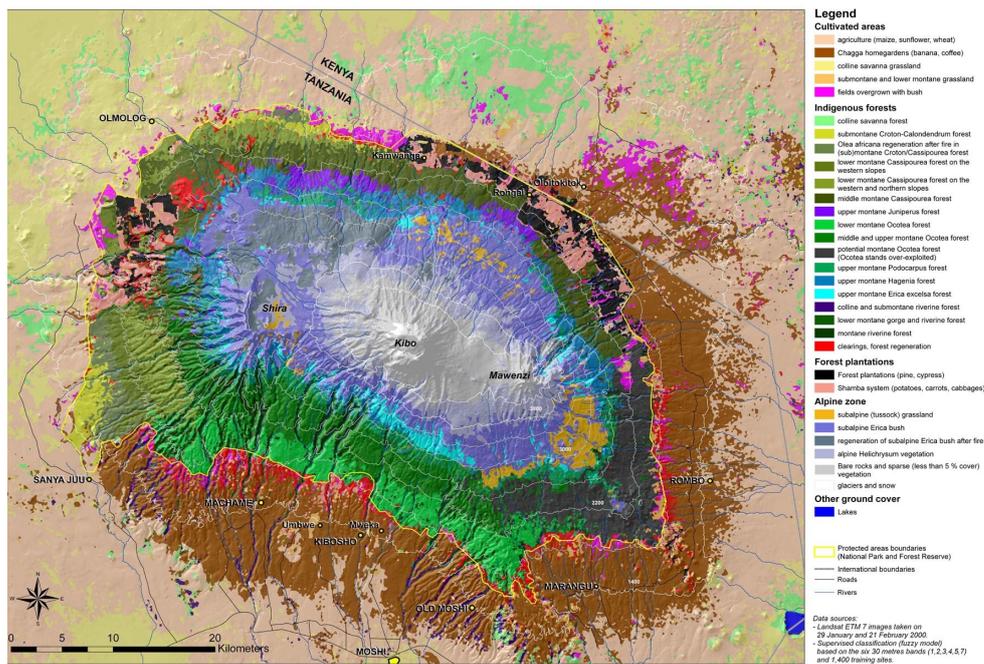


Abbildung 2.6: Vegetationskarte des Kilimandscharo (aus Hemp, 2006a).

Ein wichtiger ökologischer Faktor in dem Gebiet am Kilimandscharo sind Feuer (Hemp, 2005; Axmacher et al., 2006). Durch das Klima beeinflusst, treten sie in der trockenen Savanne und in den höheren Bergregionen jährlich auf, im mittleren Bereich des Kilimandscharos eher seltener (Hemp, 2006c). Das Feuerrisiko wird durch klimatische Änderungen (steigende Temperaturen, sinkende Niederschläge) und die wachsende Bevölkerung erheblich erhöht. Untersuchungen haben gezeigt, dass während der letzten 100 Jahre der Einfluss von Feuer auf die Vegetation immer größer geworden ist. Heutzutage sind die Feuer meist anthropogen ausgelöst. Ungefähr 15% der Wälder am Kilimandscharo sind durch Feuer seit 1976 zerstört wurden. Die obere Waldgrenze ging dadurch bisher schon um 800 m zurück (Hemp, 2006c). Vor allem die Zerstörung des Nebelwaldes kann schwerwiegende Folgen haben. Die Störung dieses Nebelwaldes durch Feuer könnte erstaunlicherweise auch Folgen für die Wasserversorgung von Ackerflächen in den Tiefländern haben - die Grundlage für die Existenz vieler Bewohner dieser Region (Alrutz, 2013). Obwohl einige wenige Untersuchungen über die Auswirkungen von Feuer auf das Öko-

system Wald am Kilimandscharo erstellt wurden, beruhen alle bisherigen Auswertungen auf empirischen Messungen, die sich nur auf lokale Flächen beschränken und einen kleinen zeitlichen Horizont besitzen (Hemp, 2005, 2006c). Ein Ziel dieser Arbeit wird es sein, auch hypothetische Szenarien zu untersuchen. Für diese Untersuchungen wird ein Waldmodell genutzt. Damit kann wie in den empirischen Studien der Einfluss von Störungen auf die Artenzusammensetzung untersucht werden, aber auch der Einfluss auf die Walddynamik und den Kohlenstofffluss.

Die Studien zum Kilimandscharo erfolgten im Rahmen des von der DFG finanzierten KiLi-Projektes (KiLi-Projekt, DFG-Research Unit 1246 (KiLi). "*Kilimanjaro ecosystems under global change: Linking biodiversity, biotic interactions and biogeochemical ecosystem processes*"). Dieses Projekt hat am Südhang des Kilimandscharo insgesamt 60 Untersuchungsflächen etabliert auf einer Größe von 2.500 m² (Abbildung 2.7). Diese Flächen decken einen Höhengradienten von 900 bis zu 4.600 Meter ab. Untersucht werden dabei die zwölf dominierenden Landbedeckungen am Kilimandscharo. Die Untersuchungsflächen sollen jeweils repräsentativ für die jeweilige Vegetationsform für verschiedenste Teilprojekte erforscht werden. Für unsere Studie wurde der Bergregenschwald in niedriger Lage (FLM, forest lower montane) untersucht. Er enthält die größten Mengen an Biomasse in dieser Region. Es gibt für diesen Waldtyp insgesamt 5 Untersuchungsflächen, die sich größtenteils im Störungsgrad unterscheiden. Grundlage für die folgenden Auswertungen ist die Untersuchungsfläche FLM₃, welche größtenteils ungestört ist. Diese Fläche liegt auf einer Höhe von 1.560 Metern (Koordinaten LON 37,42 und LAT -3,26). Für die spätere Analyse des Störungseinflusses wurden auch noch die Gebiete FLM₁ (stark gestört durch Feuer und Abholzung) und FLM₆ (wenig gestört durch Abholzung) untersucht. Die Untersuchungsflächen, die für die Analysen herangezogen worden, haben eine Größe von 0,25 bis 1,0 Hektar.

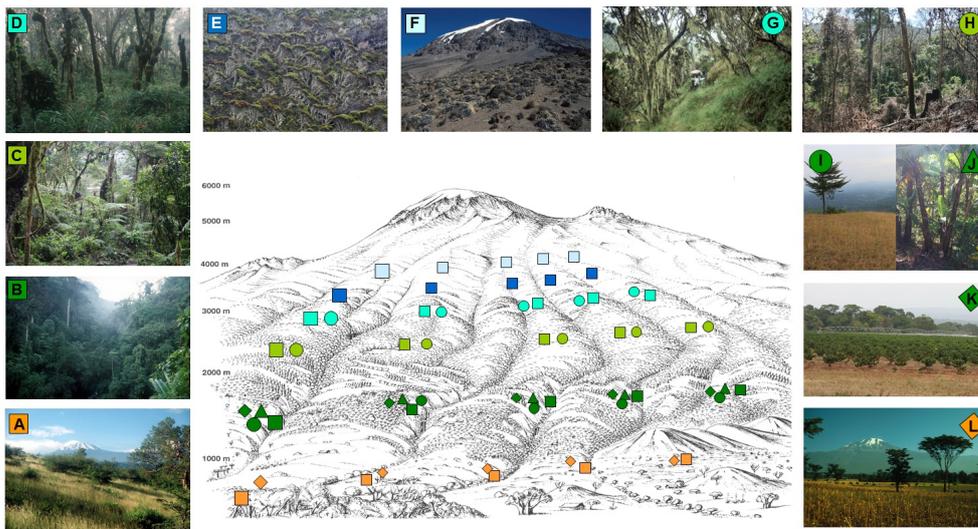


Abbildung 2.7: Design des KiLi Projektes. Insgesamt wurden Daten in 12 Ökosystemen gesammelt, davon sind 6 natürlich (Quadrate A-F) und 6 gestört (andere Symbole, G-L). Die 12 größeren Symbole entsprechen den Hauptuntersuchungsflächen, auf denen mehrere Experimente und Messungen durchgeführt wurden. Es wurden für jedes der 12 Ökosysteme jeweils 5 Untersuchungsflächen etabliert.

A: Savanne **B:** unterer Bergregenwald **C:** Kampfer Wald **D:** Podocarpus Wald **E:** Erika Wald **F:** alpine Strohblumen **G:** gestörter Erika Wald in niedrigeren Höhensufen **H:** abgeholzter Kampfer Wald **I:** Weide und Grasland **J:** Baumgartenkulturen der Chagga **K:** Kaffeeplantagen **L:** Maisfelder (Quelle: [KiLi-Projekt](#)).

3

EINFÜHRUNG IN DIE ÖKOLOGISCHE MODELLIERUNG: DAS WALDMODEL FORMIND

Das Ökosystem Wald ist ein sich sehr langsam entwickelndes System. Ein Wald muss teilweise mehrere hundert Jahre wachsen, bevor er einen ausgewachsenen Zustand erreicht. Er reagiert auch sehr langsam auf die Auswirkung von Einflüssen. Man müsste also einen Wald mehrere hundert Jahre beobachten, um die Dynamiken vollständig zu verstehen.

Die Menge der untersuchten Waldfläche nimmt stetig zu. Vor allem in Europa und Nordamerika untersuchen zahlreiche Forschungsprojekte die Dynamik von Wäldern und die Auswirkungen von Klimawandel auf die ökologischen Funktionen der Wälder. Diese temperierten Wälder zeichnen sich durch das Vorhandensein von nur wenigen Arten aus. Zum Beispiel findet man in Deutschland in natürlichen Wäldern die Buche, auf sandigen Böden die Kiefer und meist angepflanzt die Fichte (State of Europe's Forest 2011). In den artenreichen tropischen Wäldern nimmt der Forschungsstand stetig zu, der Bedarf an Untersuchungen ist aber immer noch sehr hoch (zum Beispiel Malhi and Wright, 2004). Dabei gibt es Gebiete, die schon sehr gut untersucht wurden (zum Beispiel Regenwälder im Amazonas Cox et al., 2004; Grant et al., 2009; Houghton et al., 2001; Huntingford et al., 2008; Lewis et al., 2011; Malhi et al., 2008; Phillips et al., 2009). Die erstellten Untersuchungen und Waldinventuren sind aber mit zwei Problemen verbunden. Erstens handelt es sich fast immer um die Aufnahme eines Momentanzustandes. Rückschlüsse auf die Entwicklung des Waldes bis zu diesem Zustand sind nur bedingt möglich. Zweitens sind die Waldinventuren auf einer begrenzten Fläche erstellt wurden. Aussagen über eine größere Fläche sind somit fast nicht möglich.

Aus diesen Gründen nutzt man vereinfachende Modelle, die in der Lage sind, lokale und statische Messungen sowohl in Raum als auch in Zeit zu extrapolieren. Generell versucht ein mathematisches Modell die komplexe Realität durch Abstraktionen verständlich und anschaulich darzustellen. Es stellt eine dem jeweiligen Problem angepasste mathematische Formulierung bereit.

In der Ökologie gibt es verschiedenste Ansätze zur Modellierung eines Waldes. Man unterscheidet beim Detaillierungsgrad zwischen Bestandesmodellen und Einzelbaummodellen (Shugart, 2003). Bestandesmodellen beschreiben den gesamten Wald aggregiert auf einzelne Variablen wie Biomasse oder Anzahl an Bäumen. Der ganze Wald wird in sich nicht mehr differenziert. Ein Vertreter dieser Sorte ist das Waldmodell von Jeltsch and Wissel, welches basierend auf einem zellulären Automaten die räumliche Struktur in Wäldern untersucht und angibt, unter welchen Bedingungen es zu räumlichen Absterbemustern kommen kann, wie es zum Beispiel auf Hawaii beobachtet wurde (Jeltsch and Wissel, 1994; Huth, 1999). Hingegen bei Einzelbaummodellen wird auf Basis jedes individuellen Baumes simuliert (individuen-basiert) und anschließend daraus das Wachstum des Waldes berechnet (Huth, 1999). Zum Beispiel ist das Modell TREEDYN ein prozessorientiertes Einzelbaummodell, bei dem das Wachstum eines einzelnen Baumes durch ökophysiologische Annahmen beschrieben wird (Bossel, 1996).

Waldmodelle unterscheiden sich aber auch noch nach weiteren Kriterien (Huth, 1999; Shugart and West, 1980). Ein wichtiges Kriterium ist die im Modell berücksichtigte Artenvielfalt. Es gibt Modelle, die simulieren nur gleichartige Bäume, wie es zum Beispiel bei Plantagen vorkommt ("monospecific", zum Beispiel Ertragstafeln Pretzsch, 1992). Andere Modellversionen bilden die Artenvielfalt größtenteils mit ab ("mixed stands", zum Beispiel das Waldmodell von Jeltsch and Wissel). Ein zweites Kriterium ist die Alterstruktur der simulierten Bäume. In einigen Modellen haben alle Bäume das gleiche Alter ("even-aged", zum Beispiel TREEDYN von Bossel) oder man differenziert innerhalb der Altersstruktur ("mixed-aged", zum Beispiel das Waldmodell von Jeltsch and Wissel). Ein letztes Kriterium ist die genaue Betrachtung des Standortes eines Baumes ("spatial", zum Beispiel das Waldmodell SORTIE von Pacala et al., 1996). Viele Waldmodelle verzichten bei der Modellierung auf die exakte Position eines Baumes ("non-spatial", zum Beispiel das Einzelbaummodell von So-

lomon, 1974). Im Grunde gibt die Problemstellung den Typ des Waldmodelles vor, da je nach Modellierungsansatz verschiedenste Prozesse untersucht werden können. Zum Beispiel ist für die Untersuchung der räumlichen Konkurrenz zwischen den Bäumen ein räumliches Einzelbaummodell empfehlenswert.

Eines der weitverbreitetsten Waldmodelltypen ist das Gap-Waldmodell (Bugmann et al., 1997; Bugmann, 2001; Shugart, 1998, 2003). Diese Modelle simulieren die Entwicklung der Waldstruktur und Zusammensetzung indem sie die Prozesse Wachstum, Sterblichkeit, Regeneration und Konkurrenz auf der Ebene jedes einzelnen Baumes betrachten. Durch das Umfallen eines Baumes entstehen Lücken im Wald (englisch Gap), welche zuerst von lichtliebenden Pionier-Baumarten besiedelt werden. Nach einem bestimmten Zeitraum dominieren dann hochwachsende schattentolerante Arten in dieser Lücke (Abbildung 3.1). Stirbt so ein großer Baum und fällt um, entsteht eine neue Lücke im Wald und die Sukzession beginnt von vorn. Ein wichtiger Vertreter der Gap-Waldmodelle sind die Modelle ForClim (Bugmann et al., 1997; Bugmann, 2001) und FORMIND (Köhler and Huth, 2004).



Abbildung 3.1: Sukzession in einem Gap-Modell. Die Lücke eines Waldes wird zuerst von Pionier-Arten besiedelt. Am Ende der Sukzession wird die Lücke von großen Klimax-Arten dominiert.

Im folgenden Abschnitt wird das Waldmodell FORMIND vorgestellt, welches für die Analysen dieser Arbeit genutzt wurde. Es beginnt mit einer Beschreibung des Waldmodells mit all seinen Prozessen in Kapitel 3.1. Die Erweiterungen des Modells wie das Wasserkreislaufmodul und das Feuermodule folgen im Kapitel 3.2.

3.1 DAS WALDMODELL FORMIND

In diesem Abschnitt wird ein Modell zur Beschreibung der Dynamik artenreicher tropischer Wälder vorgestellt. In der Literatur gibt es zahlreiche Waldmodelle, der mit am weitesten verbreitete Modelltyp bilden die Gap-Waldmodelle (siehe Abbildung 3.1). Wie der Name schon zeigt, berücksichtigen diese Modelle auch die Lückenbildung im Wald durch umfallende Bäume (gap = Lücke). Ein Vertreter dieser Gap-Waldmodelle ist das hier vorgestellte Modell FORMIND .

FORMIND ist ein individuen-basiertes Gap-Waldmodell (Köhler and Huth, 2004; Gutierrez and Huth, 2012; Dislich et al., 2009; Rüger et al., 2007), welches eine komplexe Alterstruktur der Baumpopulation abbilden kann. Durch die Einsortierung von Baumarten in Gruppen, kann dieses räumliche Modell auch die Dynamik von artenreichen Wäldern wiedergeben, was besonders für tropische Wälder ein entscheidender Vorteil ist.

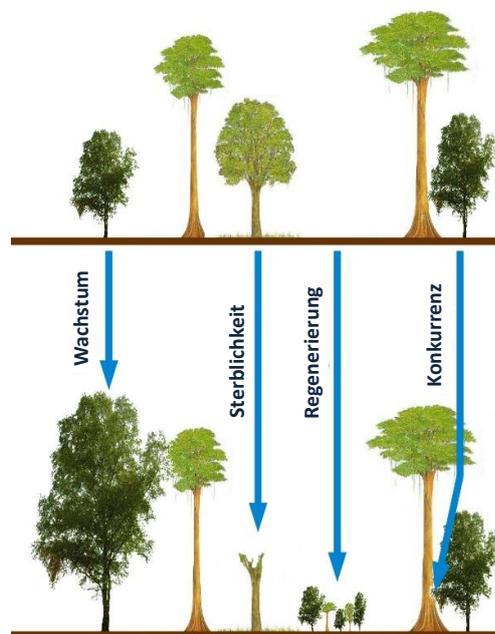


Abbildung 3.2: Die Prozesse des Waldmodells FORMIND . (Grafik aus Fischer (2010))

In diesem Modell werden vier Hauptprozesse betrachtet: (1) Wachstum eines Baumes, (2) Absterben von Bäumen, (3) Etablieren von neuen Bäumen und (4) die Konkurrenz der Bäume um Licht und Raum (Abbildung 3.2).

Baumwachstum

Bei diesem Modell wird das Wachstum aller Bäume an Hand einer Biomassenbilanz dynamisch simuliert. Es wird somit für jeden Baum in jedem Zeitschritt die Änderung seiner oberirdischen Biomasse (B in $[t_{\text{odm}}]$) berechnet. Diese Änderung ergibt sich aus Zuwachs von Biomasse durch die Photosynthese und Verlust durch die Respiration des Baumes. Die zentrale Biomassenwachstumsgleichung eines Einzelbaumes berechnet somit die Differenz aus Bruttoprimärproduktion (P_B in $[t_{\text{odm}}/\text{yr}]$) und Respiration, wobei die Respiration in Wachstumsrespiration und Erhaltungsrespiration aufgeteilt wird (Dislich et al., 2009):

$$\frac{dB}{dt} = (P_B - r_m \cdot B) \cdot (1 - r_g), \quad (3.1)$$

wobei r_g ein Faktor für die Wachstumsrespiration ist (Ryan, 1991) und r_m ein Faktor für die Erhaltungsrespiration (Dislich et al., 2009).

Die Bruttoprimärproduktion wird mit einem einfachen Ansatz berechnet, welches die Photosynthese eines Einzelblattes unter Verwendung einer Michaelis-Menten Funktion abschätzt (Thornley and Johnson, 1990). Diese Funktion beschreibt die photosynthetische Rate eines Blattes in Abhängigkeit der absorbierten Strahlung. Diese Rate wird auf die ganze Blattfläche (LAI) des Baumes hochgerechnet und ergibt dann die Bruttoprimärproduktion eines Einzelbaumes. Entscheidend für die Produktivität ist die ankommende photosynthetisch aktive Strahlung oberhalb der Baumkrone (IS in $[\mu\text{mol}_{\text{photon}}/\text{m}^2]$):

$$P_B = \int_0^{\text{LAI}} \frac{\alpha \cdot IS \cdot e^{-k \cdot L}}{1 + \frac{\alpha}{P_{\text{max}}} \cdot IS \cdot e^{-k \cdot L}} dL, \quad (3.2)$$

wobei P_{\max} [$\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\text{m}^2\text{s}$] die maximale Produktivität bei vollem Lichteinfall ist, α [$\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\mu\text{mol}_{\text{photon}}$] der Anstieg dieser Lichtantwortkurve und k der Lichtabsorptionskoeffizient durch Beschattung (Huth and Ditzer, 2000; Dislich et al., 2009). Die vertikale Verteilung der Blattfläche der Bäume bestimmt dabei das Lichtklima und damit die Beschattung einzelner Bäume. Für kleinere Bäume im Schatten sinkt somit die photosynthetische Produktions-Rate.

Die Änderung der Biomasse beziehungsweise das Wachstum des Baumes wird anschließend in ein Durchmesser- und Höhenwachstum umgerechnet. Es wurden allometrische Annahmen getroffen, um aus den Stammdurchmesser in Brusthöhe eines Baumes (d in [m]) die Höhe und das Stammvolumen abzuschätzen (Chave et al., 2005; Dislich et al., 2009). Die Baumhöhe (h in [m]) wird mit einem Potenzgesetz aus dem Stammdurchmesser berechnet:

$$h(d) = h_1 \cdot d^{h_2}, \quad (3.3)$$

wobei die unbekannt Parameter h_1, h_2 aus Waldinventuren geschätzt werden.

Um aus der Biomasse eines Baumes den Stammdurchmesser (d in [m]) zu berechnen, wird zuerst das Stammvolumen (S_v in [m^3]) berechnet. Vereinfachend geht man davon aus, dass der Stamm die Form eines Zylinders hat. Da der tatsächliche Stamm von dieser Form abweichen kann, wird das Stammvolumen mit einem Korrekturfaktor f multipliziert:

$$S_v(d) = \frac{\pi}{4} \cdot d^2 \cdot h(d) \cdot f(d), \quad (3.4)$$

wobei der Korrekturfaktor aus dem Stammdurchmesser (d in [m]) berechnet werden kann (Dislich et al., 2009):

$$f(d) = f_1 \cdot d^{f_2}. \quad (3.5)$$

Da die Biomasse eines Baumes das Produkt aus Volumen und Holzdichte (ρ in $[\text{t}/\text{m}^3]$) ist, ergibt sich für die oberirdische Biomasse (B in $[\text{t}_{\text{odm}}]$) des einzelnen Baumes:

$$B(d) = S_v(d) \cdot \frac{\rho}{\sigma} = \frac{\pi}{4} \cdot h_1 \cdot f_1 \cdot d^{2+h_2+f_2} \cdot \frac{\rho}{\sigma}, \quad (3.6)$$

mit σ als Anteil der Masse des Stammes an der gesamten oberirdischen Biomasse. Aus Gleichung 3.6 lässt sich bei bekannter Biomasse des Baumes der Stammdurchmesser berechnen und damit auch die Höhe des Baumes.

Für die Berechnung der Erhaltungsrespiration ist zusätzlich noch eine Wachstumsfunktion nötig, die den maximal möglichen Zuwachs des Stammdurchmesser (d in $[\text{m}]$) bei voller Sonneneinstrahlung angibt (Dislich et al., 2009).

$$\frac{d d}{d t} = c_1 \cdot d \cdot \left(1 - \frac{d}{d_{\text{max}}}\right) \cdot e^{-c_2 \cdot d} \quad (3.7)$$

Die Parameter c_1, c_2 dieser maximalen Zuwachsfunktion, auch Chanter Funktion (Fischer, 2010), berechnen sich aus maximalen Zuwachs einer Artengruppe und dem zugehörigen Stammdurchmesser (siehe Darstellung in Abbildung 3.3). Mit diesem maximalen Zuwachs wird die Erhaltungsrespiration berechnet, der tatsächlich realisierte Zuwachs wird allerdings mit der Biomassenbilanzgleichung (3.1) berechnet.

Mortalität

Bäume sterben mit bestimmten Mortalitätsraten, welche abhängig sind von der Artengruppe. Allgemein haben schnell wachsende Bäume wie die Pionierarten oft eine höhere Mortalität als langsam wachsende Klimaxarten. In jedem Zeitschritt des Modells wird stochastisch ausgewählt, welcher Baum stirbt, abhängig von der artengruppen-spezifischen Sterblichkeitsrate. Vereinfachend sind diese Raten unab-

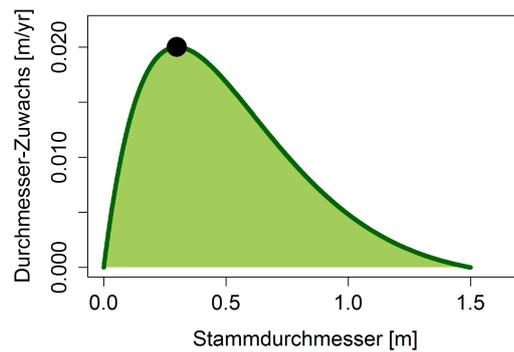


Abbildung 3.3: Durchmesserzuwachskurve (3.7) berechnet aus der Annahme, dass der maximale Zuwachs 2 cm pro Jahr ist und realisiert wird bei einem Stammdurchmesser von 30 cm (schwarzer Punkt). Bei einem maximalen Stammdurchmesser von 1,5 Metern ergeben sich die Parameter $c_1 = 0,17$ und $c_2 = 2,5$.

hängig von der Größe des Baumes und auch unabhängig vom Alter gewählt. Absterbende Bäume können mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit umfallen und dabei Lücken in einen Wald hineinschlagen. Es sterben auch Bäume, die durch umfallende Bäume beschädigt wurden.

Neben dieser normalen Sterblichkeit gibt es auch eine erhöhte Mortalität bei zu wenig verfügbarem Raum. Wachsen zu viele Bäume in eine Höenschicht mit zu wenig Platz für alle Bäume, wird die Anzahl der Bäume reduziert. Dabei wird für jede Höenschicht die Kronenfläche aller Bäume in dieser Schicht aufaddiert. Ist diese Summe größer als der maximal verfügbare Raum, wird ein Reduktionsfaktor r_c berechnet. Dieser Faktor r_c ist das Reziproke der aufsummierten Kronenfläche bezogen auf den maximalen verfügbaren Raum. Ist die Kronenfläche größer als Platz vorhanden ist (somit ist r_c kleiner als eins), wird die Anzahl der Bäume (N in $[1/ha]$) reduziert um die Anzahl durch Verdrängung sterbende Bäume (N_c in $[1/ha]$).

$$N_c = N \cdot (1 - r_c) \quad (3.8)$$

Diese Reduzierung der Bäume durch Platzmangel kann als Konkurrenz der Bäume um freier Raum interpretiert werden. Schließlich gibt

es auch noch Sterblichkeit durch Störungen wie Abholzung oder Feuerereignisse.

Regeneration

Die Regeneration von neuen Bäumen wird mit einem kontinuierlichen Nachwuchs an Sämlingen realisiert. Dabei ist die Anzahl der Samen unterschiedlich je nach Artengruppe. Die Etablierung der Sämlinge ist abhängig vom Lichteinfall. Bei Lichtmangel können die Sämlinge nicht wachsen und sterben ab. Außerdem muss genügend Platz vorhanden sein. Bei Platzmangel wird die Anzahl der Sämlinge reduziert, wie beschrieben in dem Prozess Mortalität.

Konkurrenz

In der Grundversion des Modells FORMIND konkurrieren die Bäume um Licht und Raum. Wie bereits bei der Produktivität erwähnt wurde, ist die Photosynthese abhängig vom verfügbaren Licht. Da größere Bäume die kleineren Bäume beschatten, können diese langsamer wachsen als unter vollem Lichteinfall. Die Produktivität eines Baumes ist somit abhängig von der Blattfläche anderer Bäume oberhalb seiner Krone. Sind zusätzlich noch die Baumkronen auf geringen Raum gedrängt, erhöht sich die Mortalität der Bäume. Es werden Bäume aus dem virtuellen Bestand entfernt, bis der Raum wieder ausreichend ist.

Durch die Hinzunahme des Moduls zur Beschreibung des Wasserkreislaufes im Wald, ist das Wachstum der Bäume auch abhängig vom verfügbaren Wasser (Details siehe Kapitel [3.2.1](#)). Bäume mit einer hohen Produktionsleistung können dem Boden viel Wasser entziehen. Damit entsteht eine Konkurrenz um Bodenwasser vor allem bei

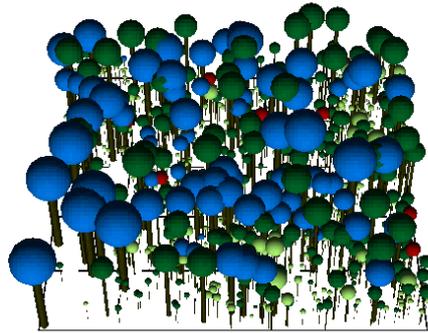


Abbildung 3.4: Beispielhafte Visualisierung eines tropischen Waldes, simuliert durch das Waldmodell FORMIND. Dargestellt ist ein Hektar simulierter ungestörter tropischer Wald. Die farbigen Kronen unterscheiden die verschiedenen Artengruppen.

Wassermangel, da Bäume mit wenig Photosynthese nur wenig Wasser dem Boden entziehen können.

Für das Waldmodell FORMIND wurden an dieser Stelle nur die wichtigsten Bestandteile beschrieben. Dies soll helfen, die nachfolgenden Simulationsergebnisse besser deuten zu können. FORMIND ist sehr detailliert, welches in der entsprechenden Literatur gut nachgelesen werden kann (Koehler, 2000; Köhler and Huth, 2004; Dislich et al., 2009; Rüger et al., 2007; Gutierrez and Huth, 2012). Jeder beschriebene Prozess kann durch Parameter flexibel an die Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet angepasst werden. Einen großen Teil der Parameter wurde aus der Waldinventur vom Untersuchungsgebiet bestimmt (vorwiegend Allometrien). Einige Parameter wurden auch durch Kenntnisse in der Literatur quantifiziert. Die unbekannt Parameter für Wachstum und Mortalität wurden invers bestimmt. Das bedeutet, es wurden die unbekannt Parameter automatisch so lange variiert, bis die simulierte Stammanzahl, Biomasse und Basal Area für jede Artengruppe mit den gemessenen Feldwerten näherungsweise übereinstimmte (siehe Abbildung 4.2 in Kapitel 4.1). Für jeden Si-

mulationslauf wurde der quadratische Abstand zu den entsprechenden Feldwerten berechnet. Dieser Abstand wurde versucht durch Parametervariation zu minimieren. Da dafür tausende von Modellläufen nötig waren, wurde diese inverse Parametrisierung softwaretechnisch umgesetzt. Eine Übersicht aller Parameter und die dazugehörigen endgültigen Parameterwerte findet man im Anhang [A.2](#).

3.2 DIE ERWEITERUNGEN VON FORMIND

Für das in Kapitel [3.1](#) vorgestellte Waldmodell FORMIND wurde die vereinfachende Annahme getroffen, dass immer genügend Wasser für ein ungestörtes Wachstum der Bäume vorhanden ist. Diese Annahme wurde überarbeitet - das Wachstum der Bäume ist jetzt vom Bodenwassergehalt abhängig.

3.2.1 *Der Einfluss von Wassermangel auf das Wachstum der Bäume*

Das Biomassenwachstum eines einzelnen Baumes wird in FORMIND in Abhängigkeit der Baumgröße, des ankommenden Lichtes und des verfügbaren Raumes berechnet (siehe Formel [3.1](#)). In diesem Kapitel wird vorgestellt, wie das Wachstum der Bäume auch vom verfügbaren Bodenwassergehalt beeinflusst wird. Dazu wird ein Reduktionsfaktor eingeführt, der je nach Wasserverfügbarkeit die Photosyntheseleistung anpasst. Der Reduktionsfaktor durch Wasserknappheit (RW in [%]) reduziert dabei die Photosynthese eines Einzelbaumes (P_B in [t_{odm}/yr]) in Abhängigkeit des Bodenwassergehaltes (θ in [Vol%]):

$$P_B = P_B^{pot} \cdot RW(\theta), \quad (3.9)$$

wobei P_B^{pot} die potentielle Photosynthese des Baumes mit ausreichend Bodenwasser ist. Fällt der Bodenwassergehalt unter den permanenten Welkepunkt (PWP in [Vol%]), kann der Baum dem Boden kein Was-

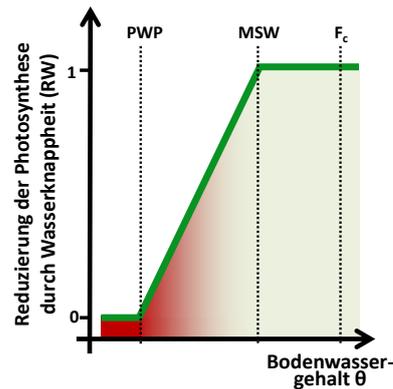


Abbildung 3.5: Reduktion der Photosyntheseleistung eines Baumes durch Wasserknappheit. Fällt der Bodenwassergehalt unter den MSW, wird die Photosynthese verringert. Unterhalb des PWP ist keine Photosynthese mehr möglich. (PWP = permanenter Welkepunkt, MSW = minimaler Bodenwassergehalt für potentielle Photosynthese, F_c = Feldkapazität)

ser mehr entziehen und stellt somit seine Photosynthese vollständig ein - der RW erhält den Wert 0 (Abbildung 3.5). Liegt der Bodenwassergehalt oberhalb des MSW (MSW in [Vol%], MSW = kleinster Bodenwassergehalt für ungestörte Photosynthese), ist für die Photosynthese genügend Wasser vorhanden und es gibt keine Reduktion - der RW liegt bei dem Wert 1. Liegt der Wassergehalt θ zwischen diesen beiden Punkten, wird die Photosyntheseleistung linear reduziert.

$$RW(\theta) = \begin{cases} 0, & \text{falls } \theta < \text{PWP} \\ \frac{\theta - \text{PWP}}{\text{MSW} - \text{PWP}}, & \text{falls } \text{PWP} \leq \theta \leq \text{MSW} \\ 1, & \text{falls } \theta > \text{MSW} \end{cases} \quad (3.10)$$

Dieser Ansatz der reduzierten Photosynthese wurde mit Hilfe der Untersuchungen von Granier et al. erstellt. Durchflussmessungen an Bäumen zeigten, dass ab einem bestimmten kritischen Bodenwassergehalt, die Transpiration nahezu linear reduziert wurde. Dieser kritische Punkt - bei uns mit MSW bezeichnet - lag bei ungefähr 40% des verfügbaren Bodenwassers (Granier et al., 1999). Das verfügbare Was-

ser berechnet sich aus der Differenz der Feldkapazität des Bodens (F_c in [Vol%]) und dem permanenten Welkepunkt. Der kritische Punkt MSW [Vol%] lässt sich somit wie folgt berechnen:

$$\text{MSW} = \text{PWP} + 0.4 \cdot (F_c - \text{PWP}). \quad (3.11)$$

Die Parameter Feldkapazität und permanenter Welkepunkt sind Bodenparameter und müssen durch Bodenmessungen oder Literaturwerte bestimmt werden (Maidment, 1993). Die Reduzierung der Photosynthese durch Wassermangel (RW) eines jeden Baumes ist abhängig von dem vorherrschenden Bodenwassergehalt (Formel 3.10, Abbildung 3.5). Dieser Bodenwassergehalt ist abhängig vom Niederschlag, aber auch von der Transpiration der Vegetation, die dem Boden wieder Wasser entzieht. Die vollständige Beschreibung, wie der Bodenwassergehalt dynamisch berechnet werden kann, findet man im folgenden Kapitel.

3.2.2 Das Wasserkreislauf - Modell

Im Waldmodell FORMIND wurde bisher davon ausgegangen, dass die Bäume immer genügend Wasser zur Verfügung haben. Im Kapitel 3.2.1 wurde eine Reduktion des Baumwachstumes bei Wasserknappheit eingeführt. Diese Verringerung der Photosynthese ist abhängig von dem aktuellen Bodenwassergehalt.

Der tägliche Bodenwassergehalt (θ in [Vol%]) wird mit einer Differentialgleichung quantifiziert, welche die zeitliche Änderung des Wassergehaltes bestimmt (Kumagai et al., 2004). Man betrachtet alle Prozesse, die den Wassergehalt ändern können (Abbildung 3.6). Der einzige positive Zufluss ist dabei der Niederschlag (P in [mm]). Sobald Vegetation vorhanden ist, erreicht nicht der vollständige Niederschlag den Boden, sondern wird von der Vegetation abgefangen und verdunstet. Diesen Prozess nennt man Interzeption (IN in [mm]). Das restliche Wasser erreicht den Boden. Ist der Boden bereits mit Wasser gesättigt,

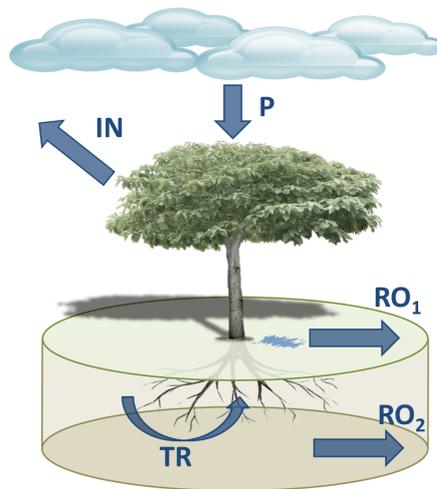


Abbildung 3.6: Prozesse des Bodenwasser-Moduls. Der Regen (P) trifft auf das Kronendach. Ein Teil des Regens bleibt im Kronendach hängen und verdunstet (IN). Das restliche Wasser erreicht über Kronendurchlässe und Stammabfluss den Boden. Nicht das komplette Wasser versickert im Boden, sondern fließt oberflächlich ab (RO_1). Unterirdisch kommt es zu Abflüssen durch Gravitationskräfte (RO_2). Auch Pflanzen entziehen dem Boden Wasser um Photosynthese zu betreiben (TR).

kommt es zu einem oberflächlichen Abfluss (RO_1 in [mm]). Unterirdisch wird dem Boden ebenfalls Wasser entzogen: zum einen durch unterirdischen Abfluss (RO_2 in [mm]), aber auch durch die Entnahme von Wasser durch die Vegetation. Die Pflanzen verdunsten das Wasser über die Spaltöffnungen ihrer Blätter - auch als Transpiration bezeichnet (TR in [mm]). Insgesamt ergibt sich folgende gewöhnliche Differentialgleichung erster Ordnung, welche mit dem Euler-Cauchy-Verfahren gelöst werden kann, um den täglichen Bodenwassergehalt zu bestimmen:

$$\frac{d\theta}{dt} = P(t) - IN(t) - RO_1(t) - RO_2(t) - TR(t) \quad (3.12)$$

3.2.2.1 Niederschlag

Um verschiedene Regenfallszenarien zu simulieren, ist es nötig tägliche Niederschlagswerte zu generieren. Dabei wird angenommen, dass sowohl der zeitliche Abstand zwischen zwei Regentage (S in [Tage]), als auch die Regenmenge an einem Regentag (A in [mm]) als unabhängige Zufallsvariablen modelliert werden können (Fischer, 2010; Fischer et al., 2014). Für beide Zufallsvariablen wird eine Exponentialverteilung angenommen (Kumagai et al., 2004). Aufgrund jahreszeitlicher Variabilität in der Niederschlagsmenge, wird das Jahr in vier Quartale eingeteilt und die zwei Verteilungen je Quartal parametrisiert.

Die Trockenzeit zwischen zwei Regentagen (S) besitzt somit folgende Dichtefunktion:

$$f_S(x) = s_i \cdot e^{-s_i \cdot x}, x > 0 \quad (3.13)$$

wobei $1/s_i$ die mittlere Zeit zwischen zwei Regenfällen im Quartal i ist. Die Niederschlagsmenge an einem Regentag (A) besitzt eine ähnliche Wahrscheinlichkeitsdichte:

$$f_A(x) = a_i \cdot e^{-a_i \cdot x}, x > 0 \quad (3.14)$$

mit $1/a_i$ als mittlere Niederschlagsmenge an einem Regentag im Quartal i . Zur Laufzeit der Simulationen werden jeweils Zufallszahlen aus beiden Verteilungen gezogen. Die unbekannt Parameter s_i und a_i dieser beiden Verteilungen wurden mit gemessenen Klimadaten im Untersuchungsgebiet geschätzt (Parameterwerte siehe Anhang A.2).

3.2.2.2 Interzeption

Ein Teil des Niederschlages bleibt in den Kronen der Bäume zurück und verdunstet von dort. Diesen Vorgang nennt man Interzeption (IN in [mm]). Die tägliche maximale Interzeption (IN_{\max}) berechnet man

anteilig vom Blattflächenindex (LAI), darf allerdings nicht größer sein als der Niederschlag (P in [mm]) an diesem Tag (Liang et al., 1994):

$$IN_{\max}(t) = \min(K_L \cdot LAI, P(t)), \quad (3.15)$$

wobei K_L die Interzeptionskonstante (in [mm]) ist - sie beschreibt das Verhältnis zwischen dem LAI und der täglichen Interzeption. Je größer die Blattfläche, desto mehr Regen wird abgefangen. Allerdings kann ein Wald auch Lücken aufweisen, in denen der Regen direkt den Boden erreicht. Das hat zur Folge, dass nur ein Teil der maximal möglichen Interzeption überhaupt realisiert werden kann. Dazu wird der relative Bedeckungsgrad (CC) berechnet, also eine Projektion der Blattfläche auf die Grundfläche. Diese Projektion gibt an, wie viel Blattfläche überhaupt vom Regen erreicht werden kann:

$$CC(t) = 1 - e^{-LAI}. \quad (3.16)$$

Die eigentliche Interzeption ergibt sich somit durch die maximal mögliche Interzeption und dem Bedeckungsgrad:

$$IN(t) = CC(t) \cdot IN_{\max}(t) = (1 - e^{-LAI}) \cdot \min(K_L \cdot LAI, P(t)). \quad (3.17)$$

3.2.2.3 Abflüsse

Der Anteil des Niederschlags, der nicht schon auf der Oberfläche der Vegetation verdunstet ist, erreicht die Bodenoberfläche. Ist der Boden mit Wasser gesättigt, bilden sich Pfützen und kleinere Bäche. Dieser oberflächige Abfluss (RO_1 in [mm]) lässt sich wie folgt modellieren:

$$RO_1(t) = \max(\theta(t) + P(t) - IN(t) - Por, 0), \quad (3.18)$$

wobei die Porosität des Bodens (Por in [Vol%]) das maximal mögliche Wasserspeichervermögen im Boden vorgibt. Die Porosität des Bodens gibt den Anteil von Hohlraumvolumen zu Gesamtvolumen dar. Sind alle Hohlräume mit Wasser gefüllt, kommt es zum Oberflächenabfluss. Da Böden in tropischen Wäldern eine sehr hohe Porosität aufweisen,

kommt es in diesen Gebieten zu vergleichsweise geringen oberflächigen Abfluss (Bonnell and Balek, 1993). Das Regenwasser versickert größtenteils in die obersten Bodenschichten.

Selbst innerhalb einer Bodenschicht kommt es zu Abflüssen. Speziell durch Gravitationskräfte kann der Boden Wasser verlieren. Liang et al. stellten dafür eine Gleichung auf, welche auf der allgemeinen Flußgleichung beruht. Die dabei vorkommende hydraulische Leitfähigkeit wird mit der Brooks-Corey Beziehung beschrieben (Brooks and Corey, 1964). Somit ergibt sich für den unterirdischen Abfluss (RO_2 in [mm]) folgende Gleichung:

$$RO_2(t) = K_s \left(\frac{\theta(t) - \theta_r}{Por - \theta_r} \right)^{\frac{2}{\lambda} + 3}, \quad (3.19)$$

wobei K_s die Leitfähigkeit des Bodens ist (in [m/s]), θ_r der residuale Bodenwassergehalt (in [Vol%]) und λ die Porengrößenverteilung im Boden.

3.2.2.4 Transpiration

Die Verdunstung von Wasser über die Spaltöffnungen in den Blättern der Bäume bezeichnet man als Transpiration (TR in [$kg_{H_2O}ha^{-1}yr^{-1}$]). Die Transpiration hängt von der Photosynthese des Baumes ab (P_B in [$t_{ha^{-1}yr^{-1}}$]) und kann durch das Wassernutzungs-Konzept berechnet werden (Lambers et al., 2008; Larcher, 1994):

$$TR(t) = \frac{P_B(t)}{WUE}, \quad (3.20)$$

wobei WUE (in [$t_{odm}kg_{H_2O}^{-1}$]) der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ist.

Die Summe von Transpiration und Interzeption ist beschränkt durch die maximal mögliche Evapotranspiration (PET in [mm]). Dieser PET ist die maximal mögliche Menge an Wasser, die in der Luft aufgenommen werden kann. Wird dieser PET erreicht, wird die Transpiration der einzelnen Bäume reduziert. Für die Berechnung des PET gibt

es viele Methoden zur Berechnung (Fischer, 2010; Fisher et al., 2009). Hier wird der PET abhängig von der Temperatur und der Globalstrahlung wie im Model LPJ berechnet (Gerten et al., 2004; Venevsky and Maksyutov, 2007). Die dafür nötige tägliche Temperatur und Sonnenscheindauer wird mit einer Normalverteilung modelliert, wobei Mittelwert und Standardabweichung aus lokalen Messungen bestimmt wurden. Alle Parameter für dieses Wasserkreislauf-Modell findet man im Anhang A.2.

3.2.2.5 *Einschränkungen des Wasserkreislauf-Modells*

Wie in jedem Modell, wurden auch für das Bodenwasser - Modul verschiedenste Annahmen und Vereinfachungen getroffen. (1) Die Evaporation, also die Verdunstung von Wasser auf unbewachsenem Land, wird vernachlässigt. Dies liegt zum Einen daran, dass es im tropischem Wald sehr wenig unbewachsene Fläche gibt und zum Anderen, dass Wasser sehr schnell in den tropischen Böden versickert. (2) Es gibt keine Differenzierung zwischen verschiedensten Baumarten im Wasserkreislauf-Modell. Denkbar wäre eine Unterscheidung zwischen den Bedarf an Bodenwasser je nach Baumart. Auch die Wurzellänge und die Wurzeltiefe wird für alle Baumarten gleichverteilt angenommen. Eine Unterscheidung könnte die Wasserentnahme in verschiedensten Bodenschichten bewirken und somit die Konkurrenz um Bodenwasser erhöhen. Diese artenspezifische Unterscheidungen wären generell wünschenswert, sind aber bei der eingeschränkten Datenlage nicht realisierbar. Generell ist durch das Wassernutzungs-Konzept umgesetzt, dass produktivere Bäume auch eine höhere Transpiration besitzen und somit einen höheren Bedarf an Bodenwasser besitzen. (3) Im Bodenwasser-Modul wird nur die oberste Bodenschicht betrachtet (circa 2.5 Meter Tiefe). Die oberste Schicht reicht oft aus, da tropische Bäume oft sehr flache Wurzeln besitzen. Bodenmodelle mit mehreren Bodenschichten sind sehr komplex und erfordern eine genaue Analyse der regionalen Böden - welche in diesem Fall nicht

vorliegt. Dieser aggregierte Ansatz mit ein bis zwei Bodenschichten wurde allerdings auch von vielen globalen Vegetationsmodellen angewandt: 3-GP (Landsberg and Waring, 1997), LPJ (Sitch et al., 2003; Hickler et al., 2006), LPJ-GUESS (Hickler et al., 2004) und SIERRA (Mouillot et al., 2001). (4) Eine letzte Annahme ist die Homogenität des Bodens. Es gibt keine örtliche und zeitliche Variabilität in den Bodeneigenschaften.

3.2.3 *Das Feuer - Modell ForFire*

Der abiotische Umweltfaktor Feuer kann zu starken Veränderungen in Ökosystemen führen. In einem Wald kann dies Änderungen in der Artenzusammensetzung, im Lichtklima, im Wasserhaushalt und in der Artensukzession hervorrufen (Whelan, 1995). Ein Feuerregime wird dabei durch Charakteristika wie Häufigkeit, Größe und Schweregrad beschrieben. All diese Faktoren und auch deren Wechselwirkungen bilden ein komplexes System. Die lange Tradition in der Feuerökologie hat ein breites Prozessverständnis hervorgebracht. Es wurden zahlreiche Methoden entwickelt, um Schäden durch Feuer zu modellieren. Diese Feuermodelle werden hauptsächlich als Erweiterung von Vegetationsmodellen entwickelt (Thonicke et al., 2001; Gardner et al., 1999; Zinck and Grimm, 2008). Viele Feuermodelle bilden die Ausbreitung von Feuer in Abhängigkeit von topographischen Gegebenheiten aus. Entwickelt wurden sie hauptsächlich für GIS Systeme und arbeiten auf einer Skala von einem Kilometer (Keane et al., 2004). Auch DGVMs (Dynamic Global Vegetation Models) wurden um Feuermodelle erweitert (Thonicke et al., 2001). Da diese Art von Modellen auf einer Skala von 50 Kilometern arbeiten, nutzen diese den Top-Down Ansatz (vom Allgemeinen schrittweise hin zum Konkreten).

Das in dieser Arbeit vorgestellte lokale Vegetationsmodell FORMIND funktioniert auf einer wesentlich feineren Auflösung (20m x 20m). Um

die Auswirkungen von Feuerereignissen auf die Struktur und Dynamik von Wäldern zu verstehen, muss deshalb ein angepasstes Feuermodell für diese feine Skala entwickelt werden. Dazu betrachten wir drei etablierte Feuermodelle und diskutieren dessen Vor- aber auch Nachteile.

FEUERMODELL NACH DROSSEL-SCHWABL

Das Drossel-Schwabl Feuermodell wurde 1992 von Drossel und Schwabl entwickelt (Drossel and Schwabl, 1992; Zinck and Grimm, 2008). Dieses Modell arbeitet mit einem zellulären Automat. Eine Zelle kann dabei leer sein, mit Vegetation bedeckt oder brennend. Der Status einer Zelle ändert sich dabei regelbasierend: (1.) Eine leere Zelle wird mit Wahrscheinlichkeit p im nächsten Schritt mit Vegetation (ein Baum) besiedelt, (2.) eine Zelle mit Vegetation fängt mit der Entzündungsrate f an zu brennen, (3.) eine Zelle mit Vegetation fängt an zu brennen, falls mindestens eine benachbarte Zelle brennt, (4.) eine brennende Zelle wird im nächsten Schritt leer.

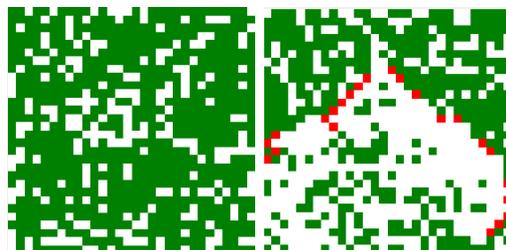


Abbildung 3.7: Visualisierung des Feuermodells nach Drossel-Schwabl. Links ist die Darstellung des zellulären Automaten, bestehend aus Vegetation (grün) und leeren Zellen (weiß). Rechts ist die Ausbreitung eines Feuers (rot) dargestellt.

Der große Vorteil dieses Modells liegt in der adäquaten Modellierung der Ausbreitung von Feuer, ausgehend vom Entzündungsherd (Abbildung 3.7). Nachteilig ist der hohe Rechenaufwand (täglicher Zeitschritt) und dass jede brennende Zelle nach dem Feuer absolut keine Vegetation mehr besitzt. Obwohl dieses Modell sehr gute Ergebnisse vor allem für mittlere Feuergrö-

ßen aufzeigt, ist es für das genutzte Vegetationsmodell FORMIND nicht anwendbar, da es im Gegenteil zum einzelnen Baum pro Zelle eine komplexe Vegetationsstruktur auf einer Zelle abbildet. Außerdem spielt bei der gegebenen Fragestellung der zeitliche Verlauf der Ausbreitung des Feuers keine große Rolle. Entscheidender ist die Größe des Ausbreitungsgebietes.

FEUERMODELL NACH GREEN

Um die räumlichen Muster, die durch Brände entstehen, zu analysieren, wurde durch Green das Landschaftsmodell MOSAIC um ein Feuermodell erweitert (Alrutz, 2013; Green, 1989). Auch dieses Modell arbeitet mit einem zellulären Automaten, wobei eine Zelle aus einer Pflanze besteht. Da Feuerereignisse seltene Ereignisse sind, aber ein großes Risiko darstellen, werden sie in diesem Modell mit einem Poisson-Prozess beschrieben. Falls ein Feuer ausbricht, brennt nicht das gesamte Gebiet ab, sondern ein zufällig ausgewähltes rechteckiges Gebiet (Abbildung 3.8). Die Größe des Gebietes wird dabei als exponentialverteilt modelliert. Ist ein Gebiet abgebrannt, wird es sofort wieder neu besiedelt.

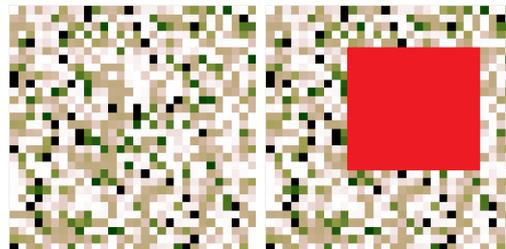


Abbildung 3.8: Visualisierung des Feuermodells nach Green. Links ist die Darstellung des zellulären Automaten. In einer Zelle wird die Biomasse der Vegetation dargestellt - je dunkler, desto mehr Biomasse. Rechts ist ein zufälliges Feuergebiet (rot) dargestellt. In diesem Gebiet verbrennen alle Bäume.

Die Stärke dieses Modells ist die zeitliche Dynamik zwischen zwei Feuerereignissen und die Variabilität in der Auswahl des Feuergebietes. Nachteilig ist, dass immer alle Bäume im Feuer-

gebiet abbrennen - es gibt keine Abhängigkeit von der Feuertoleranz einiger Arten oder dem Alter eines Individuums. In einer Erweiterung des Modells wurde diese Schwäche teilweise behoben, indem man nur Pionierarten abbrennen ließ, Klimaxarten überlebten (Green, 1989).

FEUERMODELL NACH BUSING

Das individuen-basierte Waldmodell FORCLIM wurde für die Analyse des Einflusses von Klimawandel auf boreale und temperierte Wälder entwickelt (Bugmann and Solomon, 1995; Bugmann, 1996). Um die Auswirkungen von Feuer auf die Wälder der USA zu untersuchen, wurde das Waldmodell um ein FeuermodeLL erweitert (Busing and Solomon, 2006). Dabei wird der Einfluss von Feuer auf die Vegetation so modelliert, dass feuer-tolerante Baumarten eine größere Überlebenswahrscheinlichkeit haben als feuer-intolerante Arten und größere Bäume mehr überleben als kleinere Bäume (Abbildung 3.9). Die Häufigkeit von Feuerereignissen aber auch der Schweregrad eines Feuers wird zufällig realisiert.

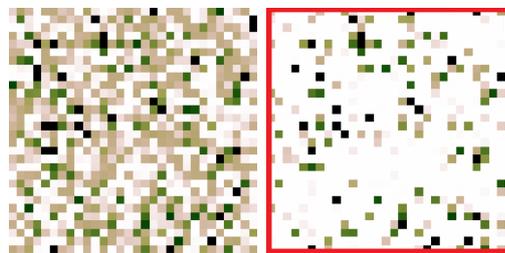


Abbildung 3.9: Visualisierung des FeuermodeLLs nach Busing. Links ist die Darstellung des zellulären Automaten. In einer Zelle wird die Biomasse der Vegetation dargestellt - je dunkler, desto mehr Biomasse. Rechts ist auf dem gesamten Gebiet ein Feuer ausgebrochen, aber je nach Feuertoleranz überleben einige Bäume.

Der Nachteil von diesem Modell ist, dass immer im gesamten Gebiet ein Feuer herrscht. Allerdings sterben nicht alle Bäume,

da dies von der Feuertoleranz der Art und der Größe des Baumes abhängt.

Für die Simulation von Feuer mit dem individuen-basierten Waldmodell FORMIND wurde ein eigenes Feuermodell FORFIRE (**f**orest **f**ire model) entwickelt, welches die Vorteile aus dem Modell von Busing (Busing and Solomon, 2006) und dem Modell von Green (Green, 1989) vereinigt (Abbildung 3.10). Dabei ist die Dynamik des Feuers nicht relevant - es bricht in einem zufälligen Zeitschritt aus und erlöscht auch wieder in dem selben Zeitschritt.

Zuerst wird ein stochastischer Prozess eingeführt, welcher die Anzahl der Feuer (F in $[\text{yr}^{-1}]$) in einem Jahr zählt. Diese Anzahl an jährlichen Waldbränden wird als poissonverteilt angenommen:

$$F(t) \sim \text{Poisson}(1/\lambda), \quad (3.21)$$

wobei λ (in $[\text{yr}]$) der mittlere zeitliche Abstand zwischen zwei Feuerereignissen ist. Bricht in einem Jahr ein Feuer aus, wird zufällig auf dem gesamten simulierten Waldgebiet ein Zentrum bestimmt. Die Größe des Feuergebietes (S in $[\% \text{ des Simulationsgebietes}]$) wird über eine Exponentialverteilung realisiert:

$$S(t) \sim \text{Exponential}(1/\beta), \quad (3.22)$$

wobei β (in $[\%]$) die relative Größe des Feuergebietes in Bezug auf das gesamte simulierte Gebiet ist. Da FORMIND auf einem Gitter von Plots arbeitet, erhält man durch die Multiplikation von S mit der Größe des Simulationsgebietes die Anzahl der Plots, auf denen ein Feuer ausbricht. Das Gebiet des Waldbrandes wird dabei so gewählt, dass von einem zufällig gewählten Feuer-Zentrum, auf zufällig benachbarte Flächen auch Feuer ausbricht. Dabei entsteht ein unregelmäßiges zusammenhängendes Gebiet rund um das ausgewählte Feuer-Zentrum.

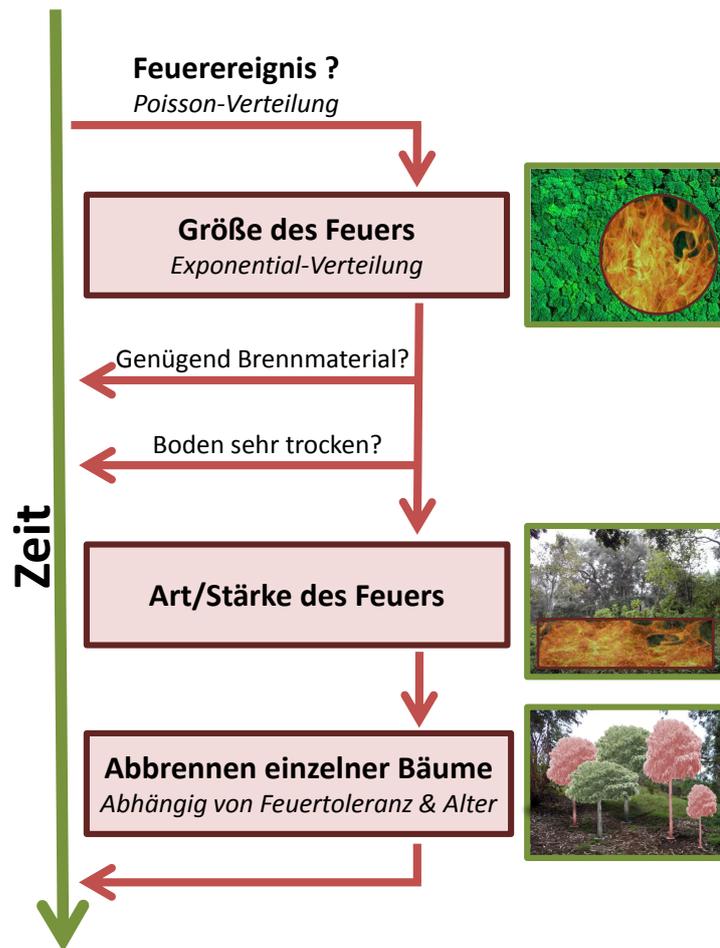


Abbildung 3.10: Schematische Darstellung des Feuermodells FORFIRE . Dieses Feuermodell läuft parallel zum Waldmodell. In jedem Zeitschritt wird die zufällige Anzahl an Feuer in diesem Zeitschritt bestimmt. Danach wird über eine Exponential-Verteilung die Größe des Waldbrandes angegeben. Damit das Feuer tatsächlich ausbricht, wird für jedes Teilgebiet des Simulationsgebietes geprüft, ob genügend Brennmaterial (Biomasse) vorhanden ist und ob die oberste Bodenschicht nicht zu feucht ist. Danach wird zufällig die Art des Feuer bestimmt - handelt es sich um ein starkes Kronenfeuer oder um leichteres Bodenfeuer. Allerdings brennen nicht alle Bäume im Feuergebiet ab. Die Sterbewahrscheinlichkeit eines Baumes durch Feuer richtet sich nach der Stärke des Feuers, nach der Größe des Baumes und nach der artenabhängigen Feuertoleranz.

Allerdings kann auf einem Plot nur Feuer ausbrechen, falls genügend brennbares Material vorhanden ist. Befinden sich weniger als $200\text{g}/\text{m}^2$ brennbares Material in dem Gebiet, ist die Möglichkeit für das Ausbreiten eines Feuers fast nicht gegeben (Schultz, 1988). Außerdem ist die Möglichkeit, dass ein Feuer ausbricht auch von klimatischen Bedingungen abhängig, wie zum Beispiel Bodenfeuchte (vgl. SPITFIRE in LPJ, Thonicke et al., 2010). Dies wurde im Feuermmodell realisiert, indem auf einem Plot innerhalb des Feuergebietes nur mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit P ein Feuer ausbricht, abhängig vom Bodenwassergehalt (θ in [Vol%]) in der obersten Bodenschicht. Dazu berechnet man den Anteil m (in [%]), welcher angibt, wie gesättigt die obere Bodenschicht mit Wasser ist (Thonicke et al., 2001):

$$m(\theta) = \frac{\theta - MSW}{Por - MSW} \quad (3.23)$$

wobei MSW und Por Parameter des Bodens sind (eingeführt in Kapitel 3.2.1). Für die Entzündungswahrscheinlichkeit (dargestellt in Abbildung 3.11) ergibt sich:

$$P(m) = e^{-\pi\left(\frac{m}{m_e}\right)^2} + 0.2, \quad (3.24)$$

wobei m_e (in [%]) die Sättigung der oberen Bodenschicht mit Wasser ist, ab der es sehr unwahrscheinlich ist, dass ein Feuer ausbricht (Thonicke et al., 2001).

Nachdem bestimmt wurde, in welchem Gebiet das Feuer auftritt, begibt man sich nun auf die Ebene der einzelnen Bäume. Jeder Baum im Feuergebiet ist potentiell in Gefahr zu verbrennen. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Baum verbrennt, ist dabei abhängig von seiner artspezifischen Feuertoleranz und seinem Stammdurchmesser (Busing and Solomon, 2006). Bei der Feuertoleranz unterscheidet man 4 Gruppen: Arten mit der Feuertoleranzgruppe 1 verbrennen bei jedem Feuer, wohingegen die Feuertoleranzgruppe 4 sehr resistent gegenüber Feuer ist. Die Wahrscheinlichkeit P_{Fire} , dass ein Baum mit Durchmesser DBH [cm] bei einem Feuer verbrennt, wird je nach Feuertoleranzgrup-

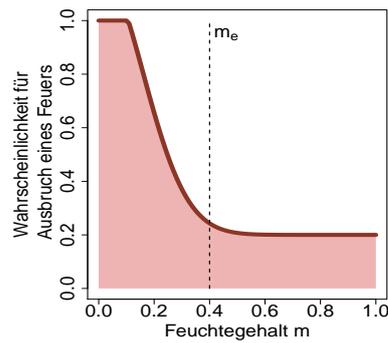


Abbildung 3.11: Wahrscheinlichkeit P , dass sich ein Feuer auf einem Plot im Feuergebiet ausbreitet, abhängig von der Wassersättigung m in der obersten Bodenschicht. Hier: $m_e = 0.4$

pe nach [Busing and Solomon](#) wie folgt berechnet (vgl. [Abbildung 3.12](#)):

1. $P_{\text{Fire}} = 1$
2. $P_{\text{Fire}} = e^{((-(1-fsev) \cdot 0.00202) - 0.00053) \cdot \text{DBH}}$
3. $P_{\text{Fire}} = e^{((-(1-fsev) \cdot 0.02745) - 0.00255) \cdot \text{DBH}}$
4. $P_{\text{Fire}} = e^{-0.00053 \cdot \text{DBH}} - 0.5 - (1 - fsev) \cdot 0.5$

wobei $fsev$ (Werte 0-1) ein Indikator für die Stärke und die Art des Feuers ist. Ein Bodenfeuer ($fsev \approx 0.2$) ist nicht so gefährlich für die Bäume wie ein Kronenfeuer ($fsev \approx 0.7$). Diese Wahrscheinlichkeiten entstanden ursprünglich für das Waldmodell CLIMACS, angewandt für Wälder in Nordamerika ([Dale and Hemstrom, 1984](#)). Dabei unterscheidet man Bäume, die unabhängig von ihrer Größe und der Stärke des Feuers immer verbrennen ([Busing and Solomon, 2006](#)). Bei den zusätzlichen drei Feuertoleranzklassen haben größere Bäume eine höhere Wahrscheinlichkeit ein Feuer zu überleben.

Das beschriebene Feuermodell FORFIRE vereinigt die Ideen verschiedenster etablierter Feuermodelle. Es hat die Vorteile, dass das Feuergebiet sich räumlich verändert, Feuer nur ausbricht bei gegebenen Be-

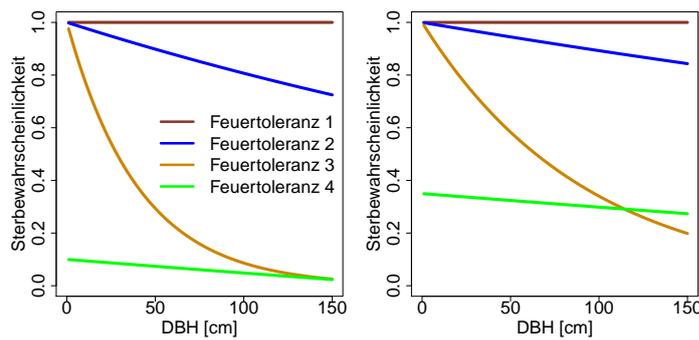


Abbildung 3.12: Sterbewahrscheinlichkeit für einen Baum bei einem Feuer. Diese Wahrscheinlichkeit ist abhängig von der Feuertoleranz der Baumart, dem Stammdurchmesser und der Stärke des Feuers. Links ist die Sterbewahrscheinlichkeit bei einem schwachen Feuer dargestellt ($fsev=0.2$), rechts die Sterbewahrscheinlichkeit bei einem stärkeren Feuer ($fsev=0.7$).

dingungen der Vegetation und Bäume nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit sterben, abhängig von einer artenspezifischen Toleranz und dem Baumalter (bzw. dem Stammdurchmesser). In Verbindung mit dem Waldmodell FORMIND ist dieses Feuermodell eine hilfreiche Methode um verschiedenste Feuerszenarien zu analysieren. Dabei kann man den Einfluss eines großen Waldbrandes auf die Walddynamik und Kohlenstoffbilanz untersuchen, aber auch die Langzeitfolgen von immer wiederkehrenden Feuerereignissen. Nutzt man die weiteren Möglichkeiten von FORMIND aus, könnten zusätzlich die Interaktionen zwischen Feuer, Klimawandel und auch Abholzung analysiert werden - was aber nicht Gegenstand dieser Arbeit sein soll.

Das vorgestellte Feuermodell wurde in der Programmiersprache C++ programmiert. Der Quellcode dazu lässt sich in Anhang [B.1](#) nachlesen.

Teil II

MODELLIERUNG DER DYNAMIK DES TROPENWALDES AM KILIMANDSCHARO.

Das Waldmodell FORMIND wurde schon in zahlreichen Regionen der Erde erfolgreich angewandt. In dem Teil II dieser Arbeit wurde dieses Waldmodell für die tropischen Wälder am Kilimandscharo parametrisiert (Kapitel 4). Dadurch konnte die Sukzession im Wald untersucht werden, aber auch wie sich die Biomasse entwickelt und ob dieser Wald eine positive Kohlenstoffbilanz aufweist. Um den Artenreichtum in den tropischen Wäldern im Modell abbilden zu können, wurden alle lokalen Baumarten in Artengruppen einsortiert. Die Bedeutung dieser Artengruppierung für die Ergebnisse der Waldmodelle wurde in Kapitel 5 eruiert.

4

SIMULATION DER DYNAMIK EINES
UNGESTÖRTEN TROPISCHEN WALDES AM
KILIMANDSCHARO

Tropische Wälder besitzen eine essentielle Rolle für den globalen Kohlenstoffkreislauf, da sie bis zu 55% des terrestrischen Kohlenstoffs speichern (Pan et al., 2011). Allerdings sind noch nicht alle Prozesse in diesen Wäldern verstanden und der Einfluss des Klimawandels auf die Wälder ist noch nicht vollständig erforscht. In diesem Kapitel wird die Dynamik des tropischen Waldes am Kilimandscharo mit dem prozessbasierten Waldmodell FORMIND beschrieben. Für das Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo wurde mit Hilfe von Waldinventuren und Literaturrecherche eine Parametrisierung erstellt. Im Kapitel 4.1 wird diese Parametrisierung getestet. Anschließend werden Waldvariablen wie Biomasse, Produktivität des Waldes und Kohlenstofffluss untersucht. Diese Ergebnisse werden in Kapitel 4.2 diskutiert, gefolgt von einer Sensitivitätsanalyse des Modells FORMIND in Kapitel 4.3.

4.1 DIE DYNAMIK DES TROPISCHEN WALDES AM KILIMANDSCHARO SIMULIERT MIT FORMIND

Viele Studien zur Untersuchung der Dynamik von tropischen Wäldern konzentrieren sich auf die Wälder in Südamerika oder Asien. Hingegen in Afrika sind die Prozesse der Waldsukzession, die biologische Artenvielfalt und der Einfluss von Klima - und Landnutzungswandel eher gering untersucht - und das obwohl die Wälder in Ost-Afrika mit 1,01% die weltweit höchste Entwaldungsrate erfahren (FAO, 2011). Die Wandlung von natürlichen Landschaften in bewirtschaftete Gebiete in Kombination mit dem Klimawandel bedrohen vor allem tropische Bergregenwälder (Pabst et al., 2013). Dabei hat dies Auswirkungen auf viele Funktionen des Waldes: Wasserkreislauf, Nahrungsbereitstellung, Biomasse, Kohlenstoffspeicher, Klimaregulation, und Samenausbreitung der Pflanzen.

Besonders am Kilimandscharo ist die Biodiversität sehr hoch, begründet durch die weltweit einzigartige Vielfalt an Vegetationszonen und klimatischen Bedingungen. In diesem Gebiet findet man auf relativ kleinen Raum die Ökosysteme Savanne, tropischen Bergwald, Kampferwald, Podocarpus Wald, Erika Wald bis hin zur alpinen Vegetation in einer Höhe ab 4,000 Metern (Hemp, 2006b).



Abbildung 4.1: Die Vegetation im tropischen Wald am Kilimandscharo. Hier dargestellt ist das Untersuchungsgebiet "FLM3" Forest Lower Montane (Fotos bereitgestellt von David Schellenberger Costa)

In dieser Studie wird ein tropischer Wald am Fuße des Kilimandscharo untersucht mit der Bezeichnung FLM3 Forest Lower Montane (Details siehe Kapitel 2.2). Dieses Waldgebiet liegt im Nationalpark und ist größtenteils ungestört. Der Wald im Untersuchungsgebiet wird von den Arten *Heinsenia diervilleoides* (36%) und *Strombosia scheffleri* (24%) dominiert. Insgesamt findet man 20 Baumarten auf der kleinen Untersuchungsfläche (0,25 Hektar). Bei einer Waldinventur wurden 2012 für jeden Baum im Untersuchungsgebiet (ab einem Stammdurchmesser von 10 cm) die Art, Position, Stammdurchmesser in Brusthöhe, Höhe und die Kronendimensionen bestimmt. Diese Daten, Expertenwissen und Literatur wurden genutzt, um eine Parametrisierung für FORMIND zu erstellen (Methode siehe Seite 30; Parametertabelle siehe Anhang A.2). Um die Artenvielfalt im untersuchten tropischen Wald besser handhaben zu können, ist eine Artengruppierung in der Waldmodellierung eine gängige Methode. Dabei wurden die vorkommen-

den Arten je nach maximal erreichbarer Wuchshöhe und ihrer Lichttoleranz in so genannte Plant Functional Types (PFT) beziehungsweise Artengruppen eingeordnet (siehe Tabelle 4.1). Eine vollständige Auflistung aller vorkommenden Baumarten im Untersuchungsgebiet und deren Zuordnung zu einer Artengruppe ist im Anhang A.1 zu finden.

GRUPPE/PFT	MAXIMALE WUCHSHÖHE [M]	LICHTBEDÜRFNIS
1	> 33	schattentolerant
2	16 - 33	schattentolerant
3		mittel
4		schattenintolerant
5	< 16	schattentolerant
6		schattenintolerant

Tabelle 4.1: Einordnung aller Baumarten im Untersuchungsgebiet in 6 Artengruppen je nach maximaler Höhe und Schattentoleranz.

Ziel dieses Kapitels ist es, die Dynamik des Waldes im Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo mit dem prozessbasierten Waldmodell FORMIND zu beschreiben. Dazu wurden bei 10 Modellläufen jeweils eine Waldfläche von einem Hektar über einen Zeitraum von 1.000 Jahren simuliert. Dabei wird in diesem Abschnitt auf zwei Schwerpunkte eingegangen. (1) Vergleich der Simulation mit den gemessenen Feldwerten am Kilimandscharo. Man nimmt an, dass sich der reale Wald im Klimax-Stadium befindet und vergleicht deshalb das Gleichgewicht der Simulation mit den Messergebnissen. (2) Darstellung von simulierten Werten, die im Feld nicht gemessenen wurden, da sie nur sehr schwer zu erfassen sind (z.B. Kohlenstofffluss).

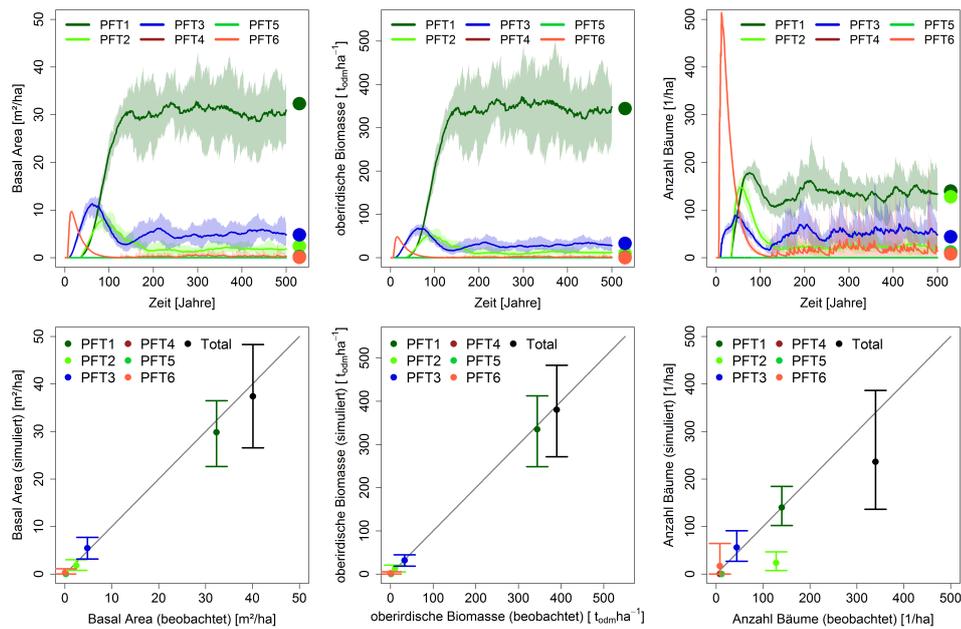


Abbildung 4.2: Vergleich der Simulationsdaten mit den gemessenen Felddaten für Basal Area, Biomasse und Stammanzahl für alle Bäume mit einem Stammdurchmesser $> 10\text{cm}$. oben: Dargestellt ist die zeitliche Entwicklung dieser Größen je Artengruppe. Die Punkte entsprechen den Feldwerten, die dicke Linie dem Mittelwert der Simulationen und die farblichen Flächen der Schwankungen bei 10 Simulationenläufen. unten: Direkter Vergleich des Mittelwertes im Gleichgewicht der Simulation mit den Feldwerten, wobei die Schwankungen über 10 Simulationenläufe dargestellt sind.

Basal Area, Biomasse, Stammanzahl, Stammanzahlverteilung

Um die erstellte Parametrisierung gegenüber den Felddaten zu testen, wurden zu erst die Basal Area, die oberirdische Biomasse und die Stammanzahl betrachtet (Abbildung 4.2). Dazu wurde der Mittelwert aller 10 Modellläufe mit dem jeweiligen Feldwert verglichen. Im Untersuchungsgebiet wird der Wald von schattentoleranten Arten (PFT 1&2) und mittel-schattentoleranten Arten (PFT 3) dominiert. Vor allem die Arten, die zur Artengruppe PFT 1 gehören, bestimmen die Struktur dieses Waldabschnittes. Die erstellte Parametrisierung kann

den hohen Anteil von PFT 1 an der gesamten Basal Area sehr gut abbilden, liegt in der Simulation kaum unter dem Feldwert. Die Basal Area für die restlichen 5 Artengruppen wird nahezu mit 100% erreicht (Abbildung 4.2). Die gesamte simulierte Basal Area liegt im Mittel bei $39 \text{ m}^2/\text{ha}$, schwankt aber in den Simulationsläufen in einem Bereich von 28 bis $49 \text{ m}^2/\text{ha}$. Diese Schwankungen werden größtenteils durch die Schwankungen der großen lichtliebenden Arten erzeugt (PFT₁).

Die simulierte oberirdische Biomasse liegt bei $385 \text{ t}_{\text{odm}}/\text{ha}$ und stimmt somit gut mit den errechneten Wert aus den Felddaten überein (2% Abweichung). Den größten Anteil haben die Bäume der Artengruppe 1, die eine oberirdische Biomasse von $330 \text{ t}_{\text{odm}}/\text{ha}$ besitzen. Diese hochwachsenden Bäume erzeugen eine große Schwankung in den Ergebnissen, denn die Biomasse nimmt Werte zwischen 250 und $420 \text{ t}_{\text{odm}}/\text{ha}$ an. Insgesamt wird die oberirdische Biomasse aller sechs Artengruppen mit nur geringer Abweichung zu der Waldinventur abgebildet (Abbildung 4.2).

Bei der simulierten Stammanzahl aller Bäume ab 10 cm zeigen sich größere Unterschiede zwischen der Simulation und den Felddaten auf. Insgesamt findet man im Untersuchungsgebiet 350 Bäume pro Hektar, in der Simulation nur etwa 240. Dieser Unterschied liegt alleine in der Differenz der Anzahl der simulierten Bäume der Artengruppe 2 (schattentolerant, Höhe bis 33 Meter). Diese kommen in der Simulation mit 30 Bäumen vor, hingegen in der Waldinventur wurden 130 Bäume pro Hektar gezählt. Insgesamt ist die simulierte Stammanzahl stochastischen Schwankungen unterlegen, liegt zwischen 150 und 400 Bäumen pro Hektar (Abbildung 4.2). Vergleicht man die Stammanzahlverteilung der Simulation mit der Waldinventur, werden die Anzahl der Bäume mit einem Stammdurchmesser ab 20 cm sehr gut wiedergegeben (Abbildung 4.3). Nur die Anzahl der Bäume mit einem Stammdurchmesser von 10-20 cm sind in der Simulation unterbesetzt - bis zu 50% weniger als im Feld gezählt.

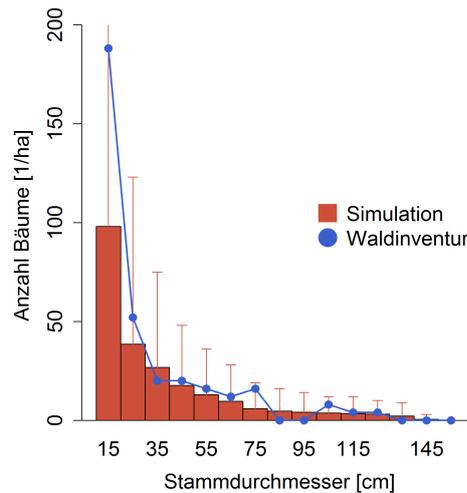


Abbildung 4.3: Darstellung der Stammanzahlverteilung der Simulation (rot) und der Waldinventur (blau). Die roten Linien zeigen die Schwankung der Stammanzahlverteilung in der Simulation.

Zusammenfassend kann man feststellen, dass Basal Area und Biomasse recht gut vom Waldmodell FORMIND abgebildet werden. Die gesamte Stammanzahl liegt in der Simulation um 30% niedriger als im Feld gemessen. Das liegt daran, dass in der Simulation die Anzahl an kleinen Bäumen der Artengruppe 2 durch das Modell nicht abgebildet werden konnte.

Blattflächenindex LAI

Der Blattflächenindex LAI ist definiert als die projizierte Blattfläche pro Bodenoberfläche und nimmt positive Werte an. Ist der LAI zwischen 0 und 1, dann ist die Blattfläche geringer als die Bodenfläche. Bei LAI größer als 1 ist mehr Blattfläche vorhanden als Bodenfläche darunter.

Der simulierte LAI für den untersuchten Wald am Kilimandscharo liegt bei 4,5. Betrachtet man den LAI in verschiedenen Höhenschichten, wird der LAI mit zunehmender Höhe kleiner (Abbildung 4.4). Durch die Heterogenität des simulierten Waldes schwankt der LAI

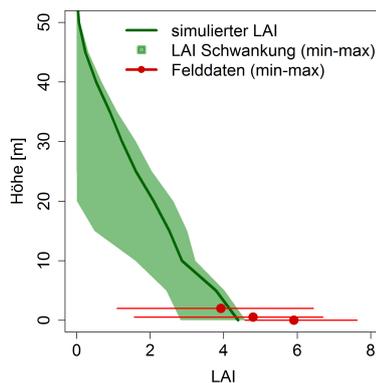


Abbildung 4.4: Der simulierte Blattflächenindex LAI gemessen in einer bestimmten Höhe im Wald. Die grüne Fläche zeigt die Schwankungen des LAI über alle Simulationsläufe. Weiterhin sind drei Messungen des realen LAI dargestellt (rot) in einer Höhe von 2m, 0,5m und 0 m.

zum Beispiel in einer Höhe von 20 Metern zwischen 0 und 3. Die drei LAI Messungen im Untersuchungsgebiet - in einer Höhe von 2 Metern, 0,5 Metern und direkt auf dem Boden - zeigen eine gute Übereinstimmung mit der Simulation. Die Messung in 2 Metern liegt nur 5% unter der Simulation. Allerdings ist die Messung des LAI direkt auf dem Boden um 20% höher als der simulierte LAI im Modell (Abbildung 4.4). Eine mögliche Erklärung wäre die geringere simulierte Anzahl an Bäumen verglichen mit der Anzahl an Bäumen im Feld. Insgesamt kann das Waldmodell FORMIND den LAI für Höhengschichten über einem Meter sehr gut abbilden, LAI Werte gemessen direkt auf dem Boden werden leicht unterschätzt.

Produktivität des Waldes

Tropische Wälder sind sehr produktive Ökosysteme. Allerdings lässt sich diese Produktivität nicht ohne Weiteres im Untersuchungsgebiet quantifizieren. Die Primärproduktion ist dabei die Produktion von Biomasse durch die Primärproduzenten, in diesem Fall über die Photosynthese der Bäume. Man teilt die Primärproduktion in die Brutto-

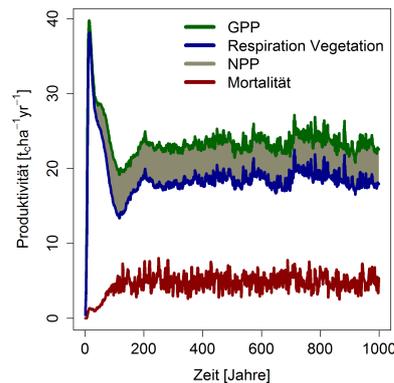


Abbildung 4.5: Die zeitliche Entwicklung der Primärproduktion und Mortalität im simulierten Wald. GPP = Bruttoprimärproduktion, NPP = Nettoprimärproduktion.

primärproduktion (GPP, gross primary production) und die Nettoprimärproduktion (NPP, net primary production) auf. Für die NPP zieht man von der Bruttoprimärproduktion noch die Respiration durch Wachstum und Nährstoffspeicherung ab.

$$\text{NPP} = \text{GPP} - \text{Respiration} \quad (4.1)$$

Im untersuchten Wald ist die simulierte mittlere GPP bei $23,5 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. Die Respiration der oberirdischen Vegetation liegt bei $18,8 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ und damit die NPP bei $4,7 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (Abbildung 4.5). Die Sterblichkeit liegt in der Simulation im Mittel bei $4,6 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ und nimmt damit fast den Wert der NPP an.

Kohlenstoffspeicherung und Kohlenstofffluss

Eine wichtige Funktion von Wäldern ist die Bindung von Kohlenstoff. Wir unterscheiden im Wald drei verschiedene Kohlenstoffbestände: die oberirdische Biomasse, das Totholz und der gebundene Kohlenstoff im Boden.

In der Simulation ergeben sich $200 \text{ t}_c/\text{ha}$ (C = Kohlenstoff) in der lebenden Vegetation, $32 \text{ t}_c/\text{ha}$ im Totholz und $28 \text{ t}_c/\text{ha}$ im Boden.

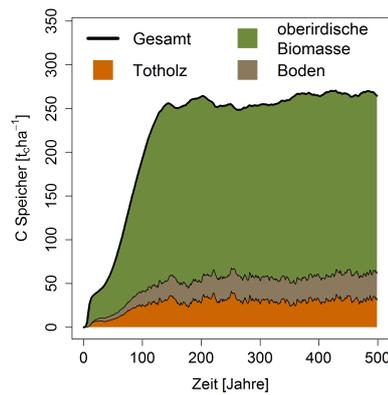


Abbildung 4.6: Zeitliche Entwicklung der simulierten Kohlenstoffbestände im Wald. Dargestellt ist der gebundene Kohlenstoff in der lebenden oberirdischen Biomasse, im Totholz und im Boden.

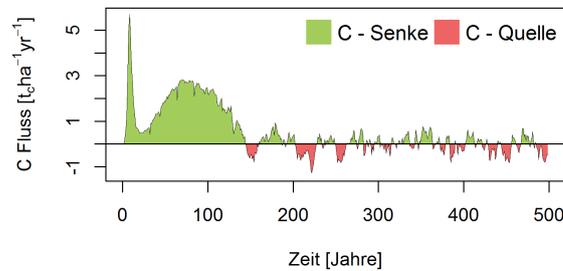


Abbildung 4.7: Zeitliche Entwicklung des Kohlenstoffflusses (NEE) für den simulierten Wald am Kilimandscharo. Positive Werte entsprechen einer Kohlenstoffbindung im Wald.

Insgesamt ergibt sich für alle unter- und oberirdische Kohlenstoffbestände eine durchschnittliche Masse von $260 \text{ t}_c/\text{ha}$ (Abbildung 4.6).

Der Kohlenstofffluss im Wald (Net Ecosystem Exchange, NEE) ergibt sich aus der Bilanz von Kohlenstoffbindung in Form der Netto-Primärproduktion des Waldes (NPP) und der Kohlenstoffverluste durch heterotrophe Respiration (R). Ist die NEE positiv, wird mehr Kohlenstoff gebunden als abgegeben und der Wald ist eine Kohlenstoffsенke. Der Wald wird zur Kohlenstoffquelle, falls die Respiration größer ist als die NPP. Wie zu erwarten war, zeigt sich in der Simulation des Kohlenstoffflusses eine deutliche Kohlenstoffsенke in den ersten 150 Jahren der Regeneration (Abbildung 4.7). Dabei werden Werte von bis

zu $+6 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ erreicht. Nach ungefähr 200 Jahren der Simulation erreicht der Wald eine ausgeglichene Kohlenstoffbilanz - der NEE fluktuiert um die Werte Null mit einer Schwankung von $\pm 1 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.

Wasserhaushalt im Wald

Das Waldmodell FORMIND ist in der Lage, den Bodenwassergehalt zu simulieren (siehe Kapitel 3.2.2). Dabei spielen die Prozesse Niederschlag, Interzeption, Abfluss und Transpiration eine große Rolle. Der durchschnittliche Jahresniederschlag für das untersuchte Gebiet liegt bei 2.050 mm. Basierend auf unseren Simulationen, beträgt das Verdunsten von Regen auf der Oberfläche der Vegetation 100 mm Wasser pro Jahr (Interzeption). Durch den oberflächlichen und unterirdischen Abfluss geht dem System pro Jahr 850 mm an Wasser verloren, wobei 83% des Abflusses laut Simulation der unterirdische Abfluss ausmacht. Basierend auf den Modellergebnissen, wird dem Boden am meisten Wasser durch die Transpiration der Bäume entzogen, im Mittel 1.100 mm pro Jahr.

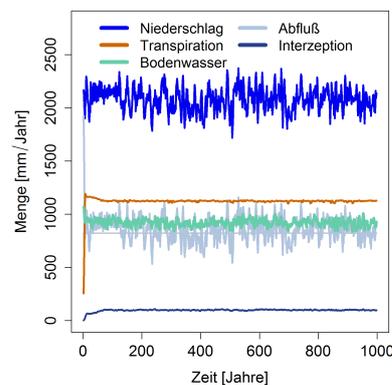


Abbildung 4.8: Darstellung der Wasserbilanz im zeitlichen Verlauf. Die graue Linie entspricht dem MSW. Fällt der Bodenwassergehalt unterhalb von dieser Linie, beginnt die Reduktion des Wachstums der Bäume.

Betrachtet man die Ergebnisse der Simulation, ergibt sich für das Untersuchungsgebiet ein durchschnittlicher Bodenwassergehalt von 920 mm beziehungsweise 37 Vol% (Abbildung 4.8). In dieser Simulation fällt der Bodenwassergehalt nie unter den MSW, das heißt das Wachstum der Bäume wird zu keinem Zeitpunkt aufgrund von Wasserstress reduziert.

4.2 DISKUSSION DER SIMULATIONSERGEBNISSE

Die Vielfalt an Vegetationszonen am Kilimandscharo ist weltweit einzigartig (Hemp, 2006b). Für den am Fuße des Berges gelegenen tropischen Wald wurde eine Parametrisierung für das Waldmodell FORMIND erstellt (siehe Kapitel 4.1). Dabei wurden Basal Area und Biomasse sehr gut abgebildet. Die Stammanzahl ist in der Simulation niedriger als im Feld gemessen. Das Waldmodell FORMIND kann auch den gemessenen Blattflächenindex LAI sehr gut wiedergeben. Allerdings werden direkt auf dem Boden gemessene LAI Werte unterschätzt. Das liegt an der geringeren Stammanzahl in der Simulation und an dem fehlenden Unterwuchs im Model. Diese beiden Ursachen sind aber für weitere Betrachtungen nicht relevant und können deshalb vernachlässigt werden. Zusätzlich kann das Model genutzt werden, um die Sukzession im Wald zu untersuchen (siehe Abbildung 4.2). Dies eröffnet die Möglichkeit, die Sukzession für verschiedene Störungsformen zu untersuchen, wie zum Beispiel Abholzung oder Feuer. Das untersuchte Gebiet ist allerdings größtenteils frei von Störungen und wurde deshalb in dieser Untersuchung störungsfrei simuliert. Es besteht aber auch das Potential, gestörte Waldflächen am Kilimandscharo mit dieser Modellversion zu untersuchen.

Die Rolle der tropischen Wälder ist essentiell für den globalen Kohlenstoffkreislauf (Malhi et al., 2004; Pan et al., 2011), da man davon ausgeht, dass diese Wälder zum größten Teil Kohlenstoffsinken sind.

Untersuchungen von [Lewis et al.](#) in afrikanischen Tropenwäldern haben gezeigt, dass ausgewachsene Wälder im Mittel fast eine Tonne Kohlenstoff pro Jahr mehr fixieren als sie abgeben ([Lewis et al., 2009](#)). Begründet wurde dieses Ergebnis vor allem durch den Klimawandel und die damit verbundene Zunahme an CO₂. Es wurde aber auch darauf hingewiesen, dass durchaus Modellierungsbedarf besteht, um das lokale Ergebnis der Untersuchungsflächen auf eine regionale Skala zu extrapolieren. Die in dieser Arbeit vorgestellte Studie kann das Ergebnis einer Kohlenstoffsенke nicht bestätigen. In der Simulation ist die Kohlenstoffbilanz des Waldes ausgeglichen. Allerdings ist im Modell FORMIND keine Abhängigkeit des Pflanzenwachstums vom CO₂-Gehalt implementiert. Somit ist eine Bestätigung der Aussage von [Lewis et al.](#) nicht möglich. Eine alternative Erklärung der Kohlenstoffsенke in den untersuchten Waldflächen von [Lewis et al.](#) könnte aber auch sein, dass diese Wälder eventuell zum Teil noch nicht den ausgewachsenen Sukzessionsstatus erreicht haben ([Wright, 2013](#); [Lewis et al., 2009](#)).

Auch [Grant et al.](#) fand in einer Simulationsstudie heraus, dass tropische Wälder ungefähr 100 Jahre nach einem Kahlschlag eine neutrale Kohlenstoffbilanz aufweisen ([Grant et al., 2009](#)), was sich mit den Ergebnissen dieser vorgelegten Studie deckt. Das der Wald laut [Grant et al.](#) in den ersten Jahrzehnten bis zu $6 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ speichert, kann von dieser Untersuchung bestätigt werden. Nur die Zeit bis zum Erreichen einer neutralen Kohlenstoffbilanz ist mit 150-200 Jahren in dieser Studie etwas länger. Dies könnte an der detaillierteren Modellierung der Bodenpools liegen (Unterscheidung langsamer und schneller Bodenpool).

Die oberirdische Biomasse ist mit $385 \text{ t}_{\text{odm}}/\text{ha}$ für einen Bergregenwald in niedriger Lage vergleichsweise hoch, da sie vom Biomassewert eher vergleichbar mit Tieflandregenwäldern ist:

- $312 - 464 \text{ t}_{\text{odm}}/\text{ha}$ im Amazonas ([Houghton et al., 2001](#))

- 261 - 301 t_{odm} /ha auf BCI in Panama (Chave et al., 2003)
- 509 t_{odm} /ha in Borneo (Yamakura et al., 1986)
- 100-140 t_{odm} /ha in den Bergregenwäldern Ecuadors (Dislich and Huth, 2012)
- 350 - 490 t_{odm} /ha für afrikanische Tropenwälder (Lewis et al., 2009)

Somit liegt die Biomasse des Waldes am Kilimandscharo innerhalb der Bandbreite der typischen Werte für afrikanische Wälder (Lewis et al., 2009). Auch die Stammanzahl und die Basal Area im Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo ist vergleichbar mit anderen Studien (Lewis et al., 2004).

Wie jedes andere detaillierte Modell, kann man bei FORMIND nicht jeden der bis zu 50 Parameterwerte aus empirischen Daten berechnen. Vor allem die Parameter für Mortalität und Wachstum sind nur zeitaufwendig zu bestimmen. Dazu benötigt man Wiederholungsmessungen im Untersuchungsgebiet mit einem großen zeitlichen Abstand und auf einer großen Fläche (Whitmore, 1998). Da diese nicht vorhanden sind, wurden zum Teil neben einem aufwendigen Kalibrierungsprozess auf Literaturangaben zurückgegriffen und auf Expertenwissen vertraut. Die gefundenen Parameter für Mortalität und Produktivität liegen in den typischen Bereichen für tropische Wälder (Dislich et al., 2009; Phillips and Gentry, 1994). Dennoch besitzen einige Parameter eine große Unsicherheit, da das Untersuchungsgebiet mit einer Fläche von 0.25 Hektar vergleichsweise klein ist. Hinzu kommt, dass für den Kalibrierungsprozess verschiedene Annahmen getroffen werden mussten. Erstens wurde davon ausgegangen, dass sich der tropische Wald im Untersuchungsgebiet im ausgewachsenen Klimax-Stadium befindet. Deshalb wurden die Felddaten mit dem Gleichgewicht der Simulation verglichen. Wäre der untersuchte Wald nicht im Klimaxstadium, hätte das einen positiven Einfluss auf den Kohlen-

stofffluss. Die zweite Annahme ist, dass zu Beginn der Simulation ein leeres Feld langsam mit Bäumen besiedelt wird. Das bedeutet, dass alle Baumarten die gleiche Chancen haben dieses Gebiet zu besiedeln und nicht durch äußere Faktoren beeinflusst werden. Folglich könnte in der Simulation die Zeit bis zum Gleichgewichtszustand des Waldes durchaus länger sein.

Insgesamt zeigt diese Studie, wie man mit prozess-basierten Waldmodellen die Dynamik in tropischen Wäldern analysieren und verstehen kann. Dabei wurden unter anderem Größen wie Biomasse und Kohlenstofffluss untersucht. Unberücksichtigt blieben allerdings der Einfluss von Klimawandel und störende Einflüsse auf den Wald wie Abholzung oder Feuer (siehe Kapitel 7).

4.3 SENSITIVITÄTSANALYSE

In diesem Kapitel wurde eine Sensitivitätsanalyse mit dem Waldmodell FORMIND und der Parametrisierung für den Wald am Kilimandscharo durchgeführt. Ziel dieser Analyse ist die Stabilität der Ergebnisse gegenüber Parameterschwankungen zu quantifizieren. Dadurch kann ermittelt werden, welche Parameter sensitiv sind. Für diese Parameter sollten dann Felddaten mit einer hohen Qualität und Quantität vorliegen (Huth, 1999).

Um die Sensitivität einer Modellgröße (z.B. Biomasse, Basal Area oder Stammanzahl) gegenüber der Änderung eines Modellparameters (z.B. Mortalität, Samenzahl) zu quantifizieren, ist es nötig, einen Sensitivitätsindex zu berechnen. Dazu wird der Wald mit einem Standard-Parametersatz über 1.000 Jahre simuliert und daraufhin der Mittelwert aller Modellgrößen im Gleichgewicht berechnet (Jahre 500-1.000). Anschließend wird ein einzelner Parameter um einen festen Prozentsatz variiert und dieser Modelllauf mit dem Standardlauf verglichen. Dazu betrachtet man die Änderung der Modellgröße in Bezug auf die

Änderung des Parameters. Die relative Änderung der Modellgröße M ergibt sich durch

$$\Delta M = \frac{|M(x + p \cdot x) - M(x - p \cdot x)|}{M(x)}, \quad (4.2)$$

wobei x der Standard-Parameter ist, welcher um einen Prozentsatz p variiert wird. Ähnlich berechnet sich die relative Änderung des Parameters x

$$\Delta x = \frac{(x + p \cdot x) - (x - p \cdot x)}{x} = 2 \cdot p. \quad (4.3)$$

Berechnet man die relative Änderung des Modells in Bezug auf die relative Änderung des Parameters, ergibt sich der Sensitivitätsindex SI wie folgt

$$SI(M(x)) = \frac{\frac{|M(x+p \cdot x) - M(x-p \cdot x)|}{M(x)}}{2p}. \quad (4.4)$$

Für die Interpretation des Sensitivitätsindex ergeben sich vier Sachverhalte:

- $SI = 1$: Bei einer Änderung des Parameters x reagiert die Modellgröße M im **gleichen Maße**.
- $SI > 1$: Die Modellgröße M reagiert **sehr sensitiv** auf eine Änderung des Parameters x .
- $SI < 1$: Die Modellgröße M reagiert **weniger sensitiv** auf eine Änderung des Parameters x .
- $SI = 0$: Die Modellgröße M zeigt **keine Reaktion** auf eine Änderung des Parameters x .

Je größer der Sensitivitätsindex ist, desto mehr Beachtung sollte dieser Parameter bei der Parametrisierung haben. Parameter mit einem kleineren Sensitivitätsindex sind auch wichtig, lassen aber eine größere Unsicherheit bei der Parametrisierung zu.

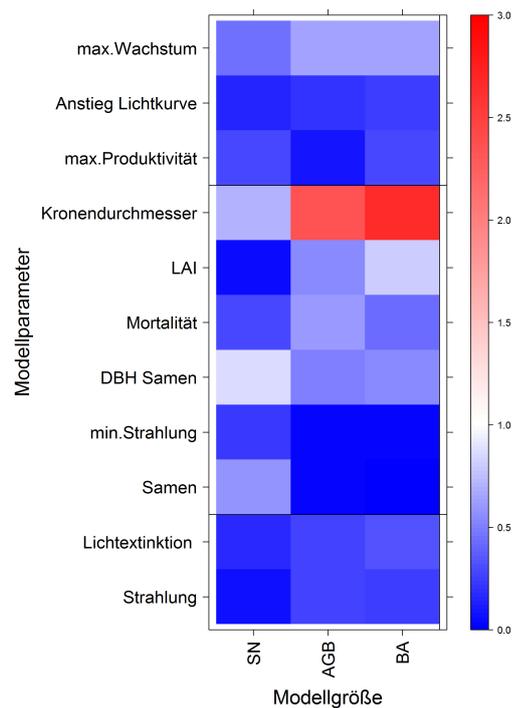


Abbildung 4.9: Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse. Auf der y-Achse sind alle variierten Parameter dargestellt, auf der x-Achse alle Auswertgrößen des Modells. Es wurde die Sensitivität für die Stammanzahl (SN), die oberirdische Biomasse (AGB) und die Basal Area (BA) bestimmt. Blaue Farben zeigen eine geringe Sensitivität an, rote Farben eine hohe Sensitivität. Die Parameter wurden jeweils um $\pm 25\%$ verändert.

Die Ergebnisse der Sensitivitätsuntersuchung lassen sich kompakt in [Abbildung 4.9](#) darstellen. Auf der vertikalen Achse sind alle Parameter x dargestellt, welche variiert wurden. Auf der horizontalen Achse sind die verschiedenen Modellgrößen abgebildet. Als Modellgrößen wurden die gesamte Stammanzahl (SN), die gesamte Biomasse (AGB) und die gesamte Basal Area (BA) untersucht.

Generell kann man erkennen, dass die Sensitivität der meisten untersuchten Parameter in Bezug auf die Modellgrößen sehr gering ist ([Abbildung 4.9](#)). Beim Parameter *Kronendurchmesser*, welcher die Kronengröße in Abhängigkeit vom Stammdurchmesser bestimmt, reagiert

das Modell am sensitivsten auf eine Änderung. Auch sehr sensitiv reagiert das Modell auf den Parameter *max.Wachstum* (Parameter der Wachstumskurve) und den Parameter *DBH Samen* (Parameter für den Einwuchs von Bäumen). Der Mortalitätsparameter hat eine größere Sensitivität in Bezug auf Biomasse und Basal Area, aber weniger in Bezug auf Stammanzahl. Insgesamt bleibt festzuhalten, dass das Modell weniger sensitiv auf Änderungen der Parameter reagiert als erwartet.

Allerdings ist diese Analyse sehr grob, weil es als Modellgrößen die aufsummierten Größen über alle Artengruppen betrachtet. Erweitert man die Sensitivitätsanalyse auf Modellgrößen der jeweiligen Artengruppen (z.B. Biomasse der Artengruppe 1), ergibt sich ein viel komplexeres Bild (Abbildung 4.10). Allgemeine Aussagen sind dann nur noch schwierig zu treffen. Man kann aber feststellen, dass die Variation aller Parameter den geringsten Einfluss auf die Stammzahlen hat. Bei der Biomasse und Basal Area reagiert das Modell viel sensitiver auf Parameteränderungen. Dies gilt vor allem für die Werte von PFT₁, PFT₂ und PFT₃ - also die Artengruppen mit den größten Anteil an der gesamten Biomasse und Basal Area. Insgesamt reagieren die Wachstumsparameter (*max.Produktivität*, *Anstieg Lichtkurve* und *max.Wachstum*) am sensitivsten, die Parameter zur Mortalität und Regeneration (*Samen*) sind weniger sensitiv.

Zusammenfassend lässt sich sagen, betrachtet man die gesamte Struktur des Waldes, dann liefert das Modell sehr stabile Ergebnisse gegenüber Parameterschwankungen. Innerhalb der Artenzusammensetzung ergeben sich aber deutlich größere Schwankungen, besonders in Bezug auf die Biomasse und der Basal Area. Dabei sind alle Parameter, die im Zusammenhang mit dem Wachstum der Bäume stehen (Produktivität, Wachstumskurve) sehr sensitiv. Ähnliche Ergebnisse wurden auch bei dem verwandten Waldmodell FORMIX beobachtet (Huth, 1999).

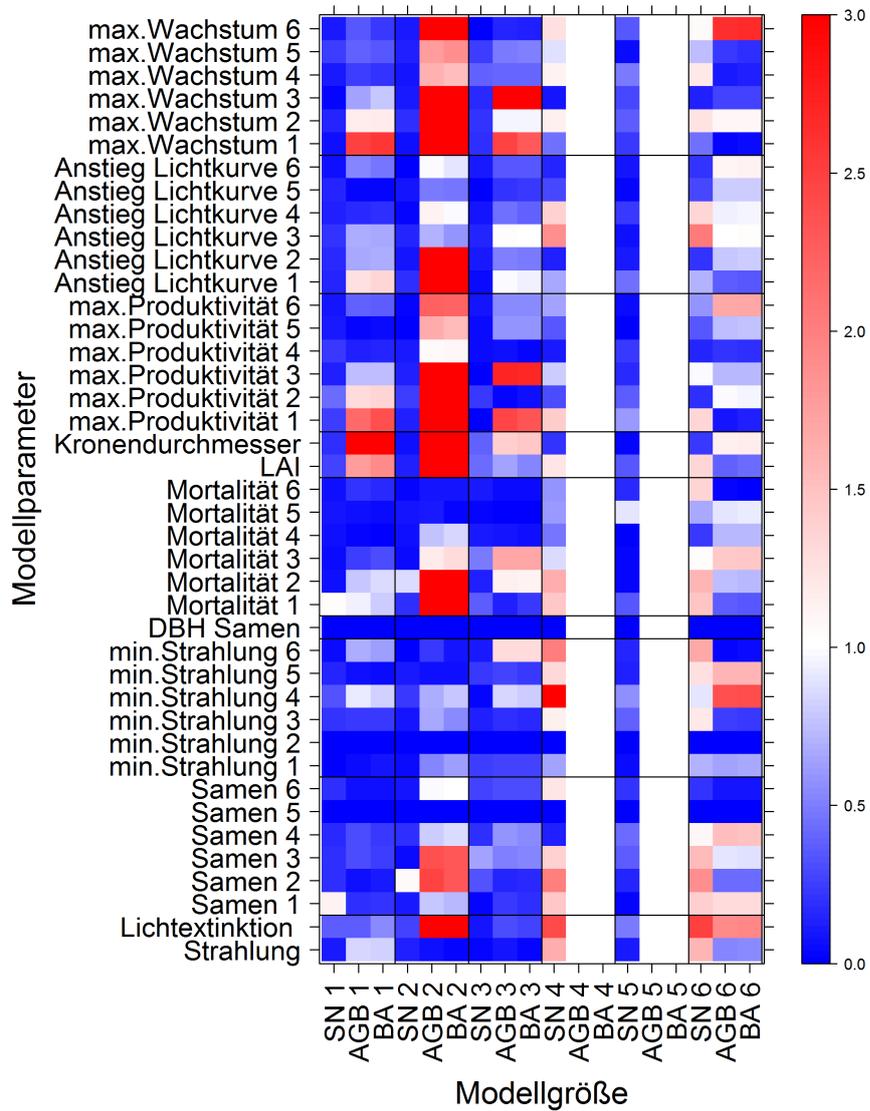


Abbildung 4.10: Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse für verschiedene Arten-
gruppen. Auf der y-Achse sind alle variierten Parameter für
jede PFT dargestellt, auf der x-Achse alle Modellgrößen je
PFT. Es wurde die Sensitivität für die Stammanzahl (SN),
die oberirdische Biomasse (AGB) und die Basal Area (BA)
jeweils für die sechs Artengruppen (PFT) bestimmt. Blaue
Farben zeigen eine geringe Sensitivität an, rote Farben eine
hohe Sensitivität. Die Parameter wurden jeweils um $\pm 25\%$
verändert.

5

DIE BEDEUTUNG DER ARTENGRUPPIERUNG FÜR DIE WALDMODELLIERUNG.

Um die hohe Anzahl an Baumarten in einem tropischen Wald in einem Waldmodell modellieren zu können, werden die Arten in Gruppen mit möglichst gleichen Eigenschaften eingeordnet (Köhler et al., 2000). Die Gruppierung geschieht dabei zum Beispiel je nach Lichtbedürfnis der Bäume und der maximalen Wuchshöhe. In der vorgelegten Simulationsstudie zum Tropenwald am Kilimandscharo wurden die vorkommenden Baumarten in insgesamt sechs Artengruppen (PFT = plant functional type) eingeteilt (siehe Tabelle 4.1). Wie im letzten Abschnitt beschrieben, ist der Parametrisierungsprozess des Waldmodells FORMIND ein zeitaufwendiger Prozess mit einem hohen Bedarf an empirischen Daten. Da fast alle Modellparameter artenspezifisch sind, erhöht sich die Parameterzahl je Artengruppe um bis zu 15 Parameter.

Da der Aufwand für die Parametrisierung mit jeder weiteren Artengruppe ansteigt, stellt sich die Frage, ob man nicht vollständig auf die Unterscheidung der Baumarten verzichten sollte und nur noch eine durchschnittliche Baumart betrachtet. Allerdings besteht dann die Gefahr, dass bei den Simulationsergebnissen Informationen verloren gehen. In diesem Kapitel wird das Waldmodell FORMIND und die Parametrisierung für das Gebiet am Kilimandscharo genutzt, um die Ergebnisse der Parametrisierung mit sechs Artengruppen zu vergleichen mit den Ergebnissen der Modellversion mit nur einer Artengruppe (was gleichbedeutend ist mit keiner Artengruppenunterscheidung). Das Modell und die Parametrisierung wurde in Kapitel 4 vorgestellt. Für den Vergleich wurden jeweils 10 Hektar ungestörte Waldfläche über 500 Jahre simuliert, beginnend mit einer leeren Fläche und Einwuchs von außerhalb.

Vergleicht man die Entwicklung der Basal Area für beide Versionen (Abbildung 5.1 links), fallen keine großen Unterschiede auf. In beiden Versionen erreicht die Basal Area das Niveau der Ergebnisse der Waldinventur. Allerdings ist die Zeit bis zum Erreichen dieses Nive-

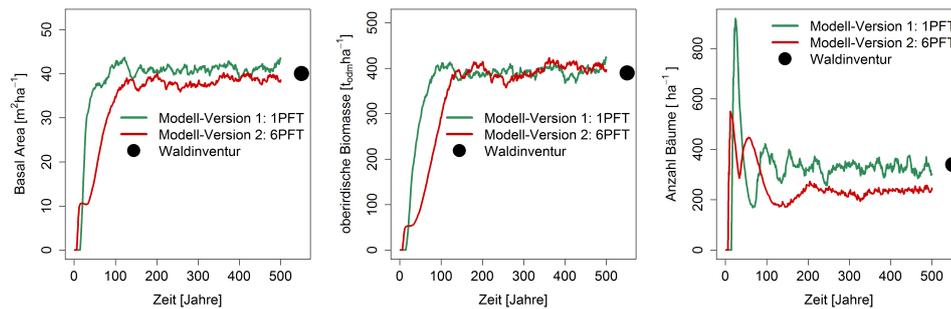


Abbildung 5.1: Vergleich der Modellversionen mit einer und sechs PFTs. Dargestellt ist die simulierte zeitliche Entwicklung der Basal Area, der oberirdischen Biomasse und der Anzahl der Bäume. Zusätzlich sind die entsprechenden Werte der Waldinventur dargestellt.

aus in der Mehrartenversion mit ungefähr 150 Jahren um bis 50 Jahre länger als in der Einartenversion.

Ein ähnliches Ergebnis zeigt sich beim Betrachten der oberirdischen Biomasse (Abbildung 5.1 Mitte). Beide Versionen können sehr gut den Feldwert wiedergeben. Allerdings benötigt die Biomasse in der Mehrartenversion auch 50 Jahre länger um dieses Niveau zu erreichen, was auf eine verlangsamte Sukzession des Waldes hinweist.

Bei der Entwicklung der Stammanzahlen zeigen sich größere Unterschiede auf (Abbildung 5.1 rechts). Während die Modellversion mit sechs PFTs die Anzahl an allen gemessenen Stämmen im Feld um 30% unterschätzt, kann die Modellversion mit einer PFT die gesamte Stammanzahl sehr genau wiedergeben. Dabei benötigt die Mehrartenversion fast doppelt so viel Zeit um eine stabile Stammanzahl zu erreichen. Sind die Schwankungsbereiche zwischen beiden Modellversionen bei der Biomasse und Basal Area nahezu identisch, ist bei der Stammanzahl die Schwankung in der 1 PFT-Version doppelt so groß wie in der 6 PFT-Version. Dies liegt vor allem an der unterschiedlichen Gap-Bildung in beiden Versionen. In der Modellversion mit 6 PFTs wachsen unter einem großen Klimaxbaum bereits viele kleinere Bäume heran. Fällt dieser Baum um und bildet eine Lücke im Wald,

können die vorhandenen Bäume des Unterwuchses schneller nach oben wachsen. In der Version mit einer mittleren Baumart gibt es keinen ausgeprägten Unterwuchs. Entsteht eine Lücke im Wald, müssen sich zunächst erst viele neue Bäume etablieren. Dadurch ist die Schwankung der Stammanzahlen in der 1 PFT-Version viel größer.

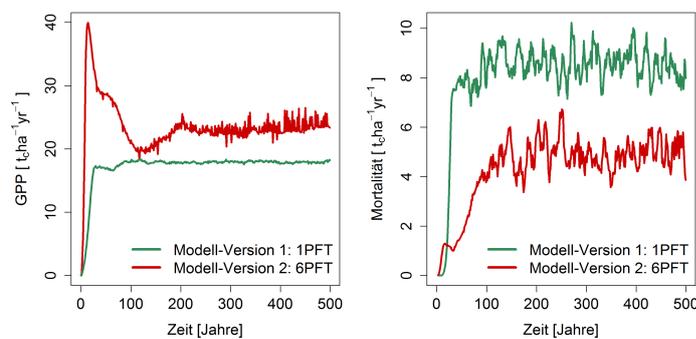


Abbildung 5.2: Vergleich der Modellversionen mit einer und sechs PFTs. Dargestellt ist die zeitliche Entwicklung der oberirdischen Brutto-Primärproduktion (GPP) und der Mortalität der Biomasse.

Erstaunlicherweise ist die Brutto-Primärproduktion in der Modell-Version mit sechs Artengruppen um bis zu 30% größer als in der Modellversion mit einer Artengruppe (Abbildung 5.2 links). Die Zeit bis zum Erreichen eines Gleichgewichtszustands der Produktion dauert mit ungefähr 200 Jahren in der 6 PFT-Version fast viermal länger als in der Version ohne Artengruppen-Unterscheidung. Des Weiteren ist die Schwankung der Produktivität in der Version mit sechs Artengruppen um das fünffache größer als in der Version mit einer Artengruppe. Generell kann man festhalten, dass die Produktivität größtenteils von den sehr produktiven Pionierarten getrieben wird. Entsteht eine Lücke im Wald, wird diese von vielen Pionieren in kurzer Zeit besiedelt - was auch zu großen Schwankungen in der zeitlichen Betrachtung der Produktivität führt. Allerdings in der 1 PFT-Modellversion gibt es keine Pionierarten, nur eine Baumart mit einer durchschnittlichen Produktivität. Deshalb sind die Schwankungen in der Dynamik der Produktivität sehr gering. Auch das geringere Niveau der Produktivität ist durch das Fehlen von Pionierarten zu begründen.

Beim Betrachten der Mortalität - hier speziell die Mortalität der Biomasse - ergibt sich ein umgedrehtes Bild (Abbildung 5.2 rechts). Die Modell-Version mit sechs Artengruppen hat eine um 40% geringere Mortalität als die Version mit nur einer Artengruppe. Die Schwankungen der Mortalität ist allerdings in beiden Versionen gleich. Die Mortalität der Biomasse wird größtenteils von den biomassereichen Klimax-Arten bestimmt. Da in der 6 PFT-Version viele Pionier-Arten und einige Klimaxarten vorkommen, liegt die Mortalität insgesamt etwas niedriger als in der 1 PFT-Version, die nur aus biomassereichen Klimaxarten besteht. Die Schwankungen in der Mortalität entstehen durch das Absterben von großen Bäumen, welche in beiden Versionen vorkommen. Dass in der Version mit sechs Artengruppen auch Pionierarten sterben, macht in der Gesamtbetrachtung der Mortalität der Biomasse keinen großen Einfluss. Das liegt daran, dass Pionierarten durch eine höhere Mortalitätsrate oft nur geringe Biomassewerte besitzen.

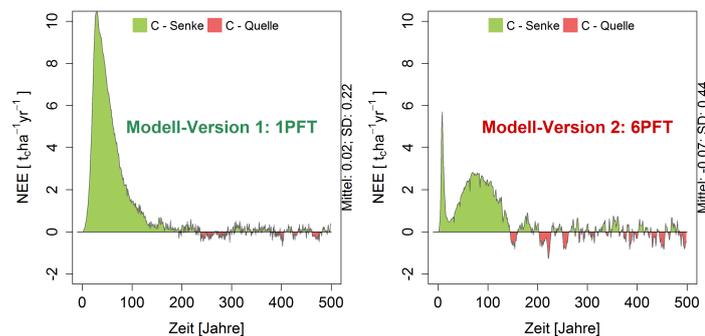


Abbildung 5.3: Vergleich der Modellversionen mit einer PFT (links) und sechs PFTs (rechts) bei der Simulation des Kohlenstoffflusses im Wald (NEE). Positive NEE-Werte entsprechen einer Kohlenstoffsenke.

Größere Unterschiede zeigen sich auch beim Betrachten des simulierten Kohlenstoffflusses im Wald (Abbildung 5.3). In beiden Versionen wurde die Sukzession eines Waldes, beginnend mit einem leeren Feld, simuliert. Den größten Unterschied ergibt sich in der Regenerationsphase des Waldes in den ersten 200 Jahren. Während die

Modell-Version mit einer PFT am Anfang bis zu $10 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1}$ pro Jahr speichert, liegt der maximale jährliche Kohlenstofffluss in der zweiten Modellversion bei nur $3 - 5 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1}$. Nach ungefähr 200 Jahren erreichen beide Modellversionen eine ausgeglichene Kohlenstoffbilanz, allerdings ist in der 6 PFT-Version die Schwankung doppelt so groß wie in der Modellversion mit einer Artengruppe. Dass die Modellversion mit einer Artengruppe am Anfang mehr Kohlenstoff binden kann, liegt an dem Vorhandensein von zahlreichen Klimaxbäumen. In der 6 PFT-Version binden am Anfang viele Pionierbäume Kohlenstoff, aber durch die Konkurrenz mit anderen Baumarten sterben diese Pionierarten auch wieder. Danach dominieren die mittel-schattentoleranten Bäume den Wald und binden Kohlenstoff. Deshalb sieht man auch zwei Spitzen in dem Kohlenstofffluss für die Version mit sechs PFTs. Wenn der Wald ausgewachsen ist, ist natürlich in beiden Versionen auch die Kohlenstoffbilanz ausgeglichen. Das die Schwankung des Kohlenstoffflusses in der 6 PFT-Version größer ist, liegt an der größeren Schwankung der Produktivität gegenüber der 1 PFT-Version.

Insgesamt ergeben sich verschiedenste Vor- und Nachteile für die Modellierung eines Tropenwaldes mit nur einer Artengruppe. Man verzichtet dadurch auf die vollständige Unterscheidung der Arten und generiert eine mittlere Baumart. Dies bedeutet eine wesentlich geringere Parameterzahl für das Waldmodell FORMIND . Auch die Kalibrierung der Parameter geht wesentlich einfacher und schneller, da es keine Konkurrenzeffekte zwischen den Arten gibt. Somit erreichen die Simulationen auch viel genauer die vorgegebenen Felddaten. Ein wesentlicher Vorteil ist auch die geringere Modelllaufzeit, da viele Prozesse schneller berechnet werden können. Dem gegenüber stehen verschiedene Nachteile. Verzichtet man auf die Gruppierung in verschiedenste Artengruppen, verliert man damit auch die typische Sukzession in tropischen Wäldern. Da man nur eine mittlere Baumart simuliert, entspricht der simulierte Wald eher einer Monokultur. Der typische Stockwerkaufbau in den Tropen geht damit verloren. Auch die Konkurrenz zwischen den Arten wird nicht mit betrachtet. Es er-

geben sich größere Unterschiede in der gesamten Mortalität und der gesamten Produktivität des Waldes.

Vor allem globale Vegetationsmodelle wie LPJ (Gerten et al., 2004; Sitch et al., 2003) verzichten auf die Abbildung der Sukzessionsdynamik in tropischen Wäldern. Das Modell LPJ betrachtet in den tropischen Wäldern nur zwei Klimaxbaumarten "Tropical broad-leaved evergreen" und "Tropical broad-leaved raingreen" (Sitch et al., 2003). Der Verzicht auf Pionierarten in diesen Modellen, welche laut der vorliegenden Studie einen wesentlichen Beitrag zur Produktivität liefern, kann die Produktivität des Waldes nach den hier vorgestellten Ergebnissen um bis zu 30% unterschätzen. Damit würden auch die ermittelten Produktivitätswerte für den Amazonas in Frage gestellt werden (Sitch et al., 2003; Poulter et al., 2010). Empfehlenswert wäre die Hinzunahme mindestens einer Pionierart in die globalen Vegetationsmodelle, um ansatzweise die Sukzession im Wald abbilden zu können. Dies würde zu genaueren Schätzungen der Produktivität, der Mortalität aber auch des Kohlenstoffflusses führen.

Zusammenfassend sollte die Frage nach der Anzahl von Artengruppen von der Fragestellung des Problems abhängen. Generell sollte man mehrere Artengruppen unterscheiden, um die beschriebenen Vorteile der simulierten Sukzession im Wald nutzen zu können. Allerdings sollte die Anzahl an Artengruppen nicht zu groß werden, um den Parametrisierungs- und Kalibrierungsaufwand möglichst im Rahmen zu halten. Um eine erste grobe Parametrisierung zu erhalten, ist eine Simulation mit nur einer Artengruppe angebracht, da man Biomasse, Basal Area und den mittleren Kohlenstofffluss damit ganz gut abschätzen kann. Möchte man detailliertere Ergebnisse für vor allem tropische Wälder erhalten, sollte man auf eine sinnvolle Artengruppierung nicht verzichten. Es besteht die Gefahr bei nur einer Artengruppe, dass wesentliche Größen der Dynamik (wie die Produktivität) deutlich unterschätzt werden.

Teil III

UNTERSUCHUNG VON STÖRUNGEN AUF DIE DYNAMIK VON TROPISCHEN WÄLDERN IN AFRIKA.

Der Teil III dieser Arbeit beschäftigt sich mit den Störungen von tropischen Wäldern, speziell in Afrika. Dazu wurde in Kapitel 6 untersucht, ob man den Status der Sukzession eines gestörten Waldgebietes bestimmen kann. Diese vorgestellte Methode hilft die Produktivität und auch den Kohlenstofffluss abschätzen zu können. Die Störungen in einem Wald können vielfältig sein. Sie können vom Menschen verursacht sein, aber auch natürliche Ursachen haben. Dazu wurde in Kapitel 7 der Einfluss von Waldbränden auf den tropischen Wald am Kilimandscharo untersucht. Hingegen Kapitel 8 beschäftigt sich mit den Auswirkungen von reduziertem Niederschlag auf einen Tropenwald in Madagaskar.

6

BESTIMMUNG DES SUKZESSIONZUSTANDES
EINES GESTÖRTEN WALDES ANHAND DER
ARTENZUSAMMENSETZUNG ZUR SCHÄTZUNG
VON KOHLENSTOFFFLÜSSEN.

Die Dynamik eines Waldes wird hauptsächlich durch die Lückenbildung und die damit verbundene Sukzession bestimmt. Durch das Umfallen eines Baumes entstehen Lücken im Wald, welche zuerst von lichtliebenden Pionier-Baumarten besiedelt werden. Nach einem bestimmten Zeitraum wird diese Lücke von hochwachsenden schattentoleranten Arten dominiert (Abbildung 6.1). Stirbt ein großer Baum und fällt um, entsteht eine neue Lücke im Wald und die Sukzession beginnt von vorn.



Abbildung 6.1: Schematische Darstellung der Sukzession in einem Waldstück. Die Lücke eines Waldes wird zuerst von Pionier-Arten besiedelt. Am Ende der Sukzession wird die Lücke von großen Klimax-Arten dominiert.

Ein ausgewachsener und ungestörter Wald wird größtenteils von Klimaxbaumarten dominiert. In den vorhandenen Lücken findet man aber auch zahlreiche Pionierarten. Wird ein Waldstück gestört, sei es durch natürliche Vorgänge wie das Umfallen von Bäumen oder durch den Menschen - zum Beispiel durch Rodung - ändert sich die Artenzusammensetzung und damit auch die Sukzession in dem Gebiet. Auf den ersten Blick kann man einem Waldgebiet nicht unbedingt ansehen, wie stark die Auswirkungen der Störung war. Die Idee dieses Abschnittes ist es, durch Schätzung des Sukzessionszustandes eines Waldgebietes, die zeitliche Dauer seit dieser Störung zu bestimmen und somit eine Näherung für das Alter dieses Waldstückes zu bekommen. Der Sukzessionszustand soll mit Hilfe der gemessenen Artenzusammensetzung und dem Waldmodell FORMIND bestimmt werden. Als Untersuchungsgebiet wird der tropische Wald am Kilimandscharo genutzt (Kapitel 2.2). In diesem Untersuchungsgebiet gibt es Waldgebiete, die unterschiedliche Störungsgrade aufweisen.

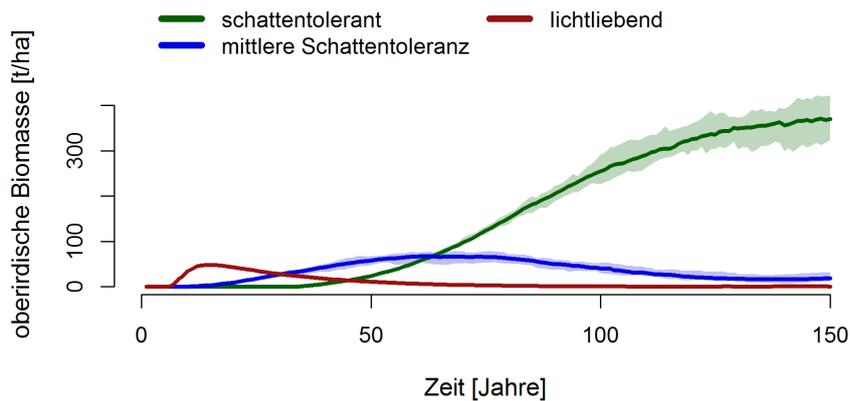


Abbildung 6.2: Simulierte Sukzession in einem ungestörten tropischen Wald am Kilimandscharo (FLM₃). Die vorkommenden Baumarten wurden in drei Lichtgruppen einsortiert. Als erstes wird die Lücke eines Waldes von Pionierarten besiedelt, danach kommen Arten mit einer mittleren Schattentoleranz und anschließend die großen Klimaxarten. Hier dargestellt ist der Mittelwert und die Schwankungen aus zehn Simulationsläufen, die jeweils ein Gebiet von einem Hektar simulieren. Diese Grafik ist ein Ausschnitt der simulierten Biomasse in [Abbildung 4.2](#)

Für einen annähernd ungestörten tropischen Wald am Kilimandscharo (Bezeichnung FLM₃) wurde bereits eine Parametrisierung für das Waldmodell FORMIND erstellt (siehe [Kapitel 4.1](#)). Dabei wurden alle vorkommenden Baumarten gruppiert in sechs Artengruppen, abhängig von deren maximal erreichbarer Höhe und deren Schattentoleranz. In diesem Kapitel betrachten wir bei der Sukzession nur die drei Schattentoleranzen (1.) schattentolerant (Klimaxarten), (2.) mittlere Schattentoleranz und (3.) lichtliebend (Pionierarten). Beginnend mit einem leeren Feld, wird das simulierte ungestörte Waldstück zuerst von den Pionierarten besiedelt ([Abbildung 6.2](#)). Nach etwa 30 Jahren findet man immer mehr Baumarten mit einer mittleren Schattentoleranz auf dem simulierten Waldstück. Es dauert ungefähr 75 Jahre, dann dominieren die schattentoleranten Klimaxarten dieses Waldstück. Nach ungefähr 200 Jahren erreicht die Biomasse einen stabilen Zustand.

Nachdem simuliert wurde, wie die Sukzession in einem ungestörten Waldstück abläuft, soll jetzt anhand der Artenzusammensetzung von gestörten Gebieten der Sukzessionsstatus dieser Gebiete abgeschätzt werden. Am Kilimandscharo gibt es neben dem ungestörten Untersuchungsgebiet (FLM₃) auch weitere Waldstücke, die allerdings gestört sind. Ein untersuchtes Gebiet ist wenig gestört durch vergangene Abholzung (FLM₆) und weiteres Gebiet ist stärker gestört durch Feuer und Abholzung (FLM₁).

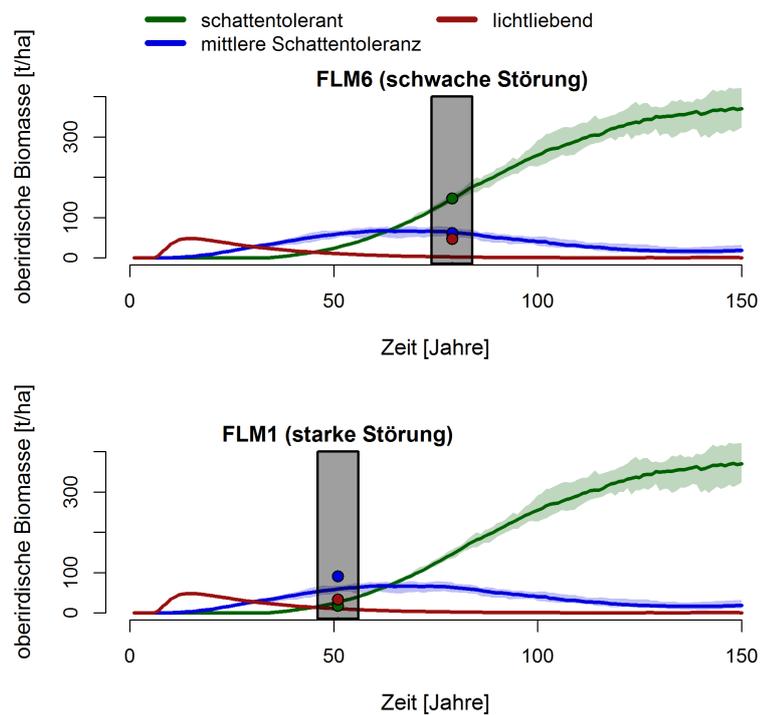


Abbildung 6.3: Simulierte Arten-Sukzession in einem ungestörten Waldgebiet am Kilimandscharo. Dargestellt ist zusätzlich die Artenzusammensetzung in einem gestörten Waldgebiet am Kilimandscharo (oben FLM₆, unten FLM₁) und die Abschätzung des Sukzessionsalters.

Das wenig gestörte Gebiet (FLM₆) wird von schattentoleranten Arten dominiert, allerdings machen Pionierarten und Baumarten mit einer mittleren Schattentoleranz jeweils auch 25% Anteil an der gesamten oberirdischen Biomasse aus. Diese Zusammensetzung deutet auf einen Sukzessionsstatus hin, indem ein Übergang von Baumarten

ten mit mittlerer Schattentoleranz zu schattentoleranten Baumarten stattfindet. Vergleicht man diese Artenzusammensetzung mit der simulierten Sukzession eines ungestörten Waldes, kann man den Stand der Sukzession näherungsweise abschätzen. Dazu wurde der kleinste quadratische Abstand zwischen Artenzusammensetzung des untersuchten gestörten Gebietes und der ungestörten Sukzession untersucht. Im Fall des wenig gestörten Gebietes ergab sich dabei ein Sukzessionsalter von ungefähr **75 Jahren** (Abbildung 6.3).

Das durch Abholzung und Feuer stark gestörte Waldstück (FLM₁) wird von Baumarten mit einer mittleren Schattentoleranz dominiert. Klimaxarten spielen in diesem Untersuchungsgebiet eine untergeordnete Rolle (10% Anteil). Pionierarten haben mit 25% einen relativ hohen Anteil an der gesamten oberirdischen Biomasse. Damit ist dieses Waldstück wahrscheinlich noch in einem frühen Sukzessionsstatus. Durch einen Abgleich der Artenzusammensetzung mit der ungestörten Sukzession ergab sich ein Sukzessionsalter von **50 Jahren** (Abbildung 6.3). Somit befindet sich das stark gestörte Waldstück (FLM₁) in einem früheren Sukzessionsstatus als das weniger gestörte Waldstück (FLM₆).

Diese einfache Methode ermöglicht somit das Abschätzen des Sukzessionsstatus eines Waldstückes anhand der Artenzusammensetzung. Dieser Ansatz ist nur gerechtfertigt, wenn die Referenz-Sukzession eines ungestörten Waldes vorliegt, mit ähnlichen klimatischen Bedingungen wie das Untersuchungsgebiet. In dem untersuchten Fall liegt die simulierte Sukzession eines ungestörten tropischen Waldes am Kilimandscharo vor. Die weiteren Waldstücke liegen auf der gleichen Höhenstufe mit ähnlichen klimatischen Bedingungen. Auch das Artenvorkommen ist vergleichbar in allen drei untersuchten Waldstücken. Allerdings ist die ganze Methodik abhängig von einer adäquaten Sukzessionsdynamik des ungestörten Gebietes. Die simulierte Sukzession ist schwer zu validieren, da dafür fast keine Messdaten vorlagen.

Eine weitere Annahme ist, dass die Störungen im Untersuchungsgebiet so stark waren, dass großflächig die Artenzusammensetzung beeinflusst wurde. Kleinflächige Störungen können mit dieser Methodik nicht erkannt werden, weil es dann zur Vermischung von verschiedenen Sukzessionsdynamiken im selben untersuchten Gebiet kommen kann. Somit gelten die dargestellten Ergebnisse nur unter der Annahme, dass die herangezogenen Inventurdaten repräsentativ für eine größere Fläche sind. Da die Inventurdaten eine vergleichsweise kleine Fläche von 0,25 bis 1,0 Hektar abdecken, ist schwer zu beurteilen, ob diese Inventurdaten tatsächlich repräsentativ für den untersuchten Waldtyp sind. Die Wälder am Kilimandscharo sind sehr verschiedenartig und räumlich sehr heterogen (Hemp, 2002, 2005, 2006c, 2009). Somit wäre eine Größe des Untersuchungsgebiet von mindestens fünf bis zehn Hektar wünschenswert, um die Ergebnisse dieses Kapitels mit einer größeren Konfidenz zu präsentieren (Dilling, 2012, persönliche Kommunikation mit L.Dilling).

Eine mögliche Anwendung der Bestimmung des Sukzessionsstatus und damit auch des Alters eines Waldstückes, wäre die Abschätzung von Größen wie Produktivität oder Kohlenstofffluss in einem gestörten Waldgebiet. Diese Größen kann man schwer oder nur mit viel Aufwand im Feld messen. Weiß man, in welchem Status der Wald sich befindet, kann man auf simulierte Walddynamiken zurückgreifen und die gesuchten Werte entnehmen.

Da für den ungestörten tropischen Wald am Kilimandscharo bereits eine Parametrisierung vorliegt (siehe Kapitel 4.1), kann man mit dem Wissen des Sukzessionsalter der gestörten Gebiete entsprechende Werte für Produktivität und Kohlenstofffluss bestimmen (Abbildung 6.4). Für den wenig gestörten Wald (FLM6) ergibt sich eine Bruttoprimärproduktion (GPP) von $25 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. Im stark gestörten Waldgebiet liegt die GPP noch höher bei $29 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. Zum Vergleich lag die GPP im ungestörten Wald bei $23 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. Somit ist ein Wald in

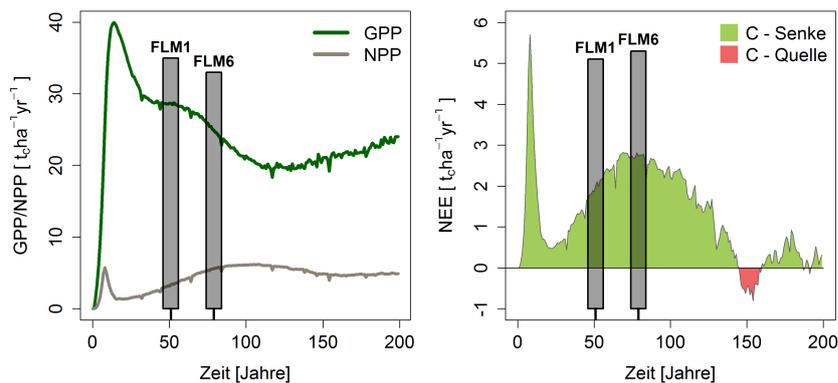


Abbildung 6.4: Simulierte GPP bzw. NPP (links) und der Kohlenstofffluss (rechts) in einem ungestörten tropischen Wald am Kilimandscharo (FLM₃). Diese Grafiken sind Ausschnitte der simulierten Werte aus den Abbildungen 4.5 und 4.7. Zusätzlich sind mit grauen Balken die Sukzessions-Alter der untersuchten gestörten Gebiete dargestellt.

einem frühen Sukzessionsstatus um bis zu 25% produktiver als im ungestörten Gleichgewichtszustand.

Betrachtet man den Kohlenstofffluss für den stark gestörten Wald (FLM₁), dann liegt dieser ungefähr bei $+2 \text{ t}_\text{C}\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$, beim wenig gestörten Wald (FLM₆) sogar bei $+3 \text{ t}_\text{C}\text{ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ (Abbildung 6.4). Somit nimmt der Kohlenstofffluss bis zu einem bestimmten Zeitpunkt mit dem Sukzessionsalter zu, obwohl die Produktivität zurück geht. Das liegt an einer sich reduzierenden Respiration der Vegetation. Ab ungefähr 100 Jahren geht die ausgeprägte Kohlenstoffsenke allerdings zurück bis es dann ab ungefähr 200 Jahren eine ausgeglichene Kohlenstoffbilanz ergibt.

Mit dieser beschriebenen Methode und dem Wissen der Artenzusammensetzung kann man abschätzen, dass die untersuchten Gebiete FLM₁ und FLM₆ Kohlenstoffsenken sein müssten. Das stark gestörte Waldgebiet (FLM₁) wird noch ungefähr 100 Jahre eine Kohlenstoffsenke sein, das wenig gestörte Waldgebiet (FLM₆) noch 50 Jahre. Danach erreichen beide Gebiete eine ausgeglichene Kohlenstoffbi-

lanz. In dieser Bilanz wird allerdings vernachlässigt, dass Kohlenstoff-Emissionen durch die eigentliche Störung wie Feuer oder Abholzung entstehen. Wie stark diese Auswirkungen auf die Kohlenstoffbilanz aber auch auf die Walddynamik sind, wird im folgenden Kapitel untersucht (Kapitel 7).

Da die Sukzession größtenteils von dem Anteil der Pionierarten in einem Bestand bestimmt wird, ist es interessant, die Entwicklung der Waldproduktivität in Abhängigkeit vom Anteil der Pioniere in diesem Wald darzustellen (Abbildung 6.5). Dies ist eine Vereinfachung zur letzten Methode, da nicht mehr die komplette Artenzusammensetzung betrachtet wird, sondern die Sukzession im Wald nur auf den Anteil der Pioniere im Wald reduziert wird. Der Anteil der Pioniere wird in diesem Beispiel als Anteil der Biomasse der Pioniere an der gesamten oberirdischen Biomasse berechnet. Denkbar wäre auch den Anteil über die Stammanzahlen zu bestimmen. Allerdings wurde in Kapitel 4.1 festgestellt, dass die vorgestellte Parametrisierung die im Feld gemessenen Stammanzahlen nicht mit so einer Genauigkeit wiedergeben kann wie die oberirdische Biomasse.

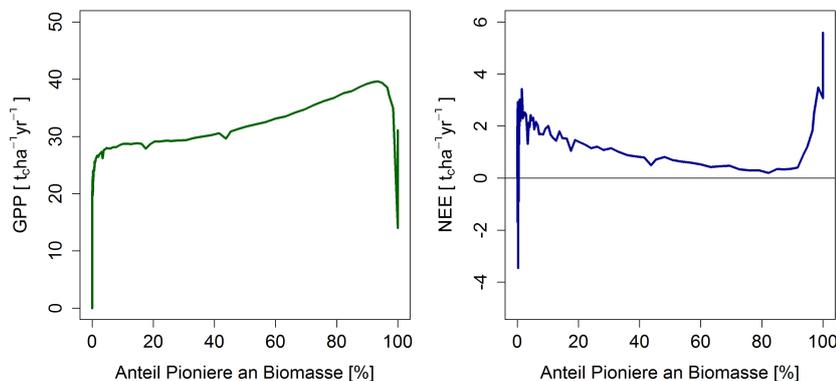


Abbildung 6.5: Simulierte Bruttoprimärproduktion (GPP, links) und der Kohlenstofffluss (NEE, rechts) in einem ungestörten tropischen Wald am Kilimandscharo (FLM₃) in Abhängigkeit vom Anteil der Pioniere im Wald. Der Anteil der Pioniere wurde über den Anteil der Biomasse an der gesamten oberirdischen Biomasse berechnet.

Generell zeigt sich ein steigender Trend der Bruttoprimärproduktion mit steigendem Anteil an Pionieren in einem Wald (Abbildung 6.5). In einem ausgewachsenen Wald ist der Anteil der Pioniere sehr gering, was zu einer reduzierten Produktivität führt. Das liegt daran, dass in diesem Fall der Wald von Klimaxarten dominiert wird, welche nicht so produktiv sind. Der untersuchte Wald am Kilimandscharo hat einen sehr geringen Anteil von Pionierarten und eine mittlere Produktivität von $23 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. In einem Wald mit einem hohen Anteil von Pionieren kann die Produktivität um bis zu 70% höher sein. Das die Produktivität stark sinkt für einen Anteil der Pionierarten um die 100% liegt daran, dass dieser Zustand nur in der Anwuchsphase eines Waldes möglich ist - es befinden sich fast keine Bäume in diesem Gebiet und es etablieren sich nur kleine Pionierbäume mit einer geringen absoluten Produktivität. Mit dieser Analyse zeigt sich wieder, wie wichtig das Betrachten der Pionierarten in einem Wald für die Abschätzung der Produktivität ist (vergleiche Diskussion auf Seite 75). Eine Vernachlässigung der Pionierarten würde die Produktivität des Waldes stark unterschätzen.

Ein nicht so deutlicher Trend zeigt sich beim Betrachten der Kohlenstoffbilanz (NEE) in Abhängigkeit vom Anteil der Pioniere im Wald (Abbildung 6.5 rechts). Besteht ein Wald fast vollständig aus Pionierarten, ist dieser Wald eine Kohlenstoffsенke mit bis zu 5 Tonnen Kohlenstoff pro Hektar und Jahr. Dies tritt vor allem in der Anwuchsphase eines Waldes ein - es etablieren sich viele neue Bäume und binden Kohlenstoff. Für Wälder mit einem geringem Anteil an Pionieren kann der Wald eine Kohlenstoffsенke oder -quelle sein (Werte zwischen $+3$ und $-3 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$). Dies sind größtenteils Gebiete im Wald, die sich im Klimaxstadium befinden. In diesem Stadium stehen viele große Klimaxbäume im Wald und binden viel Kohlenstoff. Allerdings kann das Sterben eines großen Baumes zu einer starken negativen Bilanz führen. Insgesamt ist die Kohlenstoffbilanz für Wälder mit wenigen Pionieren ausgeglichen, unterliegt aber einer großen Varianz. Basierend auf den gezeigten Simulation, weisen Wälder mit einem

Pionieranteil größer 10% eine positive Kohlenstoffbilanz auf, die aber je nach Anteil der Pionierbäume zwischen $+0.5$ und $+5.0 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ liegen kann. Es zeigt sich, dass im Untersuchungsgebiet ein Zusammenhang zwischen Kohlenstoffbilanz und vorhandenen Pionierbäumen besteht. Sind im Wald allerdings fast keine Pioniere vorhanden, kann der Wald eine Kohlenstoffsенke aber auch -quelle sein.

Zusammenfassend zeigt diese Studie, dass der Anteil von Pionierbäumen in einem Wald ein guter Indikator ist, um die Produktivität und die Kohlenstoffbilanz des Waldes abzuschätzen. Dabei zeigt sich die Wichtigkeit der Betrachtung von Pionierarten in einer Waldsukzession. Eine Vernachlässigung würde die Waldproduktivität unterschätzen und ein verfälschtes Ergebnis für die Kohlenstoffbilanz erzeugen.

7

DER EINFLUSS VON WALDBRÄNDEN AUF DEN TROPENWALD AM KILIMANDSCHARO

7.1 EINFÜHRUNG

Tropische Wälder sind durch ihren Artenreichtum eines der wichtigsten Ökosysteme auf unserem Planeten. Afrikanische Regenwälder sind nicht so artenreich wie amerikanische oder asiatische Regenwälder (Primack and Corlett, 2011), zeichnen sich aber durch ihren hohen Anteil von endemischen Arten aus (Fairman et al., 2011). Dies liegt an der frühzeitigen Isolierung der tropischen Wälder in Afrika, unter anderem auch in den tansanischen Bergregionen des Kilimandscharos und der Eastern Arc Mountains. Allerdings sind diese afrikanischen Wälder durch verschiedenste Faktoren bedroht, insbesondere durch Feuer. Fast 70% aller weltweiten Waldbrände findet man in Afrika (Hemp, 2006c; Simon et al., 2004). Verursacht sind diese Feuer selten durch natürliche Ursachen wie Blitzeinschlag, oft ist der Mensch der Auslöser (Hirschberger, 2012). Dies kann durch die Umwandlung in landwirtschaftliche Flächen passieren, aber auch durch Wildddiebe oder Sammler (Hemp, 2005; Hirschberger, 2012).

Diese Feuer sind auch ein einflussreicher ökologischer Faktor in den Wäldern am Kilimandscharo (Axmacher et al., 2006; Hemp, 2005, 2006c). In den letzten 100 Jahren sind dabei die Auswirkungen von Feuer auf die Vegetation immer größer geworden, begründet durch klimatische Änderungen als auch durch die Folgen der wachsenden Bevölkerung im Gebiet am Kilimandscharo. Die obere Waldgrenze ging dabei schon um bis zu 800 Höhenmeter zurück. Folglich wurden ungefähr 15% der Waldfläche am Kilimandscharo in den letzten 40 Jahren zerstört (Hemp, 2006c). Ein Waldfeuer hat Einfluss auf die Artenzusammensetzung des Waldes, den Wasserhaushalt und die lebende Biomasse (Whelan, 1995). Dies hat auch Folgen für die Wasserversorgung von Ackerflächen in den Tiefländern, welches auch eine wichtige Existenzgrundlage vieler Bewohner beeinflussen kann (Alrutz, 2013).

Für die Analyse der Auswirkungen von Feuerereignissen auf die Struktur und Dynamik von tropischen Wäldern wurde das Waldmodell

FORMIND (Kapitel 3.1) für das Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo parametrisiert und um das FeuermodeLL FORFIRE (Kapitel 3.2.3) erweitert. Speziell sollen folgende Fragen beantwortet werden:

1. Wie stark ist der Einfluss von Waldbränden auf die oberirdische Biomasse, die Produktivität und die Kohlenstoffbilanz des tropischen Waldes am Kilimandscharo?
2. Wie lange dauert die Regeneration des Waldes nach Waldbränden?
3. Wie stark ist die Änderung der oberirdischen Biomasse, der Artenzusammensetzung und der Kohlenstoffbilanz des Waldes durch regelmäßige Waldbrände?

7.2 METHODEN

Um die Auswirkungen von Feuer zu analysieren, wurde eine Waldfläche von neun Hektar über einen Zeitraum von 500 Jahren simuliert (Parametrisierung siehe Kapitel 4.1). Das FeuermodeLL FORFIRE besitzt vier Parameter: die mittlere Feuerhäufigkeit, die mittlere Feuergröße, die mittlere Feuerstärke und die Feuertoleranz der einzelnen Artengruppen. Um die Feuerhäufigkeit im Untersuchungsgebiet zu bestimmen, wurden die Satellitendatensätze "MODIS Burned Area Product MCD45" von 2000 bis 2012 ausgewertet. Diese Karten zeigen die monatlich verbrannte Fläche in einem Gebiet durch spektrale Abweichungen und Änderungen in der Vegetation auf. Eine Studie für den Krüger Nationalpark zeigte eine gute Übereinstimmung zwischen Felddaten zu Feuerflächen und MODIS-Daten (Archibald and Roy, 2009).

Im Gebiet der Savanne am Kilimandscharo gibt es fast jedes Jahr ein Feuer, in den tropischen Wäldern dieser Region etwas seltener (Hemp,

2006c). Die Analyse der verfügbaren Satellitendaten von 2000 bis 2012 für das gesamte Gebiet am Kilimandscharo ergab, dass im Schnitt alle drei bis vier Jahre ein großflächiges Feuer auftritt (Alrutz, 2013). Die Waldbrände haben dabei eine Größe zwischen 1 und 10 Hektar. Die größeren Feuer wurden in den Jahren 2001, 2004, 2007 und 2009 beobachtet. Meist kommen sie in den Trockenzeiten vor, welche durch die El Nino Southern Oscillation (ENSO) geprägt sind (Axmacher et al., 2006).

Die Satellitendaten zeigen, dass im Mittel ein Feuer ungefähr 2 Hektar groß ist. Da der simulierte Wald im Modell eine Größe von 9 Hektar hat, wurde deshalb die mittlere Feuerfläche auf 20% der betrachteten Waldfläche festgelegt - welches auch Erfahrungen aus anderen Gebieten entspricht (Alrutz, 2013; Cochrane et al., 1999; Green, 1989; Goldammer, 1993). Die Feuerstärke gibt den Unterschied zwischen einem leichten Bodenfeuer (Feuerstärke = 0,1) oder einem starken Kronenfeuer (Feuerstärke = 1,0) an. Aus der Literatur sind nur wenige Daten für diesen Parameter bekannt. Für die weiteren Analysen wurde ein Wert von 0,55 festgelegt (Alrutz, 2013; Busing and Solomon, 2006; Dale and Hemstrom, 1984). Die Parameter für das Feuermmodell FORFIRE findet man in Tabelle 7.1.

PARAMETER	ERKLÄRUNG	WERT
Feuerhäufigkeit	Mittlere Zeit zwischen zwei Feuerereignissen	4 Jahre
Feuergröße	Mittlere Größe eines Feuers bezogen auf die betrachtete Fläche	20 %
Feuerstärke	Indikator [0-1] für die Stärke und die Art des Feuers (leichtes Bodenfeuer bis starkes Kronenfeuer)	0,55

Tabelle 7.1: Die Parameter des Feuermodells FORFIRE für das Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo.

Die Sterblichkeit eines Baumes bei einem Feuer wird dabei durch seine Feuertoleranz beeinflusst (Abbildung 3.12 in Kapitel 3.2.3). Bei der Feuertoleranz unterscheidet man 4 Gruppen: Arten mit der Feuertoleranzgruppe 1 verbrennen bei jedem Feuer, wohingegen die Feuertoleranzgruppe 4 sehr resistent gegenüber Feuer ist (Busing and Solomon, 2006). Für jede Baumart im Untersuchungsgebiet wurde durch die Literatur oder Expertenwissen die Feuertoleranz festgelegt (vollständige Auflistung siehe Anhang A.1). Hierbei ist vor allem die Rindendicke ausschlaggebend (Bond and Van Wilgen, 1996). Je dicker eine Rinde ist, desto geringer ist die Hitzeentwicklung in der Kambiumschicht des Baumes (verantwortlich für das Wachstum des Baumes). Im Untersuchungsgebiet haben zum Beispiel die Arten *Agarstia salicifolia* und *Morella salicifolia* eine besonders dicke Rinde und gelten deshalb als feuertolerant (Hemp, 2006a,c, 2009). Die Art *Alagium chinense* ist eine laubabwerfende Art, welches auch als Anpassung an das Auftreten von Feuer gilt (Hemp, 2006a; Tutul et al., 2010). Die drei genannten Arten gehören zur Artengruppe 4 (vergleiche Tabelle 7.2). Diese Artengruppe 4 wurde somit als feuertolerant eingestuft (Feuertoleranz 4). Die Art *Ilex mitis* gilt hingegen als feuerintolerant, da bei einem Feuerexperiment alle Bäume dieser Art starben (Rasolondarasana and Goodman, 2006). Diese Art gehört zur Artengruppe 2, welche insgesamt als feuerintolerant (Feuertoleranz 1) eingestuft wurde. Für jede Artengruppe wurde eine Feuertoleranz festgelegt, je nach Feuertoleranz der einzelnen Baumarten in der entsprechenden Artengruppe (Tabelle 7.2).

PFT	WUCHSHÖHE [M]	LICHTBEDÜRFNIS	FEUERTOLERANZ
1	> 33	schattentolerant	2
2		schattentolerant	1
3	16 - 33	mittel	1
4		schattenintolerant	4
5	< 16	schattentolerant	2
6		schattenintolerant	2

Tabelle 7.2: Einordnung aller Baumarten im Untersuchungsgebiet in 6 Artengruppen je nach maximaler Höhe und Schattentoleranz. Jeder Artengruppe wurde eine Feuertoleranz zugeordnet. Für die Feuertoleranz gibt es vier Abstufungen. Bei Feuertoleranzgruppe 1 verbrennt der Baum immer bei einem Feuer, wohingegen die Feuertoleranzgruppe 4 sehr resistent gegenüber Feuer ist.

7.3 SIMULATIONSERGEBNISSE

Der Einfluss von einem Waldbrand auf die Waldstruktur und -dynamik

Um die Auswirkungen eines großflächigen Feuers auf die Waldstruktur und die Dynamik im Wald zu verstehen, wurde bei der Simulation mit dem Waldmodell FORMIND zunächst ein einzelnes Feuer simuliert (Abbildung 7.1). Das Untersuchungsgebiet ist ein tropischer Wald am Kilimandscharo. Nach 600 Jahren Simulation eines Waldgebietes von neun Hektar ohne Störungen, wurde ein großflächiges Feuer realisiert (Größe 60%, Stärke 0,67).

Bei dem simulierten Feuer wurde die gesamte oberirdische Biomasse um 52% reduziert (Abbildung 7.2). Insgesamt dauert es nach dem Feuer bis zu 400 Jahre, bis die Biomasse des Waldes wieder im Gleichgewicht ist und das Niveau eines ungestörten Waldes erreicht. Vergli-

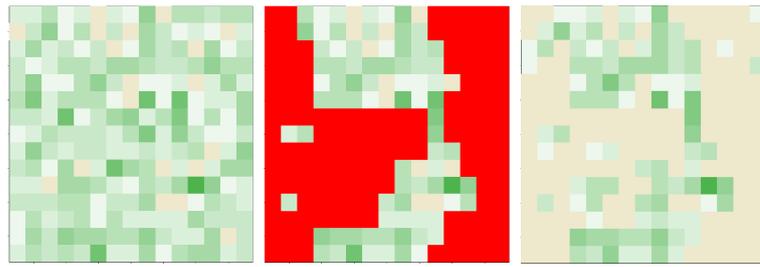


Abbildung 7.1: Die Heterogenität der Biomasse im Wald vor dem simulierten Feuer (links), während des Feuers (Mitte) und nach dem Feuer (rechts). Dabei gibt der grün-Level die Menge an oberirdischer Biomasse an, braun entspricht einer Lücke ohne Biomasse im Wald. Die Ausbreitung des simulierten Feuers ist in der Farbe rot dargestellt. Bis zum Feuerereignis wurde der Wald ungestört auf einer Fläche von 9 Hektar über 600 Jahre simuliert.

chen mit der Sukzession im ungestörten Wald, liegt dies hauptsächlich an den Klimaxarten, die bis zu viermal länger benötigen um das Biomasse - Niveau des ungestörten Waldes zu erreichen. Bis zu 50 Jahre nach dem Feuerereignis gehen auch noch die Kohlenstoffbestände im Totholz als auch im Boden zurück. Es dauert 300 Jahre bis sich diese Bestände stabilisieren.

Durch die verschiedenen Feuertoleranzen, aber auch durch die unterschiedlichen Baumgrößenverteilungen der einzelnen Baumarten, wirkt sich das Feuer unterschiedlich auf die Artengruppen aus (Abbildung 7.2 rechts). Dabei wurde die Biomasse der dominierenden Artengruppe 1 um 50% reduziert, die Biomasse der weiteren Artengruppen um ungefähr 60%. Nach dem Feuer beginnt auf den verbrannten Flächen die Sukzession von vorn. Zuerst besiedeln die Pionierarten der Artengruppe 6 diese Gebiete. Auch die bisher abwesenden Baumarten der Artengruppe 4 (feuertolerant, schattenintolerant) können sich jetzt in dem Wald etablieren. Nach ungefähr 50 Jahren steigt dann auch die Biomasse der Bäume mit einer mittleren Schattentoleranz und einer hohen Schattentoleranz wieder an.

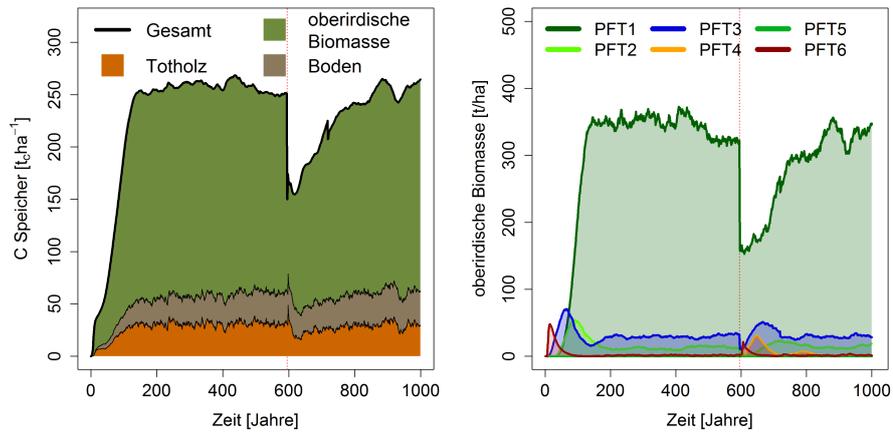


Abbildung 7.2: Zeitliche Entwicklung der simulierten oberirdischen Biomasse, des Totholz und des Bodenpools für das Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo. Im Jahr 600 wurde ein großflächiges Feuer simuliert. Zusätzlich wird auf der rechten Seite die Entwicklung der oberirdischen Biomasse je Artengruppe dargestellt.

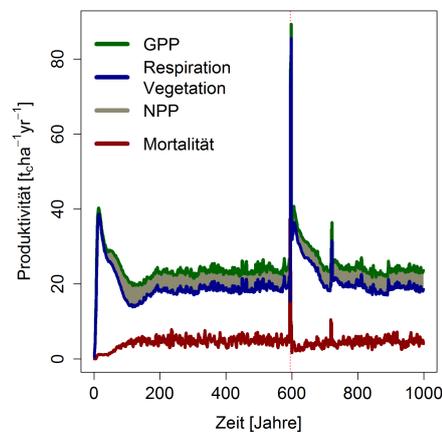


Abbildung 7.3: Zeitliche Entwicklung der simulierten Produktivität und Mortalität im Wald für das Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo. Im Jahr 600 wurde ein großflächiges Feuer simuliert. Dargestellt ist die Bruttoprümarproduktion (GPP), Respiration, Nettoprümarproduktion und Mortalität für das simulierte Waldgebiet.

Die Produktivität des Waldes ist zwei Jahre nach dem Feuer bis zu dreimal so groß wie vor dem Feuer (bis zu $80 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, Abbildung 7.3). Die höhere Produktivität wird hauptsächlich von den zahlreichen neu wachsenden Pionierarten auf den verbrannten Flächen bestimmt. Auch die Respiration der lebenden Vegetation steigt nach dem Waldbrand kurzzeitig um das Vierfache an. Die resultierende Nettoprimärproduktion bleibt allerdings nach dem Feuer unverändert bei dem Wert von ungefähr $4,5 \text{ t}_c$ pro Hektar und Jahr. Produktivität als auch Respiration erreichen erst 200 Jahre nach dem Waldbrand wieder das Niveau von vor dem Feuer (Abbildung 7.3). Die Mortalität ist während des Feuers sehr hoch, erreicht aber schon nach 50 Jahren annähernd wieder das Niveau von 5 t_c pro Hektar und Jahr.

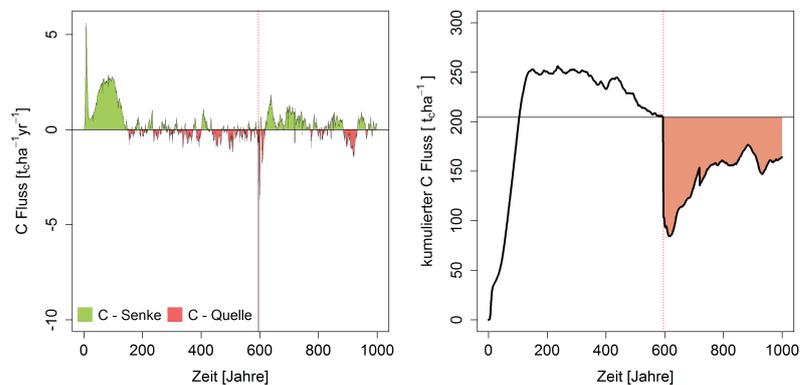


Abbildung 7.4: Zeitliche Entwicklung des Kohlenstoffflusses (NEE) für den simulierten Wald am Kilimandscharo. Positive Werte entsprechen einer Kohlenstoffbindung im Wald. Im Jahr 600 wurde ein großflächiges Feuer simuliert welches zu einer Kohlenstoffquelle führte. Links: jährlicher Kohlenstofffluss (NEE). Rechts: kumulierter Kohlenstofffluss. Die waagerechte Linie entspricht dem kumulierten Kohlenstofffluss kurz vor dem Waldbrand.

In der Kohlenstoffbilanz kommt es zu einem negativen Ausschlag, da während des Feuers bis zu 100 Tonnen Kohlenstoff pro Hektar ausgestoßen werden (Abbildung 7.4). Bis zu 20 Jahre nach dem Feuer bleibt die Kohlenstoffbilanz noch negativ mit einem jährlichen Ausstoß von einer Tonne Kohlenstoff pro Hektar. In den folgenden 100

Jahren nimmt der Wald mehr Kohlenstoff auf als er abgibt, im Mittel 0.7 Tonnen pro Jahr. Insgesamt ist die Kohlenstoffbilanz erst 300 Jahre nach dem Feuer wieder ausgeglichen, benötigt somit 100 Jahre länger als in einer ungestörten Sukzession (Abbildung 7.4 links).

Betrachtet man den kumulierten Kohlenstofffluss inklusive dem freigesetzten Kohlenstoffs während des Feuers, kann der Wald auch 400 Jahre nach dem Feuer nicht so viel Kohlenstoff binden, um wieder das Niveau von vor dem Feuer zu erreichen (Abbildung 7.4 rechts). Während des Feuers wurden 100 Tonnen Kohlenstoff ausgestoßen, in den folgenden 400 Jahren aber bilanziell nur 50 Tonnen Kohlenstoff gebunden. Die Gesamtbilanz des Kohlenstoffflusses inklusive des Feuerereignisses bleibt somit negativ, der Wald kann die Kohlenstoffbilanz nach einem großen Waldbrand nicht wieder ausgleichen.

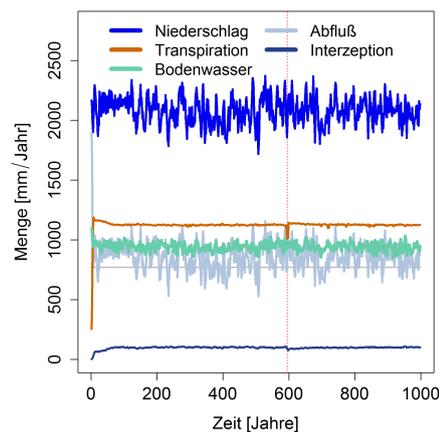


Abbildung 7.5: Zeitliche Entwicklung der Prozesse im Wasserhaushalt des Waldes. Im Jahr 600 wurde ein großflächiges Feuer simuliert.

Der Wasserhaushalt des Waldes bleibt in der Simulation weitestgehend unberührt von den Folgen eines großflächigen Feuers (Abbildung 7.5). Obwohl die Transpiration kurz nach dem Feuer um bis zu 20% zurückgeht, bleibt der Bodenwassergehalt relativ stabil. Die Transpiration erreicht schon nach 10 Jahren wieder das Niveau von vor dem Feuer. In diesem Szenario kommt es zu keiner Reduktion des Baumwachstums durch Wasserknappheit.

Der Einfluss von regelmäßigen Feuerereignissen auf die Waldstruktur

Um die Folgen von regelmäßig auftretenden Feuerereignissen auf die Waldstruktur und -dynamik abschätzen zu können, wurden bei der Simulation mit dem Waldmodell FORMIND zahlreiche Feuer simuliert. Im Mittel wurde alle 4 Jahre ein Feuer der Größe von 20% des Simulationsgebietes (9 Hektar) simuliert (Parameter siehe Tabelle 7.1). Dieses Szenario entspricht den vorangegangenen Analysen der Satellitendaten über Feuergebiete am Kilimandscharo. Das Untersuchungsgebiet ist wie im letzten Kapitel der tropische Wald am Kilimandscharo.

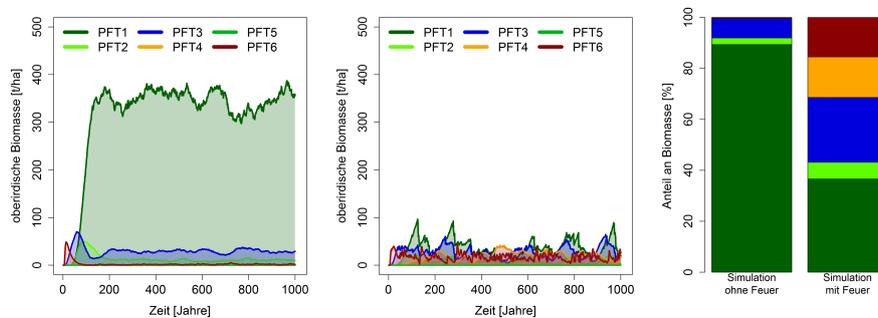


Abbildung 7.6: Zeitliche Entwicklung der oberirdischen Biomasse für den simulierten Wald am Kilimandscharo. Links: Biomasse des ungestörten Waldes. Mitte: Biomasse eines durch Feuer gestörten Waldes. Im Mittel gibt es ein Feuer in diesem Gebiet aller 4 Jahre. Rechts: Vergleich der mittleren Artenzusammensetzung für einen ungestörten und gestörten Wald. Insgesamt wurde ein Wald der Größe von 9 Hektar simuliert.

Im Vergleich zu dem ungestörten Szenario, wird die Dynamik im Wald erheblich gestört (Abbildung 7.6). Die gesamte oberirdische Biomasse wird um 70% reduziert, der Wald verliert somit 270 Tonnen an Biomasse. Dabei ist die erste Artengruppe mit den großen Klimaxarten der größte Verlierer, denn diese Artengruppe verliert 88% ihrer Biomasse. Die zweite Artengruppe verliert 30% an Biomasse und die dritte Gruppe nur 5% ihrer Biomasse. Die Pionierarten (PFT 4 und 6) können hingegen wesentlich an Biomasse zu nehmen. Beide Ar-

tengruppen kommen in dem Feuerszenario auf einen Anteil an der gesamten Biomasse von je 15%, während sie im ungestörten Szenario keine Rolle spielten.

Der gestörte Wald erreicht kein Gleichgewichtszustand bezüglich der Artenzusammensetzung. Die Klimaxarten (PFT₁) können kurzzeitig an Biomasse zulegen und den Wald dominieren, verlieren aber bei einem Feuerereignis sehr viel an Biomasse. Insgesamt haben die schattentoleranten Baumarten (PFT₁ und 2) nur noch einen Anteil von insgesamt 40% an der gesamten Biomasse, was über die zeitliche Entwicklung sehr stark schwankt (10-75%).

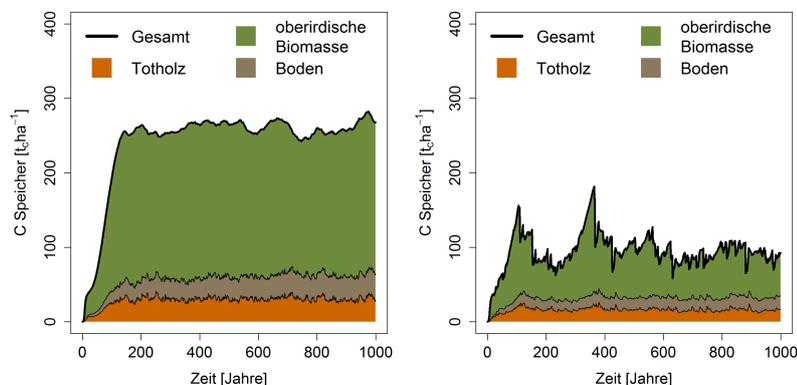


Abbildung 7.7: Zeitliche Entwicklung der Kohlenstoffbestände für den simulierten Wald am Kilimandscharo. Links: Kohlenstoffbestände des ungestörten Waldes. Rechts: Kohlenstoffbestände eines durch regelmäßig auftretende Feuer gestörten Waldes.

Nicht nur die oberirdische Biomasse geht zurück, auch die Menge an gebundenen Kohlenstoff im Totholz und im Boden geht jeweils um 48% zurück (Abbildung 7.7). Die Schwankungen innerhalb dieser beiden Bestände sind vergleichbar mit dem ungestörten Szenario. Lediglich die Zeit bis zum Erreichen eines ausgeglichenen Zustandes der Kohlenstoffbestände im Boden und Totholz ist um 100 Jahre länger.

Durch die hohen Emissionen an Kohlenstoff während eines Feuers und der zahlreichen Kohlenstoffbindung in der Regenerationsphase nach einem Feuer ist die Schwankung des Kohlenstoffflusses (NEE)

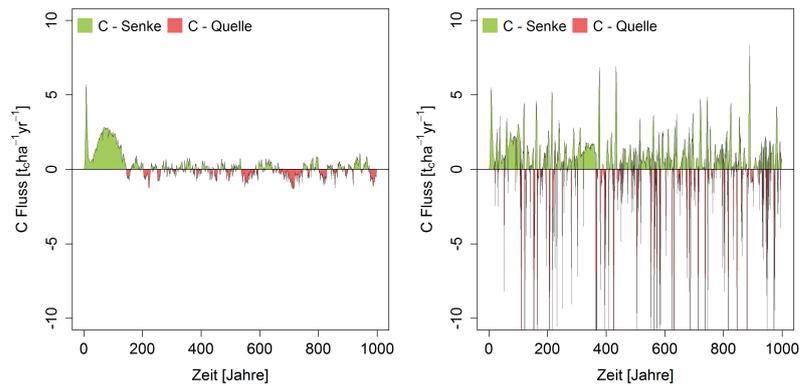


Abbildung 7.8: Zeitliche Entwicklung des Kohlenstoffflusses für den simulierten Wald am Kilimandscharo. Es wurde eine Waldfläche von 9 Hektar simuliert. Positive Werte entsprechen einer Kohlenstoffspeicherung im Wald. Links: Kohlenstoffbilanz des ungestörten Waldes. Rechts: Kohlenstoffbilanz eines durch regelmäßig auftretende Feuer gestörten Waldes.

sehr hoch (Abbildung 7.8). Im ungestörten Wald ist die Standardabweichung des Kohlenstoffflusses bei $0.5 t_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, hingegen im Szenario mit regelmäßigen Waldbränden ist die Standardabweichung bis zu zehnmal höher. Allerdings ist der mittlere Kohlenstofffluss genau wie im ungestörten Szenario ausgeglichen bei Null.

7.4 DISKUSSION

Feuer sind die wichtigste Störungsart bei der Betrachtung der terrestrischen Biosphere (Bowman et al., 2009; Pfeiffer et al., 2013). Der Bedarf an Forschung für die Auswirkungen von Feuer auf die tropischen Wälder ist sehr hoch (Cochrane, 2003). In einem Wald kann ein Feuer zu starken Veränderungen führen, speziell in der Artenzusammensetzung, im Wasserhaushalt und in der Artensukzession (Whelan, 1995). Da vor allem afrikanische Wälder stark von Feuer betroffen sind, ist eine Untersuchung der Folgen eines Feuers wichtig, da dies Einfluss auf die Dynamik der Wälder haben kann, aber auch auf die Funktion

des Waldes als Kohlenstoffsенke. Es besteht außerdem die Gefahr, das große Fläche tropischen Waldes durch Feuer in Busch oder Savanne umgewandelt werden (Cochrane et al., 1999).

Mit dem Waldmodell FORMIND und dem Feuermodell FORFIRE wurden zwei verschiedenen Szenarien untersucht. Das erste Szenario analysierte die Veränderung der oberirdischen Biomasse, der Artenzusammensetzung, der Produktivität und des Kohlenstoffflusses in einem tropischen Wald am Kilimandscharo nach einem großflächigen Feuer. Ein zweites Szenario zeigte die Veränderungen dieser Größen durch regelmäßig wiederkehrende Feuer auf. Mit diesen beiden Szenarien wurden die in der Einführung vorgestellten Forschungsfragen beantwortet.

1. Wie stark ist der Einfluss von Waldbränden auf die oberirdische Biomasse, die Produktivität und die Kohlenstoffbilanz des tropischen Waldes am Kilimandscharo?

Die gesamte oberirdische Biomasse wird bei dem simulierten Feuer um die Hälfte reduziert, verbunden mit 100 Tonnen Kohlenstoffemissionen in die Atmosphäre. Dabei verlieren die Klimaxarten (Artengruppe 1) die meiste Biomasse, da sie vor dem Feuer den Wald mit ihrer Biomasse dominiert haben. Die Produktivität und Respiration ist nach dem Feuer bis zu viermal höher als vor dem Feuer. Das liegt hauptsächlich an der zusätzlichen Produktivität und Respiration der nachwachsenden Pionierarten - welche sehr produktiv sind auf den verbrannten Flächen. Nach dem Feuer können sich viele Bäume von feuertoleranten Arten etablieren, da diese das Feuer überlebt haben. Erst nach 100 Jahren werden sie von schattentoleranteren Arten wieder verdrängt. Diese Sukzession hat auch Einfluss auf den Kohlenstofffluss im Wald. 20 Jahre nach dem Feuer ist die Bilanz negativ, da noch einiges an Totholz zersetzt wird. In den folgenden 100 Jahren speichert der Wald viel an Kohlenstoff, begründet durch die Regeneration nach dem Feuer - vor allem getrieben von den produktiven

Pionierarten. Es bleibt aber festzuhalten, dass der Wald während des Feuers 100 Tonnen Kohlenstoff in die Atmosphäre emittiert, aber in den Folgejahren nur 50 Tonnen Kohlenstoff wieder binden kann. Diese Kohlenstoffbilanz nach einem Feuer bleibt somit negativ. Laut den Simulationen ist der Einfluss eines Feuers auf den Wasserhaushalt des Waldes sehr gering. Nach dem Feuer sinkt die Transpiration ab, somit steigt der Wassergehalt im Boden kurzfristig an. Allerdings vergrößert sich dadurch der unterirdische Abfluss von Wasser. Durch das schnelle Nachwachsen der Pionierarten steigt auch rasch die Transpiration an und der Bodenwassergehalt erreicht innerhalb eines Jahres wieder das Niveau von vor dem Feuer. Allerdings bleibt im Modell unberücksichtigt, dass sich nach einem Feuer Bodeneigenschaften ändern können und das während eines Feuers Bodenwasser verdampfen kann.

2. Wie lange dauert die Regeneration des Waldes nach Waldbränden?

Bis die Biomasse des Waldes wieder im Gleichgewicht ist und das Niveau von vor dem Feuer erreicht ist, dauert es bis zu 400 Jahre. Damit dauert die Regeneration doppelt so lang wie bei einer Sukzession eines Waldes beginnend auf einem leeren Feld. Die Begründung liegt in der artenreicheren Sukzession nach einem Feuer, da sich zu erst vor allem die feuertoleranten Arten etablieren. Diese feuertoleranten Arten werden in einer "normalen" Sukzession von den schnellwachsenden Pionierarten verdrängt und können im Schatten nicht überleben. Diese feuertoleranten Arten verlängern somit die Sukzession nach einem Feuer.

3. Wie stark ist die Änderung der oberirdischen Biomasse, der Artenzusammensetzung und der Kohlenstoffbilanz des Waldes durch regelmäßige Feuerereignisse?

Die gesamte Dynamik des Waldes wird erheblich gestört. Im Vergleich zu einem ungestörten Wald wird die Biomasse dauerhaft um

bis zu 70% reduziert. Die langsam wachsenden Klimaxarten können nicht ihre ursprüngliche Größe erreichen und sind somit empfindlich gegenüber Feuer. Allerdings ist die Artenzusammensetzung viel diverser, denn der Wald wird auch von zahlreichen feuertoleranten Arten besiedelt. Die Artenzusammensetzung ist dabei großen Schwankungen unterlegen. Durch die Kohlenstoffbindung in der Regenerationsphase und die Emissionen an Kohlenstoff während eines Feuers ist auch die Schwankung des Kohlenstoffflusses enorm hoch. Verglichen mit der Zeit zwischen zwei Feuern (fire return interval), dauert die Regeneration des Waldes zu lang um einen stabilen Zustand in der Artenzusammensetzung und in der Biomassenverteilung zu erreichen. Zusammenfassend nimmt die Artenvielfalt in einem gestörten Wald zu, allerdings verliert dieser Wald an Biomasse, an Stabilität und an Belastbarkeit gegenüber weiteren Störungen.

Es bleibt zu erwähnen, dass die getroffenen Aussagen speziell für das parametrisierte Gebiet am Kilimandscharo gelten. Hinzu kommt, dass sowohl die Parameter des Waldmodells (vergleiche Abschnitt 4.2), als auch die Parameter des Feuermodells mit Unsicherheiten behaftet sind. Obwohl monatliche Satellitendaten vorhanden waren, lassen sich Aussagen über die Art eines Feuers (Bodenfeuer vs. Kronenfeuer) und die Ausbreitungsfläche nur sehr schwer treffen. Da das Untersuchungsgebiet flächenmäßig sehr klein ist, wurde für die Auswertung der Satellitendaten die gesamte Region am Kilimandscharo untersucht (Alrutz, 2013). Somit konnten Aussagen über die Häufigkeit und Größe von Feuerereignissen getroffen werden, wobei sich diese Aussagen auf eine regionale Skala beziehen und nicht nur auf das Untersuchungsgebiet. Es bleibt zu untersuchen wie sensitiv die Parameter des Feuermodells FORFIRE sind, damit die Unsicherheit der Ergebnisse besser abgeschätzt werden können (siehe Kapitel 7.5).

Wichtig bei der Analyse des Feuermodells FORFIRE war die Beachtung der Rückkopplung eines Feuerereignisses mit der Vegetation. Das bedeutet, ein Feuer hat Einfluss auf die Vegetation und die Vegetati-

on beeinflusst die Charakteristika eines Feuers. Dies wurde größtenteils umgesetzt, in dem zum Beispiel ein Feuer nur ausbricht, falls brennbares Material vorhanden ist und der Boden beziehungsweise die Streuschicht relativ trocken ist. Des Weiteren brennt ein Baum in Abhängigkeit seiner Feuertoleranz und seines Alters (speziell seines Stammdurchmessers) ab. Was nicht berücksichtigt ist, sind die Langzeitfolgen eines Feuers auf die Bodeneigenschaften wie zum Beispiel Nährstoffeinträge. Da das Wachstum der Bäume im Waldmodell bisher unabhängig vom Nährstoffhaushalt im Boden beschrieben ist, besteht keine Notwendigkeit die Änderungen von Nährstoffen bei einem Feuer zu betrachten.

Die vorgestellten Ergebnisse sind Resultate aus Simulationen mit dem Waldmodell FORMIND und dem Feuermodul FORFIRE . Tatsächlich wurde in dem Untersuchungsgebiet am Kilimandscharo kein reales Feuerexperiment durchgeführt. Die in der Literatur vorhandenen Feuerexperimente beziehen sich oft auf die Auswirkungen auf Graslandschaften (Andersen et al., 2005; Aragon et al., 2006; Vogl, 1974). Diese Experimente sind mit wenig Kosten verbunden, der zeitliche Horizont ist überschaubar und der Schaden an der Natur ist nicht so hoch (verglichen mit einem Feuerexperiment in einem Wald). Die durchgeführten Analysen zum Einfluss von Feuer auf Wälder sind überschaubar. Viele Untersuchungen beziehen sich dabei auf temperierte Wälder oder auf den tropischen Wald im Amazonas. Dabei wurde der Einfluss von Feuer auf die Waldstruktur, Biomasse und Artenzusammensetzung untersucht (Cochrane et al., 1999; Cochrane and Schulze, 1999). Verluste in der lebenden Biomasse nach einem Feuer lagen zwischen 10% bis 90%, je nachdem wie oft ein Feuer auftrat in dem untersuchten Gebiet. Unsere Simulationen zum Kilimandscharo deuten darauf hin, dass die oberirdische Biomasse zwischen 50% und 70% reduziert werden kann und damit auch vergleichbare Ergebnisse zu den Analysen im Amazonas. Dies bestätigt auch eine zweite Studie im Amazonas, welche nach einem Feuer 42% bis 57% Verluste in der Biomasse fand (Kauffman et al., 1995).

Viele Untersuchungen im Zusammenhang mit Feuer betrachten nicht nur den Verlust an Biomasse, sondern auch die Änderung der Artenzusammensetzung (Peterson and Reich, 2008; Oliveras et al., 2014). In unserer Simulationsstudie haben wir auch eine Veränderung in der Artenzusammensetzung festgestellt (Abbildung 7.6). Der Wald ohne Störung war von Klimaxarten dominiert, in dem simulierten Wald mit Feuer nahm der Anteil an Pionierarten zu. Damit sah die Artenzusammensetzung viel diverser aus. Dies wurde bestätigt durch die Berechnung des Shannon Index - im ungestörten Wald betrug er 0,4 und im feuer-gestörten Wald (Feuer alle 4 Jahre) lag er bei 1,1. Dies bedeutet, dass Feuerereignisse die Artenvielfalt erhöhen. Es stellt sich aber die Frage, wie oft ein Feuer auftreten darf, damit tatsächlich die Artenvielfalt erhöht wird. Dies ist eine typische Fragestellung der IDH (intermediate disturbance hypothesis) Theorie (Connell, 1978).

"The highest diversity of tropical rainforest trees should occur [...] with smaller disturbances that are neither very frequent or infrequent." Connell, 1978

Nach dieser Theorie reagieren Ökosysteme auf leichte, aber regelmäßige Störungen mit einer steigenden Artenvielfalt. Die Artendiversität zeigt ein Maximum bei mittlerer Störungsintensität. Nach der IDH geht allerdings bei einer starken Intensität der Störungen die Artenvielfalt wieder zurück. Durch Störungen werden besetzte Nischen frei, in dem sich neue Arten etablieren können. Allerdings gilt diese Theorie nicht für alle Ökosysteme, oft nur bei produktiven Ökosystemen. Es stellt sich die Frage, kann der untersuchte tropische Wald am Kilimandscharo diese IDH bestätigen, wobei die Störungsart in diesem Fall die Waldbrände wären?

Bei der Untersuchung der Artenzusammensetzung bei steigender Feuerintensität mit dem Modell FORMIND zeigen die Simulationsergebnisse das typische Bild der IDH (Abbildung 7.9). Ist das Ökosystem ungestört, ist der Shannon Index mit 0,4 sehr gering. Tritt ein Feuer jährlich auf (entspricht 10 Feuer pro Jahrzehnt), ist der Shannon Index bei 0,7. Feuer die seltener als jährlich auftreten erzeugen allerdings eine höhe-

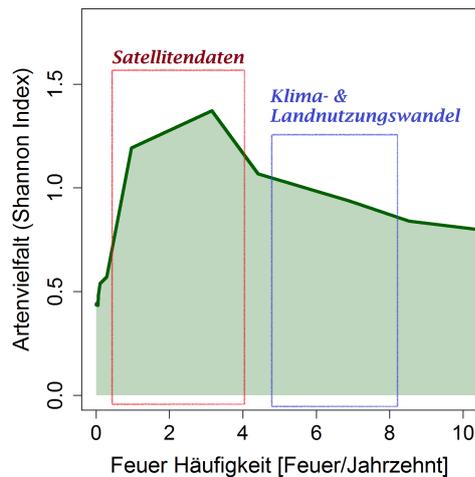


Abbildung 7.9: Beschreibung der Artenvielfalt für verschiedene simulierte Feuerszenarien. Die Artenvielfalt wird mit dem Shannon Index beschrieben. Alle dargestellten Werte sind Mittelwerte der letzten 300 Jahre der Simulation.

re Artenvielfalt. Dabei ergibt sich ein Maximum des Shannon-Index von 1,4 bei durchschnittlich drei Feuerereignissen pro Jahrzehnt. Empirische Untersuchungen in einem Wald - Grasland Ökoton zeigten ähnliche Ergebnisse mit einem Maximum der Heterogenität bei fünf Feuerereignissen pro Jahrzehnt (Peterson and Reich, 2008). Bei der Analyse der Satellitendaten für die Region um den Kilimandscharo zeigten sich zwischen ein und vier Waldbrände pro Jahrzehnt (vergleiche Kapitel Methoden 7.2). Somit kann mit einer hohen Artenvielfalt in gestörten Gebieten am Kilimandscharo gerechnet werden. Wenn sich in Zukunft zum Beispiel durch höhere Temperaturen und weniger Niederschlag die Feuerhäufigkeit erhöhen sollte (Bowman et al., 2009; Cochrane, 2003), kann es laut den Simulationsergebnissen zu einer Verringerung der Artenvielfalt im Untersuchungsgebiet kommen (vergleiche Abbildung 7.9).

Das die IDH nachgewiesen werden konnte, bedeutet für den tropischen Wald am Kilimandscharo, dass die Koexistenz der Artengemeinschaft durch physiologische Trade-offs generiert wird - in diesem Fall der Trade-off zwischen Wachstum und Mortalität (Hinter-

grundmortalität und artenabhängige Feuermortalität). Eine mögliche Schlussfolgerung wäre, dass es sich um eine nischen-basierende Artengemeinschaft handelt.

Feuer beeinflussen Millionen von Hektar tropischen Waldes und erzeugen dabei jährlich Schäden in Höhe von mehreren Milliarden US\$ (Cochrane, 2003). Um diese Schäden zu reduzieren, sollte die Wissenschaft den Feuerereignissen in tropischen Gebieten mehr Beachtung schenken. Dies sollte nicht geschehen, indem man einfach das Wissen aus Feuerexperimenten temperierter Wälder auf die artenreichen tropischen Wälder überträgt. Stattdessen sollten Studien zu den Auswirkungen von Waldbränden in tropischen Gebieten intensiviert werden. Diese Studie zeigt, wie ein Vegetationsmodell diese empirischen Studien unterstützen kann, da man diese lokalen und auf einen kleinen Zeithorizont begrenzten Untersuchungen sowohl in Zeit als auch Raum extrapolieren kann. Durch die Modellanwendung können komplexe Prozesse und Variablen wie Produktivität und Kohlenstoffbilanz eines Waldes wissenschaftlich untersucht werden.

7.5 SENSITIVITÄTSANALYSE DES FEUERMODULS

In diesem Kapitel wurde eine Sensitivitätsanalyse für das Feuermodell FORFIRE und der Parametrisierung für den tropischen Wald am Kilimandscharo durchgeführt, ähnlich zu der Sensitivitätsanalyse für das Waldmodell FORMIND in Kapitel 4.3. Ziel dieser Analyse ist die Stabilität der Ergebnisse gegenüber Änderungen der Parameterwerte zu quantifizieren. Für sensitive Parameter sollten dann Felddaten mit einer hohen Qualität und Quantität vorliegen (Huth, 1999). Die Berechnung und Interpretation des Sensitivitätsindex ist in Kapitel 4.3 beschrieben. Es ergeben sich vier Möglichkeiten für den Sensitivitätsindex SI:

- $SI = 1$: Bei einer Änderung des Parameters x reagiert die Modellgröße M im **gleichen Maße**.
- $SI > 1$: Die Modellgröße M reagiert **sehr sensitiv** auf eine Änderung des Parameters x .
- $SI < 1$: Die Modellgröße M reagiert **weniger sensitiv** auf eine Änderung des Parameters x .
- $SI = 0$: Die Modellgröße M zeigt **keine Reaktion** auf eine Änderung des Parameters x .

Die Ergebnisse der Sensitivitätsuntersuchung sind in Abbildung 7.10 dargestellt. Die variierten Parameter des Feuermoduls sind auf der vertikalen Achse dargestellt. Auf der horizontalen Achse sind die Modellgrößen Stammanzahl (SN), Biomasse (AGB) und Basal Area (BA) abgebildet, jeweils für jede der sechs Artengruppen.

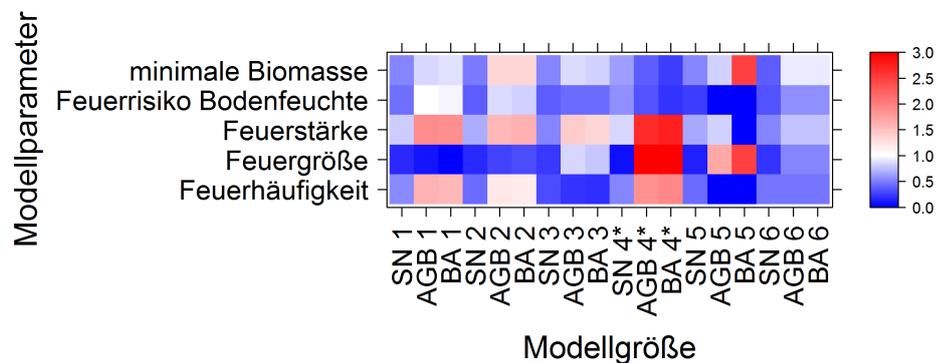


Abbildung 7.10: Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse für das Feuermodell. Auf der y-Achse sind alle variierten Parameter des Feuermodells dargestellt, auf der x-Achse alle Auswertgrößen des Modells. Es wurde die Sensitivität für die Stammanzahl (SN), die oberirdische Biomasse (AGB) und die Basal Area (BA) jeweils für die sechs Artengruppen (PFT) bestimmt. Blaue Farben zeigen eine geringe Sensitivität an, rote Farben eine hohe Sensitivität. Die Parameter wurden jeweils um $\pm 20\%$ verändert. Die Artengruppe 4 ist feuertolerant (*).

Generell kann man erkennen, dass eine Änderung der Parameter des Feuer-Modells den meisten Einfluss auf die oberirdische Biomasse und die Basal Area hat, hingegen ändern sich die Stammanzahlen nicht so stark. Der sensitivste Parameter ist der zeitliche Abstand zwischen zwei Feuerereignissen (Feuerhäufigkeit), gefolgt von dem Parameter der Größe des Waldbrandes und der Stärke/Art des Feuers (Kronenfeuer vs. Bodenfeuer). Die Parameter für die Bodenfeuchte und die Mindestmenge an Brennmaterial sind nicht sehr sensitiv. Die stärkste Sensitivität haben die Parameter für die Artengruppe vier (feuertolerante Baumarten). Das bedeutet, erhöht man die Anzahl und die Größe der Waldbrände, können sich die Bäume dieser Artengruppe bevorzugt etablieren im Wald. Verringert man allerdings die Waldbrände, hat diese feuertolerante Artengruppe keine Möglichkeit sich zu etablieren. Weiterhin wirken Parameterschwankungen auch sensitiv für die Artengruppe eins und zwei. Das ist dadurch zu begründen, dass diese beiden Artengruppen den größten Anteil an Biomasse beziehungsweise Basal Area im Wald haben. Bei einem Feuer haben diese Artengruppen das höchste Potential an Verlusten, da sie zudem auch nur eine mittlere Feuertoleranz besitzen. Hingegen Artengruppe sechs spielt sowohl mit als auch ohne Feuer nur eine unwesentliche Rolle, die Ergebnisse zeigen eine geringe Sensitivität für diese Artengruppe.

Insgesamt zeigt sich, dass die Einordnung der Baumarten in bestimmte Feuertoleranzgruppen sehr wichtig ist. Diese Feuertoleranz bestimmt die Sukzession nach einem Feuer, da feuertolerante Arten (hier PFT 4) sich nach einem Brand besser etablieren können. Für die Parametrisierung des Feuermodells sollte viel Aufmerksamkeit auf den Parametern für die Feuerhäufigkeit und die Feuergröße liegen. Entsprechende Experimente in tropischen Gebieten könnten die Parametrisierung dieser Größen wesentlich verbessern und vereinfachen. Da diese Experimente oft nicht vorliegen, spielen Satellitendaten eine entscheidende Rolle um Häufigkeiten von Waldbränden in einem Gebiet zu untersuchen.

8

AUSWIRKUNGEN VON TROCKENHEIT AUF EINEN TROPISCHEN WALD IN MADAGASKAR

Dieses Kapitel wurde bereits in Form einer weniger detaillierten Version als Manuskript eingereicht.

Fischer et al. (2014):

R. Fischer, A. H. Armstrong, H. H. Shugart, and A. Huth (2013)
Potential impacts of reduced rainfall in a tropical forest of madagascar - a simulation study. Environmental Modelling & Software

Tropische Wälder spielen eine wichtige Rolle im globalen Kohlenstoff-Kreislauf: ungefähr die Hälfte des oberirdischen Kohlenstoffs, der in der Vegetation gespeichert ist (~ 560 Pg C), kommt in tropischen Regenwäldern vor (Blanc et al., 2009; Houghton, 2005; Houghton et al., 2009; Pan et al., 2011). Der Klimawandel, wie zum Beispiel höhere Temperaturen oder weniger Niederschlag, wird einen großen Einfluss auf die Kohlenstoffbilanz der verschiedensten Ökosysteme haben (zum Beispiel Lewis et al., 2011).

Die Dynamik von tropischen Wäldern hängt von vielen Faktoren ab: Niederschlag, Temperatur, CO₂ Konzentration, Bodeneigenschaften und Landnutzung durch den Menschen. Allerdings ist das Verständnis für die einzelnen Prozesse und deren Auswirkung in tropischen Wäldern noch eher gering. Es gibt zahlreiche Feldstudien, die diese Faktoren untersuchen. Allerdings ist es schwierig, den Einfluss einzelner Faktoren zu bestimmen. Desweiteren sind diese Experimente oft nur auf eine kleine räumliche und zeitliche Skala beschränkt. Prozessbasierende Waldmodelle sind dahingegen eine sehr gute Methodik, um die Wechselwirkungen zwischen Wald und ökologischen Faktoren zu untersuchen. In diesem Kapitel wird ein Waldmodell genutzt, um die Auswirkungen veränderter Niederschlagsmengen auf einen tropischen Wald in Madagaskar zu untersuchen.

Große Flächen des tropischen Waldes sind bereits von Trockenheiten betroffen, wie zum Beispiel weite Gebiete im Amazonas bei der großen Trockenheit 2010 (Lewis et al., 2011). Der Weltklimabericht IPCC sagt für einige tropische Gebiete eine starke Änderung des Niederschlags voraus - in Madagaskar zum Beispiel bis zu 20% weniger Niederschlag bis 2100 (Pachauri and Reisinger, 2008). Vor allem in Afrika nehmen die Trockenheiten zu (Malhi and Wright, 2004). Bei einem El-Nino Ereignis kann der Niederschlag sogar um bis zu 60% reduziert werden (Hannah et al., 2008). Da es bisher nur wenige Untersuchungen zu den Auswirkungen von Trockenheiten auf afrikanische Tropenwälder gibt, sollte vor allem in diesen Gebieten der Einfluss

von Trockenheiten auf die Walddynamik und auf die Kohlenstoffbilanz untersucht werden.

"The strong drying trend in Africa suggests that this should be a priority study region for understanding the impact of drought on tropical rainforests."

Malhi and Wright, 2004

Es gibt Studien, die den Einfluss von reduziertem Niederschlag auf die Walddynamik mit globalen Vegetationsmodellen untersucht haben (DGVM = dynamic global vegetation model), kamen dabei aber zu den unterschiedlichsten Ergebnissen (Cramer et al., 2001; Gerten et al., 2005; Hely et al., 2006; Huntingford et al., 2008). Diese Modelle arbeiten auf einer sehr groben Skala und nutzen sehr einfache und aggregierte Ansätze um die Dynamik der Vegetation abzubilden. Lokale Waldmodelle hingegen arbeiten auf einer sehr feinen Skala, modellieren die Prozesse der Vegetation viel detaillierter, haben keine Probleme artenreiche Wälder zu beschreiben und können sogar Konkurrenz zwischen einzelnen Bäumen darstellen (Bugmann, 2001; Shugart, 2003).

Ziel dieses Kapitels sind die möglichen Auswirkungen von reduziertem Niederschlag auf einen tropischen Wald in Madagaskar zu untersuchen. Dazu wurde das Waldmodell FORMIX3 verwendet (Huth and Ditzer, 2000; Huth et al., 1998), welches dem hier vorgestellten FORMIND sehr ähnlich ist. Dieses Modell kombiniert den Gap-Modell Ansatz mit der Berechnung des Baumwachstums durch eine Kohlenstoffbilanz (siehe Kapitel 3). FORMIX3 ist ein individuen-basiertes Waldmodell, welches um ein Bodenwassermodul erweitert wurde (siehe Kapitel 3.2.2). Speziell wurden mit diesem Modell die Auswirkungen von weniger Niederschlag auf oberirdische Biomasse, Produktion, Kohlenstoffspeicher und Kohlenstofffluss für einen tropischen Wald in Madagaskar untersucht.

8.1 DAS UNTERSUCHUNGSGBIET

Die Wälder auf Madagaskar sind bekannt für ihre einzigartige Artenvielfalt (Brummitt and Lughadha, 2003), 85% aller Pflanzenarten sind endemisch. Allerdings wurden auch schon 90% der ursprünglichen Waldfläche auf Madagaskar zerstört (Green and Sussman, 1990; Sussman et al., 1994). Das Untersuchungsgebiet ist ein tropischer Wald im RNI Betampona (Reserve Naturelle Integrale de Betampona) im östlichen Madagaskar. Die geschützte Fläche des RNI Betampona umfasst insgesamt 2.228 Hektar und liegt Nahe der Stadt Toamasina. Ungefähr die Hälfte der geschützten Fläche ist Primärwald. Der Jahresniederschlag liegt bei circa 3.000 mm und die mittlere Temperatur bei 27°C. Regenfall und Temperatur schwanken je nach Saison: von November bis April ist es heiß und trocken, von Mai bis Oktober kälter und feuchter.



Abbildung 8.1: Blick auf den Primärwald des RNI Betampona, Madagaskar.
Fotos von Amanda Armstrong.

Für die Parametrisierung des Waldmodells FORMIX3 wurden insgesamt 100 zufällig gewählte, kreisförmige Untersuchungsflächen mit einem Durchmesser von 10 Meter etabliert. Auf diesen Flächen wurden alle Bäume mit einem Durchmesser in Brusthöhe (DBH) ab 5 cm vermessen. In einer solchen kreisförmigen Fläche befanden sich zwischen 16 und 53 Bäume. Im Jahre 2004 wurden für alle Bäume die Art bestimmt, der DBH gemessen, die Höhe geschätzt und der Zustand

des Baumes qualitativ beschrieben (Armstrong et al., 2011). Um für jeden Baum den Durchmesserzuwachs zu bestimmen, wurden im Jahre 2005 alle Bäume erneut vermessen. Insgesamt wurden 2.847 Bäume aufgenommen, die zu 244 verschiedenen Baumarten gehören.

GRUPPE	MAXIMALE WUCHSHÖHE [M]	LICHTBEDÜRFNIS
1	> 33	schattentolerant
2		mittel
3	24 > 33	schattentolerant
4		mittel
5	16 > 24	schattentolerant
6		mittel
7		lichtliebend
8	10 > 16	schattentolerant
9		mittel
10		lichtliebend
11	< 10	schattentolerant
12		mittel

Tabelle 8.1: Einordnung aller Baumarten im Untersuchungsgebiet in 12 Artengruppen je nach maximaler Höhe und Schattentoleranz.

Um solch artenreiche Ökosysteme zu untersuchen, ist es sinnvoll, Arten mit gleichen Eigenschaften in Artengruppen zu aggregieren - vor allem wenn der Fokus der Studie nicht auf der Artenvielfalt liegt (Smith et al., 1997). Deshalb wurden alle 244 Baumarten im Untersuchungsgebiet in 12 Artengruppen einsortiert (siehe Tabelle 8.1). Die Gruppierungsmerkmale dabei waren die maximale Höhe, die ein Baum erreichen kann, und die Schattentoleranz einer Art (Köhler et al., 2000). Die Gruppen für die Schattentoleranz sind:

- lichtliebende/schattenintolerante Arten: diese Arten wachsen sehr schnell und besiedeln als erstes eine Lücke im Wald
- schattentolerante Arten (Klimax-Arten): diese Arten wachsen langsamer, benötigen aber nicht so viel Licht und werden oft sehr alt
- mittel-schattentolerante Arten

Die maximale Höhe, die eine Baumart erreichen kann, wurde mit den Felddaten abgeschätzt. Die Schattentoleranz konnte aus der Literatur bestimmt werden (Schatz, 2001) oder durch das Wissen einheimischer Experten. Eine Einordnung aller vorkommenden Baumarten in einer der zwölf Artengruppe kann in Fischer et al. (2014) nachgelesen werden.

8.2 AUFBAU DER SIMULATIONS-STUDIE

In dieser Studie haben wir das Waldmodell FORMIX3 genutzt, um die Sensitivität des untersuchten Waldes in Madagaskar gegenüber reduzierten Niederschlags zu untersuchen. Das Modell wurde mit Felddaten parametrisiert und getestet (Fischer, 2010; Fischer et al., 2014). Die komplette Parameterliste für das Waldmodell FORMIX3 und die kalibrierten Parameterwerte findet man Fischer et al. (2014). Um die folgenden Auswertungen zu realisieren, wurde bei jedem Lauf insgesamt ein Hektar über eine Periode von 600 Jahren simuliert. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte über 10 Modellläufe und über die letzten 400-600 Jahre der jeweiligen Waldsukzessions-Simulation - basierend auf der Annahme, dass der Wald sich nach 400 Jahren im Gleichgewichtszustand befindet.

Insgesamt wurden 14 verschiedene Niederschlagsszenarien untersucht, in dem der mittlere Jahresniederschlag auf einem bestimmten Wert reduziert wurde (8.2). Dabei wurden jeweils jährliche Werte von 800

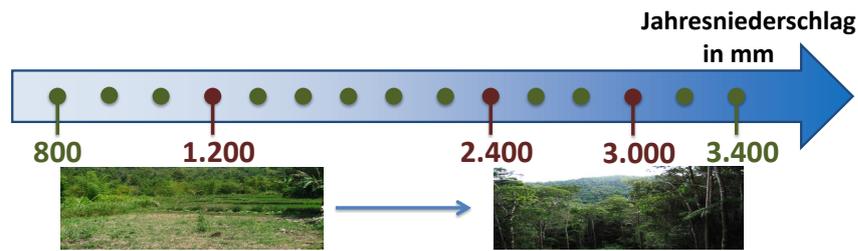


Abbildung 8.2: Darstellung der Niederschlagsszenarien für diese Studie. Für jedes Szenario wurde der Jahresniederschlag auf je einen Wert zwischen 800 mm und 3.400 mm festgelegt. Szenarien mit besonderer Beachtung sind das Szenario mit 3.000 mm (Niederschlag für Madagaskar), mit 2,400 mm (IPCC Vorhersage) und 1,200 mm (extremes El-Nino Szenario).

mm bis 3.400 mm untersucht. Diese Spanne umfasst auch den Niederschlagswert für das Untersuchungsgebiet von 3.000 mm pro Jahr. Auch die vom Klimabericht IPCC vorausgesagte Reduktion im Niederschlag um bis zu 20% (2.400 mm) für dieses Gebiet wurde untersucht. Falls ein El-Nino Ereignis eintritt, kann der Niederschlag um bis zu 60% reduziert werden (auf 1.200 mm), welches ebenfalls betrachtet wurde, obwohl dieses Szenario nicht realistisch ist, da ein El-Nino nur sporadisch vorkommt (Bates et al., 2008; Dunham et al., 2011; Ingram and Dawson, 2005; Malhi and Wright, 2004; Pachauri and Reisinger, 2008). Allerdings wurde bewusst eine große Spanne an Niederschlagswerten gewählt, um den Trend von Trockenheitsstress auf tropische Wälder besser zu verstehen.

8.3 ERGEBNISSE DER SIMULATIONEN VERSCHIEDENSTER NIEDERSCHLAGSSZENARIEN

Das Modell FORMIX3 ist in der Lage, die verschiedensten Charakteristika des tropischen Waldes auf Madagaskar zu reproduzieren. Vor allem die simulierte oberirdische Biomasse, Stammanzahl und Basal Area sind auf dem Niveau der Felddaten (Fischer, 2010; Fischer et al.,

2014). In diesem Kapitel wird der jährliche Niederschlag reduziert und dessen Folgen auf die Struktur und Dynamik des Tropenwaldes in Madagaskar untersucht. Konkret wird die oberirdische Biomasse, die Produktion, der Kohlenstoffspeicher und der Kohlenstofffluss im Wald untersucht.

Oberirdische Biomasse

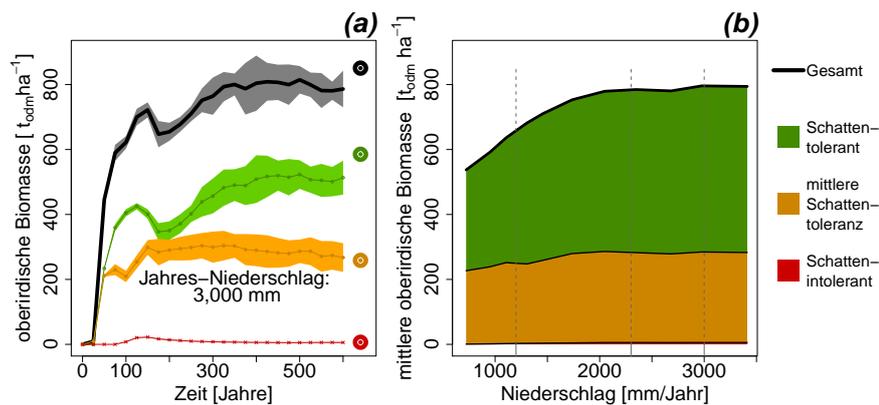


Abbildung 8.3: Simulierte oberirdische Biomasse für drei Schattentoleranzgruppen. Links: Oberirdische Biomasse mit dem typischen Niederschlag für Madagaskar. Die Punkte entsprechen den Feldmessungen der Biomasse für die einzelnen Gruppen der Schattentoleranz. Rechts: Mittlere Biomasse für jede Schattentoleranzgruppe in Abhängigkeit vom Jahresniederschlag. Die gestrichelten Linien präsentieren die drei Hauptszenarien Madagaskar (–0%), IPCC (–20%) und Extreme-Szenario (–60%).

Unter den gegebenen Niederschlagsmengen für Madagaskar (3.000 mm pro Jahr), liegt die mittlere simulierte oberirdische Biomasse bei 800 t_{odm}/ha ($odm =$ oberirdische Trockenmasse). Dabei haben die schattentoleranten Arten mit 585 t_{odm}/ha den größten Anteil an der Biomasse, die schattenintoleranten Arten nur 7 t_{odm}/ha (Abbildung 8.3 links).

Verringert sich der Jahresniederschlag um 20%, verliert der Wald nur etwa 1% seiner gesamten Biomasse (Abbildung 8.3 rechts). Betrachtet

man eine Niederschlagsreduktion von 60%, wird die oberirdische Biomasse schon um 22% reduziert. Dabei ist der Einfluss auf die Arten der verschiedensten Lichttoleranzgruppen unterschiedlich. Bei den schattentoleranten Arten reduziert sich der Anteil an der gesamten Biomasse von 70% auf 55% im Extrem-Szenario, hingegen die Arten mit einer mittleren Schattentoleranz können ihren Anteil von 29% auf 44% steigern. Die lichtliebenden Arten spielen mit einem Anteil von 2% in allen Niederschlagsszenarien eine untergeordnete Rolle. Zusammenfassend kann man feststellen, dass sich die oberirdische Biomasse erst ab einer Niederschlagsreduktion von 30% verringert und dass sich dabei der Anteil an großen schattentoleranten Baumarten stark reduziert.

Produktivität des Waldes

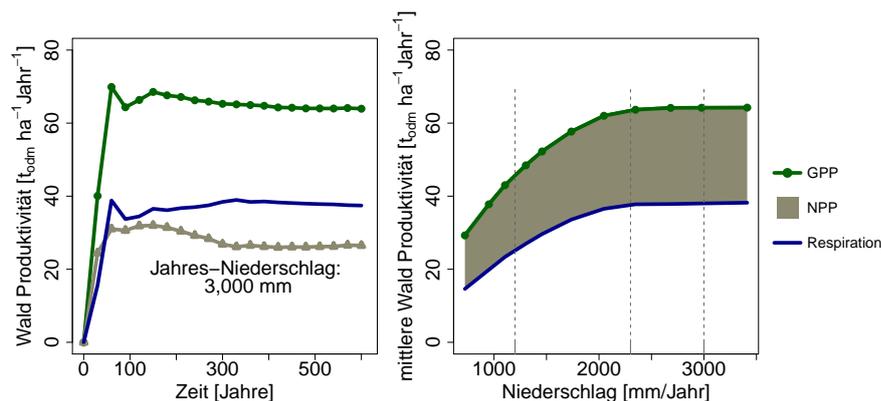


Abbildung 8.4: Simulierte Produktivität des Waldes. GPP = Brutto-Primärproduktivität, NPP = Netto-Primärproduktivität; Links: Produktivität für das Referenzszenario mit 3.000 mm Niederschlag. Rechts: Mittlere Produktivität in Abhängigkeit vom Jahresniederschlag. Die gestrichelten Linien präsentieren die drei Hauptszenarien Madagaskar (–0%), IPCC (–20%) und Extreme-Szenario (–60%).

Beim simulierten ausgewachsenen und ungestörten Wald ergibt sich eine Bruttoprimärproduktion von $64 t_{odm} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (Gross Primary Productivity, GPP), eine Nettoprimärproduktion von $26 t_{odm} \text{ ha}^{-1}$

yr^{-1} (Net Primary Productivity, NPP) und eine Respiration der Bäume von $38 \text{ t}_{\text{odm}} \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (Abbildung 8.4 links).

Im IPCC-Szenario (-20%) ist keine Veränderung in der Produktivität und Respiration des Waldes zu beobachten (Abbildung 8.4 rechts). Erst ab einer Niederschlagsreduktion von ungefähr 30% reduzieren sich die Werte der Produktivität und Respiration. Im Extrem-Szenario (-60%) verringert sich die Brutto-Primärproduktion um 33% , die Netto-Primärproduktion um 25% und die Respiration sogar um 38% .

Die Kohlenstoffbestände im Wald

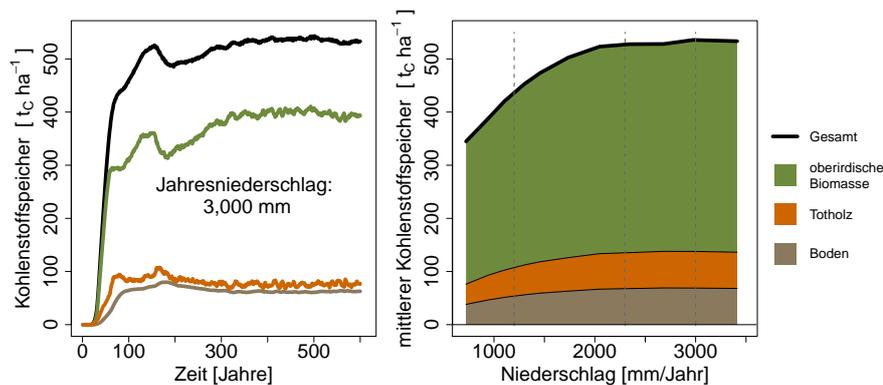


Abbildung 8.5: Simulierte Kohlenstoffbestände im Wald. Links: Simulierte Kohlenstoffbestände mit dem typischen Niederschlag für Madagaskar. Rechts: Mittlere Kohlenstoffbestände für jede Schattentoleranzgruppe in Abhängigkeit vom Jahresniederschlag. Die gestrichelten Linien präsentieren die drei Hauptszenarien Madagaskar (-0%), IPCC (-20%) und Extreme-Szenario (-60%).

Wir unterscheiden im Wald in drei verschiedene Kohlenstoffbestände: die oberirdische Biomasse, das Totholz und der gebundene Kohlenstoff im Boden. In der Simulation mit dem für Madagaskar typischen Niederschlag ergeben sich $400 \text{ t}_c/\text{ha}$ ($C = \text{Kohlenstoff}$) in der lebenden Vegetation, $76 \text{ t}_c/\text{ha}$ im Totholz und $74 \text{ t}_c/\text{ha}$ im Boden (Abbil-

dung 8.5 links). Insgesamt ergibt sich für alle unter- und oberirdische Kohlenstoffbestände eine Masse von 550 t_c/ha.

Eine Reduktion von lediglich 2% erfahren diese drei Kohlenstoffbestände, wenn man den Jahresniederschlag um 20% im IPCC-Szenario reduziert (Abbildung 8.5 rechts). Erst ab einer Niederschlagsreduktion von 30% sind die Änderungen in den Kohlenstoffbeständen deutlicher. So wird im Extreme-Szenario (−60%) die Kohlenstoffmenge in der Vegetation um 22% verringert, im Totholz und im Boden um jeweils 25%.

Die Kohlenstoffbilanz (NEE) im Wald

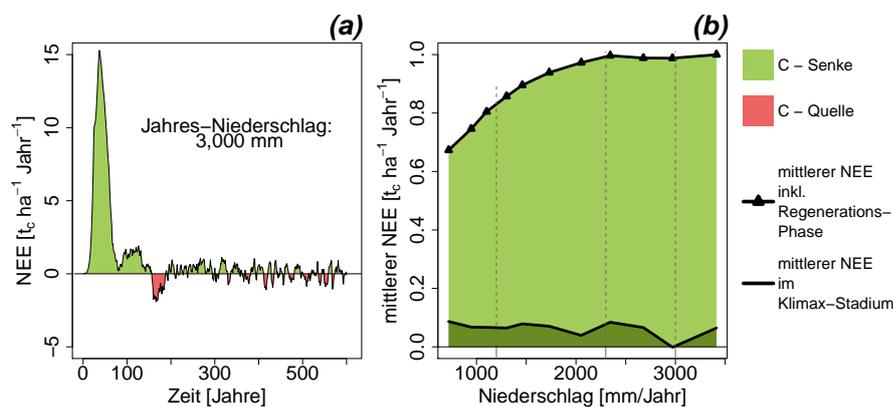


Abbildung 8.6: Simulierte Kohlenstoffbilanz im Wald. Links: Kohlenstofffluss (NEE) für das Referenzszenario mit 3.000 mm Niederschlag. Rechts: Mittlerer Kohlenstofffluss (NEE) in Abhängigkeit vom Jahresniederschlag. Dabei wird unterschieden, ob die Regenerationsphase mit hinzugenommen wird oder nicht. Die gestrichelten Linien präsentieren die drei Hauptszenarien Madagaskar (−0%), IPCC (−20%) und Extreme-Szenario (−60%).

Der Kohlenstofffluss im Wald (Net Ecosystem Exchange, NEE) ergibt sich aus der Differenz durch Kohlenstoffbindung in Form der

Netto-Primärproduktion des Waldes (NPP) und der Kohlenstoffverluste durch heterotrophe Respiration (R):

$$NEE = NPP - R_{\text{Vegetation}} - R_{\text{Totholz}} - R_{\text{Boden}}. \quad (8.1)$$

Ist der NEE positiv, wird mehr Kohlenstoff gebunden als abgegeben und der Wald ist eine Kohlenstoffsenke. Der Wald wird zur Kohlenstoffquelle, falls die Respiration größer ist als die NPP und damit der NEE negativ. In der Simulation des Kohlenstoffflusses mit für Madagaskar typischen Niederschlägen zeigt sich eine deutliche Kohlenstoffsenke in den ersten 100 Jahren der Regeneration (Abbildung 8.6 links). Dabei werden Werte von bis zu $+15 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ erreicht. Nach 200 Jahren der Simulation erreicht der Wald eine ausgeglichene Kohlenstoffbilanz - der NEE fluktuiert um die Werte Null mit einer Standardabweichung von $\pm 1 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. Aufgrund der Regenerationsphase, liegt die Kohlenstoffbilanz über den gesamten Simulationszeitraum bei ungefähr $+1 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. Die Kohlenstoffbilanz des Waldes im Klimax-Stadium ist allerdings ausgeglichen.

Eine Reduzierung des Jahresniederschlags um 20% hat dabei keinen Einfluss auf die Kohlenstoffbilanz (Abbildung 8.6 rechts). Im Extrem-Szenario wird der NEE hingegen auf $+0.75 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ reduziert. Betrachtet man allerdings den NEE im Klimax-Stadium, ist dieser für alle Regenfall-Szenarien ausgeglichen bei $\approx 0 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.

Übersicht: Einfluss von reduziertem Niederschlag

Insgesamt haben sich für alle beobachteten Größen die gleichen Trends eingestellt. Reduziert man den Niederschlag um 20%, sind fast keine Änderungen zu beobachten. Erst ab einer Reduzierung des Jahresniederschlags um mehr als 30% zeigen alle untersuchten Variablen eine Reaktion. Dabei zeigt die Respiration die größten Verluste auf,

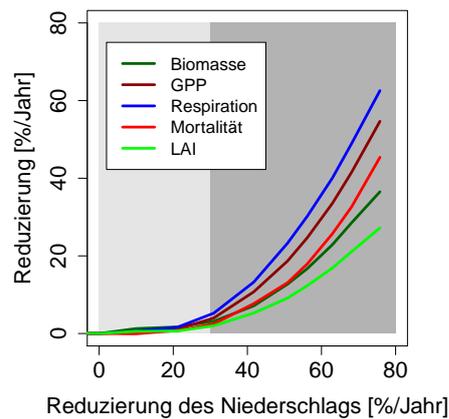


Abbildung 8.7: Relativer Verlust verschiedenster Größen in Abhängigkeit vom Jahresniederschlag. Als Referenz dient das Szenario mit dem für Madagaskar typischen Niederschlag von 3.000 mm pro Jahr.

gefolgt von der Primärproduktion GPP (Abbildung 8.7). Vergleichsweise geringe Verluste bei der Reduzierung des Niederschlags zeigt der Blattflächenindex LAI.

8.4 DISKUSSION DER SIMULATIONSERGEBNISSE

Der IPCC Report 2007 (Pachauri and Reisinger, 2008) sagt bis zum Jahr 2100 eine Niederschlagsreduktion für Madagaskar um bis zu 20% voraus. Basierend auf den Simulationsergebnissen (Kapitel 8.3), wird diese Verringerung des Niederschlags nur einen moderaten Einfluss auf die Struktur und Dynamik des Waldes in Madagaskar haben. Bei einer Reduktion des Niederschlags um 20% über einen längeren Zeitraum ist der Bodenwassergehalt immer noch hoch genug, um den Bäumen ein ungehindertes Wachstum zu garantieren. Außerdem scheint es so, dass der Wald eine Reduktion des Niederschlags durch Verringerung der Blattfläche (LAI) und der Transpiration ausgleicht (Lischke and Zierl, 2002).

Um die Gefahren für den tropischen Wald in Madagaskar durch reduzierten Niederschlag zu verstehen, wurden auch Niederschlagsszenarien mit einer größeren Reduktion untersucht. Insgesamt kann man die Ergebnisse in zwei Abschnitte teilen. Ist der Jahresniederschlag größer als 2.100 mm (Reduktion um maximal -30%), dann ist der Einfluss von weniger Niederschlag auf die Walddynamik sehr gering. Fällt der Jahresniederschlag allerdings für eine lange Zeit unter 2.100 mm, dann ändert sich die Struktur und Dynamik im tropischen Wald von Madagaskar. Vor allem oberirdische Biomasse, Produktivität des Waldes und Kohlenstoffbilanz verringern sich. Verringert sich zum Beispiel der Jahresniederschlag um die Hälfte, reduzieren sich die Netto-Primärproduktion und die Kohlenstoffbestände im Wald um jeweils ungefähr 20%. Dieser Fakt war nicht zu erwarten, da selbst ein Jahresniederschlag von 1.500 - 2.100 mm ein sehr hoher Wert im Vergleich zu anderen tropischen Regionen ist.



Abbildung 8.8: Foto eines "Troughfall Exclusion" Niederschlags-Experiment im Amazonas. Es wurden ein Hektar Waldfläche mit Plastik-Platten ausgelegt um den Regen abzufangen. Foto aus [Fisher et al. \(2007\)](#).

Dies sind allerdings alle Ergebnisse aus der Simulation mit einem Waldmodell. Um diese Ergebnisse zu überprüfen, bieten sich sogenannte "Troughfall Exclusion" Experimente an, bei denen durch das Anbringen von Folien oder Ähnlichem ein großer Teil des Niederschlags abgefangen wird (Abbildung 8.8). Für das Untersuchungsgebiet in Madagaskar ist kein solches Experiment durchgeführt worden.

Deshalb werden vergleichende Studien aus anderen Regionen herangezogen.

In einem Niederschlags-Experiment im Amazonas wurde der Niederschlag um bis zu 50% abgefangen (Nepstad et al., 2002). Dabei wurde die gemessene Netto-Primärproduktion (NPP) um 25% reduziert. In unserer Studie wurde bei vergleichbarer Reduktion des Niederschlags die NPP um 20% reduziert. Ein zweites Experiment im Amazonas untersuchte den Einfluss von 35 – 41% weniger Niederschlag (Brando et al., 2008) auf die Produktivität des Waldes und kam zu einer Reduzierung von 21% der NPP. Insgesamt zeigen unsere Ergebnisse eine etwas geringere Reduktion der NPP, sind aber von der Tendenz her vergleichbar.

In einer umfangreichen Analyse im Amazonas, untersuchte Malhi et al. die Produktivität auf insgesamt 104 Waldflächen. Man beobachtete dabei eine NPP von $1,5 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in einem Gebiet mit 1,000 mm Niederschlag pro Jahr. In einem Gebiet mit 4,000 mm Jahresniederschlag schätzte man die NPP mit $5,5 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ um den Faktor drei höher (Malhi et al., 2004). In der vorgestellten Simulationsstudie schwankt die NPP auch um den Faktor drei für die Jahresniederschläge von 800 mm bis 3.500 mm, liegen aber insgesamt etwas höher. Das liegt vor allem an der wesentlich höheren Biomasse im untersuchten Wald in Madagaskar verglichen mit den Biomassenwerten des Amazonas.

Eine große Diskussion in der Waldökologie ist die Frage, ob tropische Regenwälder als Kohlenstoffsенke oder -quelle fungieren. Grant et al. fanden in einer Simulationsstudie heraus, dass die Wälder im Amazonas in den Jahrzehnten der Sukzession Kohlenstoffsенken mit bis zu $6 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ sind. Es dauert ungefähr 100 Jahre bis zu einer ausgeglichenen Kohlenstoffbilanz, danach schwanken die Werte bei $\pm 1 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (Grant et al., 2009). Aufgrund der höheren Kohlenstoffbestände im tropischen Wald von Madagaskar, ist die Kohlenstoffbindung in der Regenerationsphase wesentlich höher (bis zu $15 \text{ t}_c \text{ ha}^{-1}$

yr^{-1}) und benötigt länger bis zu einer ausgeglichenen Kohlenstoffbilanz (200 Jahre). Nach der Regenerationsphase sind die Schwankungen in den Kohlenstoffflüssen allerdings vergleichbar mit den Ergebnissen die [Grant et al.](#) gefunden haben.

Generell ist es nur für wenige Gebiete möglich, Experimente zu etablieren, die unter anderem die NPP oder den Kohlenstofffluss messen. Deshalb spielen Waldmodelle eine wichtige Rolle solche Experimente virtuell zu realisieren und dessen Ergebnisse anschließend auf ein größeres Gebiet zu extrapolieren. Der Vergleich mit den verschiedensten Experimenten und Messungen hat gezeigt, dass die vorgestellte Simulationsstudie ähnliche Ergebnisse liefert. Allerdings hat das Waldmodell und die benutzten Methoden ein paar Schwächen. Ein wichtiger Punkt ist die Unsicherheit bei der Parametrisierung. Viele Parameter sind durch die Waldinventuren bestimmbar, aber gerade die Bodenparameter sind nur durch Literaturwerte bestimmt wurden - es fehlt ein entsprechendes Bodenexperiment in der zu untersuchenden Region. Besonders der unbekannte Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese hat einen starken Einfluss auf die Transpiration. Eine Sensitivitätsanalyse hat allerdings gezeigt, dass dieser Koeffizient weniger sensitiv ist und deshalb eine grobe Parametrisierung ausreichend ist ([Fischer et al., 2014](#)). Die zweite Schwäche dieser Studie ist, dass die Langzeitwirkung von veränderten Jahresniederschlag untersucht wurde, nicht aber Schwankungen im Niederschlag innerhalb eines Jahres, was besonders für Trockenheitsszenarien besonders geeignet wäre. Um die Auswirkungen des unregelmäßig auftretenden El-Nino Effekts zu analysieren, sollte der Niederschlag aller 2-6 Jahre für eine Periode von 2-4 Monaten reduziert werden. Erste eigene Analysen haben keine Änderungen in der Walddynamik gezeigt. Während dieser kurzen Trockenperioden war der Bodenwassergehalt stets so hoch, dass den Bäumen immer genügend Wasser zum Wachsen zur Verfügung stand. Das es keine Auswirkungen gab, kann aber auch an den Vereinfachungen im Wasser-Modul liegen: nur die oberste Bodenschicht wird betrachtet, keine Unterschiede in der Wurzeltie-

fe einzelner Bäume, keine direkte Konkurrenz einzelner Bäume um die Wasseraufnahme und die Wasseraufnahme ist arten-unabhängig. In Kombination mit dem groben Zeitschritt des Waldmodells (monatlich) scheinen diese Vereinfachungen aber sinnvoll, um Auswirkungen von langfristigen Niederschlagsänderungen zu untersuchen.

Zusammenfassend ist diese Studie ein gutes Beispiel, wie man mit prozess-basierten Waldmodellen die Folgen des Klimawandels auf die tropischen Wälder untersuchen kann. Während sich diese Studie auf die Auswirkungen durch Änderungen des Jahresniederschlags konzentriert, besteht noch hoher Bedarf die kurzzeitigen Schwanken des Niederschlags zu untersuchen. Basierend auf den Erkenntnissen über die Auswirkungen von weniger Niederschlag, könnten diese Waldmodelle auch die interaktiven Auswirkungen mehrerer Einflussfaktoren untersuchen, wie zum Beispiel die Änderung von Niederschlag, Temperatur und CO₂ Konzentration.

Teil IV

ZUSAMMENFASSENDE DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Diese Arbeit gibt einen Einblick in die Waldmodellierung und in die vielfältigen Anwendungsmöglichkeiten des Waldmodells FORMIND . Dabei sind zum Teil erstaunliche Ergebnisse aufgetreten. Ausgehend von den Zielen dieser Studie (formuliert in Kapitel 1), besteht der Teil IV dieser Arbeit aus einer Zusammenfassung aller Ergebnisse und der Diskussion dieser Resultate in Kapitel 9.

9

ÜBERSICHT UND AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE ALLER EINZELSTUDIEN

Tropische Wälder sind durch ihren Artenreichtum und die Wichtigkeit für den globalen Kohlenstoffkreislauf eines der wichtigsten Ökosysteme der Erde (Malhi et al., 2004). In dieser Arbeit wurde die lokale Dynamik von tropischen Wäldern mit dem Waldmodell FORMIND modelliert und es wurden die Auswirkungen von verschiedenen Störungen auf diese Wälder untersucht. Das für diese Studie genutzte Modell FORMIND ist ein prozess- und individuenbasiertes Waldmodell, welches bisher schon in vielen weiteren Studien weltweit angewandt wurde (zum Beispiel Dislich et al., 2009; Gutierrez et al., 2009; Groeneweld et al., 2009; Köhler and Huth, 2004; Rüger et al., 2007). Im Unterschied zu vielen anderen Studien zu tropischen Wäldern, wurde hier nicht primär die Zusammensetzung und Änderung der vorkommenden Arten im Wald untersucht, sondern die Dynamik von Biomasse und Produktivität. Zusätzlich wurde auch die Kohlenstoffbilanz eines Waldes bestimmt und die Auswirkungen von Störungen darauf untersucht. Die Untersuchungsgebiete waren ein tropischer Wald am Kilimandscharo und ein tropischer Tieflandwald in Madagaskar. Durch die Anwendung eines Waldmodells sollten verschiedenste Fragen für diese tropischen Wälder untersucht werden.

1. Kann man ein prozess-basiertes Waldmodell zur Beschreibung der Dynamik eines ungestörten tropischen Waldes am Kilimandscharo nutzen und somit auch die Kohlenstoffbilanz abschätzen?

Ziel war es, die Dynamik des tropischen Waldes am Kilimandscharo mit dem prozessbasierten Waldmodell FORMIND zu beschreiben. Für das Untersuchungsgebiet wurde mit Hilfe von Waldinventuren und Literaturrecherche eine Parametrisierung erstellt. Es stellte sich heraus, dass die Parameter, die das Wachstum der Bäume beschreiben, die Modellergebnisse überdurchschnittlich stark beeinflussen. Anschließend wurden unter anderem Größen wie Biomasse, Produktivität des Waldes und der Kohlenstofffluss untersucht. Verglichen mit den im Feld gemessenen Werten, konnten Basal Area und Biomasse sehr

gut abgebildet werden. Auch der im Untersuchungsgebiet gemessene Blattflächenindex konnte mit dem Modell adäquat wiedergegeben werden. Allein die Stammzahlen sind in der Simulation niedriger als tatsächlich gemessen.

Eine Kernfrage zu dem Thema tropische Wälder ist die Rolle dieser Wälder im globalen Kohlenstoffkreislauf. Die meisten Studien gehen davon aus, dass tropische Wälder auf der globalen Skala Kohlenstoffsenken sind (Malhi et al., 2004). Die in dieser Arbeit vorgestellte Simulationsstudie kann das Ergebnis einer Kohlenstoffsenke nicht bestätigen. In der Simulation eines ungestörten und ausgewachsenen Waldes ist die Kohlenstoffbilanz ausgeglichen. Hingegen haben Untersuchungen in afrikanischen Tropenwäldern gezeigt, dass ausgewachsene Wälder im Mittel fast eine Tonne Kohlenstoff pro Jahr mehr fixieren als sie abgeben (Lewis et al., 2009). Hauptsächlich wird diese Zunahme von Kohlenstoff im Wald durch den Klimawandel und die damit verbundene Zunahme an CO₂ begründet. Eine nicht diskutierte Erklärung dieser Kohlenstoffsenke könnte aber auch sein, dass diese Wälder noch nicht den Klimaxstatus erreicht haben und sich weiterhin im Wachstum befinden. Allerdings gibt es auch Studien, die das Ergebnis der vorgelegten Arbeit bestätigen. Grant et al. konnte zeigen, dass ein tropischer Wald bis zu 100 Jahre nach einem Kahlschlag Kohlenstoff binden kann, danach aber eine ausgeglichene Kohlenstoffbilanz aufweist. Allein diese zwei Studien mit verschiedenen Aussagen zeigen, dass die Frage nach einer Kohlenstoffsenke nicht komplett geklärt werden kann. Eine entscheidende Frage ist dabei die Wahl der Skala. Auf einer lokalen Skala kann ein Wald durchaus eine Kohlenstoffsenke oder -quelle sein, auf einer größeren Skala kann es aber zu abweichenden Ergebnissen kommen - begründet durch die Heterogenität des tropischen Waldes.

2. Um die Parametrisierung eines Waldmodells zu vereinfachen, könnte man auf eine Unterscheidung der Baumarten verzichten. Hat diese Vereinfachung Folgen für die Abschätzung der Waldproduktivität und der Kohlenstoffbilanz?

In tropischen Wäldern können hunderte von Baumarten vorkommen. Um diese Artenvielfalt in einem Waldmodell abbilden zu können, werden die Baumarten in Gruppen mit möglichst gleichen Eigenschaften eingeordnet. In der vorliegenden Studie wurden alle lokalen Baumarten in sechs Artengruppen einsortiert, je nach Wuchshöhe und Schattentoleranz. All diese Artengruppen müssen einzeln parametrisiert werden. Eine viel weniger aufwendige Alternative wäre, vollständig auf die Unterscheidung der Baumarten zu verzichten und nur noch eine durchschnittliche Baumart zu betrachten.

Die Rolle der Anzahl an berücksichtigten Artengruppen bei Vegetationsmodellen wurde durch die Auswertung verschiedener simulierter Größen beurteilt. Während es für die Biomasse des simulierten Waldes keine großen Unterschiede gab, zeigten sich je nach Artengruppierung bei der Produktivität des Waldes und bei dem Kohlenstofffluss (NEE) wesentliche Unterschiede auf. Die Produktivität ist in der Modellversion mit Artengruppierung um bis zu 30% höher und benötigt fast viermal länger dieses Niveau zu erreichen. Verglichen mit der Modellversion ohne Artenunterscheidung ist auch der Kohlenstofffluss (NEE) wesentlich verschieden. Vor allem in der Regenerationsphase des Waldes ist der Kohlenstofffluss (NEE) in der Version mit Artengruppierung nur halb so stark ausgeprägt.

Der Vorteil des Verzichtes auf die Artengruppierung liegt in der wesentlich einfacheren Parametrisierung des Modells und der kürzeren Laufzeit. Allerdings geht damit auch die typische Sukzession und der Stockwerkaufbau im tropischen Wald verloren. Der Verzicht auf die Artengruppierung bedeutet somit eine Konzentration auf die hochwachsenden Klimax-Baumarten, vernachlässigt aber die sehr produktiven Pionierarten. Dieser Verzicht könnte durchaus Auswirkungen

auf die Ergebnisse globaler Vegetationsmodelle haben, da die derzeit keine Sukzession abbilden. Es wurde in dieser Studie nachgewiesen, dass hierbei die Gefahr besteht, die Produktivität zu unterschätzen und den Kohlenstofffluss zu überschätzen. Diese Modelle sollten mindestens eine Pionierart hinzunehmen, um ansatzweise die Sukzession im Wald abbilden zu können und damit ihre Schätzungen zu verbessern.

3. Kann man alleine durch das Wissen der Artenzusammensetzung in einem gestörten tropischen Wald die lebende Biomasse, Produktivität und Kohlenstoffbilanz abschätzen?

Stirbt ein großer Baum im Wald, kann er umfallen und schlägt eine Lücke in den Wald. In dieser Lücke etablieren sich lichtliebende Pionierarten, welche nach einem langen Zeitraum durch Klimaxarten auskonkurieren werden. Die Dynamik eines Waldes wird hauptsächlich durch die Lückenbildung und die damit verbundene Sukzession bestimmt. Aber auch Störungen wie Abholzung und Feuer können die Sukzession in einem Wald verändern. Bestimmt man die Artenzusammensetzung bei gestörten Wäldern und vergleicht diese mit der Simulation einer ungestörten Sukzession, kann annähernd der Stand der Sukzession geschätzt werden. Durch das Wissen des Sukzessionszustandes eines gestörten Waldes kann man die Produktivität und auch die Kohlenstoffbilanz für diesen Wald grob bestimmen. Dabei reicht es auch aus, nur den Anteil der Pionierarten zu betrachten, um sowohl Produktivität als auch den Kohlenstofffluss zu bestimmen.

Die Simulation der ungestörten Sukzession wurde mit dem Waldmodell FORMIND für einen ungestörten tropischen Wald am Kilimandscharo durchgeführt. Analysiert wurden zwei gestörte Untersuchungsgebiete, die ebenfalls am Kilimandscharo gelegen sind. Es wurde gezeigt, dass ein Waldstück wenig gestört ist und das andere Waldstück stark gestört ist. Somit befindet sich das stark gestörte Waldstück

in einem früheren Sukzessionsstatus als das wenig gestörte Waldstück. Beide gestörten Untersuchungsgebiete sind nach dieser Untersuchung Kohlenstoffsinken. Das stark gestörte Waldgebiet wird noch ungefähr 100 Jahre eine Kohlenstoffsinke sein, das wenig gestörte Waldgebiet noch 50 Jahre. Danach erreichen beide untersuchten Gebiete eine ausgeglichene Kohlenstoffbilanz.

Interessanterweise lassen sich allein mit dem Anteil der Pionierbäume am Gesamtbestand eindeutige Beziehungen zur Kohlenstoffbilanz (NEE) und Produktivität formulieren. Basierend auf den Simulationen zeigt sich ein steigender Trend der Bruttoprimärproduktion mit steigendem Anteil an Pionieren in einem Wald. Für die Kohlenstoffbilanz des simulierten Waldes ergibt sich, dass Wälder mit einem Pionieranteil größer als 10% eine positive Kohlenstoffbilanz aufweisen. Insgesamt ist die Betrachtung des Anteils von Pionierbäumen in einem Wald eine gute Methode, um die Produktivität und die Kohlenstoffbilanz des Waldes zu schätzen. Es zeigt sich die Wichtigkeit der Betrachtung von Pionierarten in einer Waldsukzession. Da vor allem in globalen Vegetationsmodellen Pionierarten nicht betrachtet werden, besteht hier die Gefahr die Waldproduktivität zu unterschätzen und ein verfälschtes Ergebnis für die Kohlenstoffbilanz zu erzeugen.

Allerdings hat diese Abschätzung derzeit noch verschiedene Schwächen. Die erste Schwierigkeit ist die Güte der simulierten Sukzession der Baumarten für das Referenzwaldstück. Da für das Untersuchungsgebiet keine Wachstumsdaten vorliegen, ist die Korrektheit der simulierten ungestörten Sukzession nur schwer zu überprüfen. Der generelle Ablauf einer Sukzession wird vom Waldmodell gut abgebildet (z.B. Pionierarten gefolgt von Klimaxarten). Aber der tatsächliche zeitliche Ablauf ist schwer zu validieren, da dieser mehrere Jahrhunderte dauern kann (Finegan, 1996). Die zweite Schwäche ist der Vergleichbarkeit der Sukzession im Referenzgebiet zu den beiden anderen untersuchten gestörten Gebieten. Da diese Gebiete auf der gleichen Höhenstufe am Kilimandscharo liegen und auch vergleichbare klimati-

sche Bedingungen besitzen, kann man davon ausgehen, dass die Sukzession ähnlich ablaufen wird. Auch das Artenvorkommen ist vergleichbar in allen drei untersuchten Waldflächen am Kilimandscharo. Die dritte Schwierigkeit ist die Annahme, dass die Störungen in den untersuchten Gebieten so stark waren, dass großflächig die Artenzusammensetzung beeinflusst wurde. Kleinflächige Störungen können zu einer Vermischung von verschiedenen Sukzessionsdynamiken im selben untersuchten Gebiet führen.

4. Welche Folgen haben Waldbrände auf den tropischen Wald am Kilimandscharo?

Waldbrände sind ein einflussreicher ökologischer Faktor in den Wäldern am Kilimandscharo. Die obere Waldgrenze ging dabei schon um bis zu 800 Höhenmeter zurück und es wurden ungefähr 15% der Waldfläche in den letzten 40 Jahren zerstört (Hemp, 2006c). In nur 4% aller Fälle haben diese Feuer natürliche Ursachen wie Blitzeinschlag, in den anderen Fällen ist der Mensch der Auslöser (Hirschberger, 2012). Ein Feuer kann dabei Einfluss auf die Artenzusammensetzung des Waldes, die lebende Biomasse und den Kohlenstoffkreislauf haben. Um zu untersuchen, wie stark der Einfluss von Waldbränden auf die oberirdische Biomasse, die Produktivität und die Kohlenstoffbilanz des tropischen Waldes am Kilimandscharo ist und wie lange die Regeneration des Waldes nach einem Feuer dauert, wurde das Waldmodell FORMIND um das Feuermodell FORFIRE erweitert.

Basierend auf den Simulationsergebnissen, dauert es nach einem großen Waldbrand bis zu 400 Jahre, bis die oberirdische Biomasse des Waldes wieder im Gleichgewicht ist und das Niveau eines ungestörten Waldes erreicht. Damit dauert die Regeneration nach einem Feuer doppelt so lang wie die Regeneration in einer ungestörten Sukzession eines Waldes. Die Ursache für diese längere Regenerationsphase liegt in der artenreicheren Sukzession nach einem Feuer verglichen mit einer natürlichen Sukzession. Durch den hohen Anteil an Pionier-

bäumen direkt nach dem Feuer ist auch die Produktivität des Waldes sehr hoch. In der Kohlenstoffbilanz kommt es während des Feuers zu einem negativen Ausschlag, da durch den Brand bis zu 100 Tonnen Kohlenstoff pro Hektar ausgestoßen werden. Nach dem Feuer wird viel Kohlenstoff im Wald gebunden, aber der Wald kann die Kohlenstoffbilanz nach einem großen Waldbrand auch nach 400 Jahren nicht wieder ausgleichen.

Die Artenzusammensetzung im Wald ist nach einem Feuer viel diverser, denn der Wald wird auch von zahlreichen feuertoleranten Arten besiedelt, die sich sonst nicht etablieren können. Dies bedeutet, dass Feuerereignisse in einem gewissen Maße die Artenvielfalt erhöhen. Laut Simulationen ergibt sich ein Maximum der Artenvielfalt bei durchschnittlich drei Feuerereignissen pro Jahrzehnt (Simulationsfläche 9 Hektar, mittlere Feuergröße 2 Hektar), was in einer empirischen Studie annähernd bestätigt werden konnte (Peterson and Reich, 2008). Da sich aber in Zukunft die Feuerhäufigkeit erhöhen soll (Bowman et al., 2009; Cochrane, 2003), kann es zu einer Verringerung der Artenvielfalt in gestörten Gebieten am Kilimandscharo kommen. Nutzt man die weiteren Möglichkeiten von FORMIND aus, könnten in Zukunft zusätzlich die Interaktionen zwischen Feuer, Klimawandel und auch Abholzung analysiert werden.

5. Wie stark sind die Auswirkungen von reduziertem Niederschlag auf tropische Regenwälder in Madagaskar?

Es wurden die Auswirkungen von reduziertem Niederschlag auf einen tropischen Wald auf Madagaskar untersucht. Dazu wurden verschiedene Niederschlagsszenarien mit dem Waldmodell FORMIX3 realisiert und dabei die Änderungen in Biomasse, Produktivität und der Kohlenstoffbilanz untersucht. Für den vom IPCC prognostizierten Rückgang an Niederschlag konnten keine wesentlichen Auswirkungen auf den tropischen Wald gefunden werden. Erst bei Szenarien die für die Änderung des Niederschlags auch El-Nino Ereignisse einbezo-

gen, zeigten sich deutliche Veränderung in der Walddynamik und -struktur. Wird der Jahresniederschlag um mehr als 30% reduziert, sinken Biomasse, Produktivität und die Kohlenstoffbilanz mit verringerten Niederschlag immer weiter ab. Wird zum Beispiel der Niederschlag um die Hälfte reduziert, verringert sich sowohl die Nettoprimärproduktion als auch die Kohlenstoffbestände um 20%. Das verschiedene Größen im Wald reduziert werden bei Verringerung des Jahresniederschlags, konnten auch empirische Studien zeigen (Schuldt et al., 2011; Nepstad et al., 2002; Brando et al., 2008; Malhi et al., 2004; Grant et al., 2009).

Allerdings können solche Experimente nur für wenige Gebiete durchgeführt werden. Deshalb stellen Waldmodelle ein gutes Werkzeug dar, um virtuelle Experimente durchzuführen oder existierende lokale Experimente auf eine regionale Skala zu extrapolieren. Trotz der erwähnten Schwächen des Modells und der getroffenen Annahmen, zeigen die Simulationen mit dem Waldmodell vergleichbare Ergebnisse wie reale Experimente. Insgesamt zeigt diese Studie in Madagaskar, dass prozessbasierte Waldmodelle helfen, den Einfluss von Klimawandel auf die Walddynamik und Kohlenstoffbestände besser zu verstehen.

Teil V

ANHANG

A

ANHANG A

A.1 ANHANG - ARTENLISTE UNTERSUCHUNGSGEBIET KILIMAN- DSCHARO

Artenliste für den tropischen Wald am Kilimandscharo mit maximaler Wuchshöhe und Lichtbedürfnis (schattentolerant, schattenintolerant, mittleres Lichtbedürfnis). Daraus folgt die Eingruppierung in eine der sechs Artengruppen (PFT). Zusätzlich ist die Feuertoleranz angegeben (1...feuerintolerant,4...feuertolerant).

ARTENNAME	MAXIMALE HÖHE	LICHTBEDÜRFNIS	PFT	FEUER TOLERANZ
Agarista salicifolia	20	intol	4	4
Alangium chinense	25	intol	4	1
Albizia gummifera	30	tol	2	1
Aningeria adolfi friedericii	50	tol	1	1
Aphloia theiformis	15	med	3	1
Bersama abyssinica	20	med	3	1
Canthium oligocarpum ssp captum	10	tol	5	1
Casearia battiscombei	30	tol	1	1
Celtis durandii	25	med	3	1
Clausena anisata	20	med	3	1
Cornus volkensii	30	med	3	1
Cyathea manniana	15	intol	6	1
Dracaena afromontana	10	tol	5	1
Dracaena laxissima	5	tol	5	1
Eckeburgia capensis	25	tol	2	1
Embelia schimperii	30	tol	2	1
Entandrophragma excelsum	70	tol	1	1
Erica excelsa	28	intol	4	4
Erythrocca polyandra	10	tol	5	1
Ficus sur	25	med	3	1
Galiniera saxifraga	15	tol	5	1
Garcinia tansaniensis	40	tol	1	1
Garcinia volkensii	20	tol	2	1
Hagenia abyssinica	25	intol	4	3
Hallea rubrostipulata	33	med	3	1
Heinsenia diervilleoides	25	tol	2	1
Ilex mitis	30	tol	2	1
Lasianthus kilimandscharicus	10	tol	5	1
Lepidotrichilia volkensii	16	med	3	1
Leptonychia usambarensis	15	tol	5	1
Macaranga capensis var kilimandscharica	30	med	3	1
Maesa lanceolata	20	intol	4	1
Maytenus acuminata	15	tol	5	1
Morella salicifolia	15	intol	4	4
Myrica salicifolia	15	intol	4	4
Newtonia buchananii	40	tol	1	1
Ocotea usambarensis	45	tol	1	2
Olinia rochetiana	25	med	3	1
Pauridiantha paucinervis	10	tol	5	1
Pavetta abyssinica	15	tol	5	1
Peddiea fischeri	15	tol	5	1
Pittosporum spec lanatum	10	med	3	1
Podocarpus latifolius	35	tol	1	1
Polyscias fulva	25	intol	4	1
Polyscias albersiana	15	intol	4	1
Psychotria cyathicalyx	15	tol	5	1
Rapanea melanophloeos	30	med	3	1
Rawsonia lucida	25	tol	2	1
Rothmannia urcelliformis	10	tol	2	1
Schefflera myriantha	30	tol	2	1
Schefflera volkensii	25	tol	2	1
Strombosia scheffleri	35	tol	1	1
Syzygium guineense	30	tol	2	1
Tabernaemontana stapfiana	25	med	3	1
Teclea nobilis	20	tol	2	1
Xymalos monospora	25	tol	2	1

A.2 ANHANG - PARAMETER LISTE FORMIND

Allgemeine Parameter

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
MaxGrp	Anzahl PFT	6	-	
Area	Größe des Simulationsgebietes	1-10	ha	
Δt	Zeitschritt des Waldmodells	1	Jahr	
Δt_2	Zeitschritt des Bodenwassermodells	1	h	
SizeP	Größe eines Patches	400	m ²	
Δh	Schrittweite der räumlichen Diskretisierung	0.5	m	
IS	mittlere Globalstrahlung	860	$\mu\text{mol}_{\text{photon}}/\text{m}^2$	Klimadaten
DayL	Tageslänge	12	h	kalibriert
k	Lichtabsorptionskoeffizient	0.7	-	Huth and Ditzer, 2000

Parameter für Regeneration

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
DS	Durchmesser der Sämlinge	0.02	m	kalibriert
NS	Anzahl Sämlinge		1/(ha yr)	kalibriert
	PFT1	30		
	PFT2	156		
	PFT3	21		
	PFT4	300		
	PFT5	2		
	PFT6	200		
Iseed	minimale Einstrahlung für Keimung		% von IS	Rüger, 2006
	PFT1	0.03		
	PFT2	0.01		
	PFT3	0.05		
	PFT4	0.20		
	PFT5	0.03		
	PFT6	0.20		

Parameter für Sterblichkeit

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
mn	mittlere Mortalität		1/yr	kalibriert
	PFT1	0.015		
	PFT2	0.030		
	PFT3	0.029		
	PFT4	0.040		
	PFT5	0.021		
	PFT6	0.045		
P _f	Umfallwahrscheinlichkeit	0.4	-	Brokaw, 1985

Parameter für Baumgeometrie

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
H _{max}	maximale Höhe		m	Felddaten
	PFT1	56		
	PFT2	33		
	PFT3	33		
	PFT4	28		
	PFT5	16		
	PFT6	16		
H ₁	Höhenparameter		-	Felddaten
	PFT1	3.28		
	PFT2	4.64		
	PFT3	4.82		
	PFT4	4.27		
	PFT5	4.35		
	PFT6	3.00		
H ₂	Höhenparameter		-	Felddaten
	PFT1	0.57		
	PFT2	0.41		
	PFT3	0.44		
	PFT4	0.43		
	PFT5	0.34		
	PFT6	0.60		
L ₁	Parameter für LAI eines Baumes	2.0	-	Dislich et al., 2009
L ₂	Parameter für LAI eines Baumes	0.1	-	Dislich et al., 2009
CD ₀	Kronendurchmesser aus DBH	0.60	-	Felddaten
CD ₁	Kronendurchmesser aus DBH	0.68	-	Felddaten
F ₁	Formfaktor	0.77	-	Dislich et al., 2009
F ₂	Formfaktor	-0.18	-	Dislich et al., 2009
σ	Anteil der Stammmasse an gesamter AGB	0.7	-	Dislich et al., 2009; Nenninger, 2006

Parameter für Produktivität

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
P_{max}	maximale Produktivität		$\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$	Cai et al., 2005; Fischer et al., 2014; Dislich et al., 2009; Zhang et al., 2012 + kalibriert
	PFT1	2.0		
	PFT2	3.1		
	PFT3	6.8		
	PFT4	11.0		
	PFT5	7.0		
	PFT6	12.0		
α	Anstieg der Lichtantwortkurve		-	Cai et al., 2005; Zhang et al., 2012; Rüger, 2006 + kalibriert
	PFT1	0.36		
	PFT2	0.28		
	PFT3	0.23		
	PFT4	0.20		
	PFT5	0.30		
	PFT6	0.20		
r_g	Wachstumsrespiration	0.25	-	Ryan, 1991
G_{Fun}	Wachstumsfunktion	Chanter	-	Fischer, 2010
$growth_m$	maximales Durchmesserwachstum		mm/yr	kalibriert
	PFT1	12		
	PFT2	12		
	PFT3	19		
	PFT4	29		
	PFT5	11		
	PFT6	29		
$growth_{DBH}$	relativer DBH zum max. Durchmesserwachstum		% von DBH	kalibriert
	PFT1	33		
	PFT2	34		
	PFT3	23		
	PFT4	60		
	PFT5	33		
	PFT6	60		
ρ	Holzdichte		t/m^3	Felddaten
	PFT1	0.55		
	PFT2	0.54		
	PFT3	0.41		
	PFT4	0.40		
	PFT5	0.52		
	PFT6	0.47		

Parameter für Klimadaten

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
s	Abstand zwischen Trockentagen		1/Tage	Klimadaten
	Quartal 1	0.35		
	Quartal 2	1.10		
	Quartal 3	0.22		
	Quartal 4	0.50		
a	Wassermenge an einem Regentag		1/mm	Klimadaten
	Quartal 1	0.07		
	Quartal 2	0.04		
	Quartal 3	0.16		
	Quartal 4	0.07		
μ_T	mittlere Temperatur		°C	Klimadaten
	Quartal 1	18.19		
	Quartal 2	18.00		
	Quartal 3	15.89		
	Quartal 4	17.30		
σ_T	Standardabweichung der Temperatur		°C	Klimadaten
	Quartal 1	0.63		
	Quartal 2	0.90		
	Quartal 3	0.94		
	Quartal 4	0.87		
μ_S	mittlere Sonnenscheindauer		h	Klimadaten
	Quartal 1	8.4		
	Quartal 2	5.8		
	Quartal 3	6.5		
	Quartal 4	8.6		
σ_S	Standardabweichung der Sonnenscheindauer		°C	Klimadaten
	Quartal 1	0.7		
	Quartal 2	1.0		
	Quartal 3	0.7		
	Quartal 4	0.7		
lat	geographische Breite	-3.25		

Parameter für Bodenwassermodell

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
WUE	Wassernutzungskoeffizient	2.0	$t_{0 \text{ d m}} / \text{kg H}_2\text{O}$	Larcher, 2001
PWP	permanente Welkepunkt	26.0	Vol%	Maidment, 1993
K_L	Interzeptionskonstante	0.2	mm/d	Liang et al., 1994
Por	Porosität des Bodens	46.0	Vol%	Maidment, 1993
K_s	Leitfähigkeit des Bodens	1.77E-07	m/s	Maidment, 1993
λ_w	Porengrößenverteilung im Boden	0.165	-	Maidment, 1993
θ_{res}	residuale Bodenwassergehalt	9.0	Vol%	Maidment, 1993
FC	Feldkapazität	43.0	Vol%	Maidment, 1993
SD	Bodentiefe	2.5	m	kalibriert
RD	mittlere Dauer eines Regenfalls	12.0	h	kalibriert

Parameter für Feuermodell ForFire

NAME	ERKLÄRUNG	WERT	EINHEIT	QUELLE
λ	mittlerer Abstand zwischen zwei Feuer	4	Jahre	Satellitendaten
β	mittlere relative Größe eines Feuers	20	% von Fläche	Satellitendaten
sev	Indikator für Feuerstärke	0.55	-	Alrutz, 2013; Busing and Solomon, 2006
me	Feuerrisiko aber dieser Bodenfeuchte	40	Vol%	Thonicke et al., 2001
minFuel	Mindestmenge an brennbares Material	0.25	t/patch	Schultz, 1988

B

ANHANG B

B.1 ANHANG - QUELLCODE

In diesem Abschnitt ist der Quellcode des Feuermodells ForFire dargestellt, welches in Kapitel 3.2.3 vorgestellt wurde. Dieses Modell wurde als Ergänzung für das Waldmodell FORMIND entwickelt, um zufällige Waldbrände zu simulieren. Das Feuermodell wurde genau wie das Waldmodell in der Programmiersprache C++ entwickelt.

```

void FireArea(double firesize);
void BurnArea(double severity);
void RemoveBurntTrees();
double FireDP(double dbhcm, int Grp, double fsev);
//-----

Boolean DoFire(void)
//Hauptroutine
{
    double lambda = N.Par.Fire_Lambda; // mittlere Feuerfrequenz [yr]
    double beta = N.Par.Fire_Beta; // mittlere Feuergröße [ha/ha]
    double sev = N.Par.Fire_Sev; // mittlere Stärke eines Feuers [-] 0-1
    int zgf; //zufällige Anzahl Feuer pro Zeitschritt
    double zgs; //zufällige Feuer-Fläche
    double zgsev; //zufällige Stärke des Feuers 0-1
    double plotanz=MAXPLOT * pow(Switch.Ha,2); //Plotanzahl. = Hektarfläche x 25 Plots je Hektar

    zgf = prand(1/lambda); //poisson-verteilte ZG mit MW=lambda
    while (zgf > 0) { //falls zgf>0: Ausbruch von Feuer
        zgs = erand(1/beta); // exponential-verteilte ZG mit MW=beta
        zgs = min(floor(zgs * plotanz),plotanz); // Größe des Feuers
        zgsev = nrand(sev,0.1); // normal-verteilte ZG mit MW=sev
        zgsev = min(zgsev,1.0);zgsev=max(zgsev,0.0); // Stärke des Feuers mit Werte zwischen 0-1
        FireArea(zgs); // markiert brennende Plots
        Result.WriteFireOutput(); // Ereignis in *.fire schreiben
        BurnArea(zgsev); // markiert verbrannte Bäume in brennenden Plots
        RemoveBurntTrees(); // entfernt markierte (verbrannte) Bäume

        zgf--;
    }

    return True;
} //DoFire

//-----
void FireArea(double firesize)
{
    // Bestimmt Feuerfläche. Zufälliges Zentrum. Ausbreitung über Hektar-Grenze möglich.
    // Feuer Größe = Anzahl Plots == firesize;
    // Falls Baum verbrennt: Burnt=1 sonst Burnt=0

    HecPointer hec, firecentre_h;
    PlotPointer plot, firecentre_p, tempplot, tempplot2;
    TreePointer tree, vtree;

    int randPlot;
    int i=0, ii=0, j=0, fireplots=0, zz1=0, zz2=0, zz3=0; //Counter
    bool foundplot;
    int maxit=50; // maximale Anzahl Iterationen um nach einem nichtverbrannten Plot zu suchen

    firecentre_h = vHec.at(_NRandom(vHec.size())); // zufälliges Hektar auswählen als Zentrum des Feuers
    randPlot = _NRandom(MAXPLOT)+1;
    plot = firecentre_h->FirstPlot;
    while (plot != NULL) { // zufälligen Plot auswählen als Zentrum des Feuers

```

```

if ( plot->No == randPlot) {
    plot->Fire=True;
    firecentre_p = plot;
    fireplots=1;
    plot = NULL;
}
else plot = plot->next;
}

plot = firecentre_p; // alle nichtverbrannten Nachbarn markieren zum Verbrennen
while((fireplots<firesize)&&(j<maxit)) {
    i=0;
    while ((i<8)&&(fireplots<firesize)) {
        tempplot = plot->P8dir[i];
        if (tempplot != NULL) {
            if (!tempplot->Fire) {
                tempplot->Fire=true;
                fireplots++;
            }
        }
        i++;
    }

    i=0;ii=0;foundplot=false; // neue (nicht verbrannte) Ausbreitungsrichtung wählen innerhalb des
    Feuergebietes
    zz1 = _NRandom(8);zz2 = _NRandom(8);
    while ((i<8)&&(fireplots<firesize)) {
        while ((ii<8) && (plot->P8dir[zz1] != NULL)) {
            tempplot = plot -> P8dir[zz1] -> P8dir[zz2];
            if (tempplot != NULL) {
                foundplot = !(tempplot -> Fire);
                if(foundplot) { // Plot wählen, der noch nicht verbrannt ist
                    plot = tempplot;
                    plot->Fire=true;
                    fireplots++;
                    i=8;ii=8;foundplot=true;
                }
            }
            ii++;
            zz2++;zz2=zz2%8;
        }
        i++;
        zz1++;zz1=zz1%8;
        ii=0;
    }
    if(!foundplot)&&(fireplots<firesize)) { //zufälliges Ausbreitungszentrum, falls kein nichtverbrannter Plot
        gefunden wurde
        zz1 = _NRandom(8); zz2 = _NRandom(8); zz3 = _NRandom(8);
        while(plot->P8dir[zz1] == NULL) {zz1++;zz1=zz1%8;}
        while (plot->P8dir[zz1]->P8dir[zz2] == NULL) {zz2++;zz2=zz2%8;}
        while (plot->P8dir[zz1]->P8dir[zz2]->P8dir[zz3] == NULL) {zz3++;zz3=zz3%8;}
        plot = plot->P8dir[zz1]->P8dir[zz2]->P8dir[zz3];
        plot->Fire=true;
        fireplots++;
    }
    j++;
}

if(j>=maxit) {
    cerr<<"***error in DoFire. Can't find enough plots to burn. Target:"<<firesize<<" Realized: "<<fireplots<<" Steps: "
    <<j<<" ***"<<endl;
}

}

//-----

void BurnArea(double severity)
{
// markiert verbrannte Bäume in brennenden Plots

```

```

// 1.Wahrscheinlichkeit, ob ein Plot verbrennt, hängt von Bodenfeuchte ab;
// je feuchter der Boden, desto unwahrscheinlicher ist ein Feuer
// 2.es muss genügend Biomasse auf dem Plot vorhanden sein

HecPointer hec;
PlotPointer plot;
TreePointer tree, vtree;
double P; //Sterbewahrscheinlichkeit eines Baumes durch Feuer, abhängig von Feuertoleranz
double sw; //Bodenwassergehalt im Plot [Vol%]
double msw; //MSW (siehe Wasser-Modell)
double m; //relative moisture status in the upper soil layer [%]
double me = N.Par.Fire.exmoisture; //moisture of extinction = fällt m unter dieser Grenze,
// ist es wahrscheinlich dass Feuer ausbricht [%]
double min_fuelload = N.Par.Fire.minFuelLoad; // below this threshold fire is not permitted (minimale biomass in a plot
)
double FireProb; // Wahrscheinlichkeit, dass auf einem Plot wirklich Feuer ausbricht
// (obwohl er im Feuergebiet liegt)

CalculatePlotBiomass(); //aktuelle plot biomasse berechnen
msw = N.Par.Water_PWP + (0.4)*(N.Par.Water_POR - N.Par.Water_PWP); //MSW in [Vol%]

hec = FirstHec;
while (hec != NULL) {
    plot = hec->FirstPlot;
    while (plot != NULL) {
        //Wahrscheinlichkeit eines Feuers auf einem Plot hängt von SW ab.
        //durchsucht alle potentielle Feuer-Plots und würfelt aus ob Feuer eintritt
        if(N.Par.Climate.ON){
            if(plot->Fire) {
                sw = plot->SW_now.at(0) / (N.Par.Water_SD*10.0); //Bodenwassergehalt in [Vol%]
                m = (sw - msw) / (N.Par.Water_POR - msw); //relative extracable water in the upper soil layer
                if (m<0) m=0;
                FireProb = exp(- M.PI * pow(m/me,2.0))+0.2;
                if(_Random(>FireProb) plot->Fire=false; // verbrennt dieser Plot?
            }
        }
        // auf einem Plot bricht nur Feuer aus, falls genügend Biomasse vorhanden ist
        if(plot->Biomass < min_fuelload) plot->Fire=false; //plot->Biomass [t/plot]

        //Bäume sterben lassen:
        if(plot->Fire) { // Nur in Plots mit Feuer sterben Bäume mit Wkt P
            tree = plot->FirstTree;
            while (tree != NULL) {
                P = FireDP(tree->D*100, tree->Grp, severity); //Sterbewahrscheinlichkeit berechnen
                if(_Random(<P) tree->Burnt=true; // verbrennt dieser Baum?
                tree = tree->next;
            }
        }
        plot->Fire=false;
        plot=plot->next;
    }
    hec = hec->next;
}

//-----
double FireDP(double dbhcm, int Grp, double fsev)
{
// Calculate death probabilities to each individual in a fire year.
// The probability depends on DBH, PFT number and fire severity.
double DP; //death probability
switch (N.Par.Fire.Tolerance[Grp]) //FireDP aus Bunsing&Solomon 2007; abgewandelt
{
    case 1 : DP=1;break;
    case 2 : DP=exp(((1-fsev)*0.00202)-0.00053)*dbhcm);break;
    case 3 : DP=exp(((1-fsev)*0.02745)-0.00255)*dbhcm);break;
    case 4 : DP=(exp(-0.00053*dbhcm))-0.5-((1-fsev)*0.5);break;
    default : DP=0;
}
}

```

```

}
if(DP<0) DP=0;
return DP;
}

//-----

void RemoveBurntTrees()
{
// Entfernt alle Bäume, die verbrannt sind; also Burnt=1

HecPointer hec;
PlotPointer plot;
TreePointer tree, vtree;

hec = FirstHec;
while (hec != NULL) {
    plot = hec->FirstPlot;
    while ((plot != NULL)) {
        tree = plot->FirstTree;
        vtree = NULL;
        while (tree != NULL)
        {
            if(tree->Burnt) //Baum entfernen, falls er verbrannt ist
            {
                vtree = ReduceTreeRecord(tree, vtree, plot); //falls Baum verbrennt löschen, sonst nächsten Baum
                CountDeath(tree->N, 5, tree->D, plot, tree->BT);
                if(vtree == NULL) tree = plot->FirstTree;
                else tree = vtree->next;
            }
            else {vtree = tree; tree = tree->next;}
        }
        plot=plot->next;
    }
    hec = hec->next;
}
}

//-----

void RESULT::WriteFireOutput() {
// Schreibt alle verbrannte Plots in *.fire
// Ergebnis:   Zeitpunkt; Nummer des Feuers in diesem Zeitschritt;
//            Anzahl verbrannte Plots; Stärke des Feuers;
//            Position des Feuers: Hektar+Plot Nummer
HecPointer hec;
PlotPointer plot;
hec = FirstHec;
while (hec != NULL) {
    plot = hec->FirstPlot;
    while (plot != NULL) {
        if(plot->Fire) {
            fprintf(FIREFile,"%8.1f %8d %7d %11.3f %9i %9i \n",T.T,Out.firenum,Out.firesize,Out.firesev,hec->HecNo,plot->No
            );
        }
        plot=plot->next;
    }
    hec = hec->next;
}
}
}

```

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 2.1	Weltweite Waldbedeckung	10
Abbildung 2.2	Weltweite Waldbedeckung nach Klimagebiet	11
Abbildung 2.3	Der Wald als Kohlenstoffspeicher	12
Abbildung 2.4	Änderung der Waldfläche von 1990 bis 2010	13
Abbildung 2.5	Die Vegetationszonen am Kilimandscharo	15
Abbildung 2.6	Vegetationskarte des Kilimandscharo	16
Abbildung 2.7	Design des KiLi Projektes.	18
Abbildung 3.1	Sukzession in einem Gap-Modell	22
Abbildung 3.2	Prozesse eines Waldmodells	23
Abbildung 3.3	Darstellung einer Durchmesserzuwachskurve.	27
Abbildung 3.4	Visualisierung des Waldmodells FORMIND.	29
Abbildung 3.5	Reduktion der Photosyntheseleistung eines Baumes durch Wasserknappheit	31
Abbildung 3.6	Das Bodenwasser-Modul	33
Abbildung 3.7	Feuermodell nach Drossel-Schwabl	39
Abbildung 3.8	Feuermodell nach Green	40
Abbildung 3.9	Feuermodell nach Busing	41
Abbildung 3.10	Das Feuer-Modul	43
Abbildung 3.11	Wahrscheinlichkeit für den Ausbruchs eines Feuers	45
Abbildung 3.12	Sterbewahrscheinlichkeit eines Baumes bei einem Feuer.	46
Abbildung 4.1	Die Vegetation im tropischen Wald am Kilimandscharo.	51
Abbildung 4.2	Vergleich der Simulationsdaten mit den gemessenen Felddaten am Kilimandscharo.	53
Abbildung 4.3	Vergleich der Stammanzahlverteilung für den Kilimandscharo.	55

Abbildung 4.4	Simulierter LAI in verschiedenen Höhen.	56
Abbildung 4.5	Primärproduktion und Mortalität im simulierten Wald.	57
Abbildung 4.6	Simulierte Kohlenstoffbestände im Wald.	58
Abbildung 4.7	Kohlenstoffflusses (NEE) für den simulierten Wald am Kilimandscharo.	58
Abbildung 4.8	Wasserbilanz für den Wald am Kilimandscharo.	59
Abbildung 4.9	Sensitivitätsanalyse	65
Abbildung 4.10	Sensitivitätsanalyse	67
Abbildung 5.1	Vergleich von Basal Area, Biomasse und Stammanzahl für verschiedene Modellversionen. . . .	71
Abbildung 5.2	Vergleich von Mortalität und Produktivität für verschiedene Modellversionen.	72
Abbildung 5.3	Vergleich des simulierten Kohlenstoffflusses in verschiedenen Modellversionen.	73
Abbildung 6.1	Sukzession in einem Wald	80
Abbildung 6.2	Simulierte Sukzession für einen Wald am Kilimandscharo	81
Abbildung 6.3	Abschätzung des Sukzessionsalters eines Waldes am Kilimandscharo.	82
Abbildung 6.4	Abschätzung von NPP, GPP und Kohlenstofffluss in einem gestörten Wald.	85
Abbildung 6.5	GPP und NEE in Abhängigkeit vom Pionieranteil.	86
Abbildung 7.1	Simulierte oberirdische Biomasse mit zwei Feuerereignissen.	95
Abbildung 7.2	Simulierte oberirdische Biomasse und Kohlenstoffbestände nach einem Feuerereignis.	96
Abbildung 7.3	Simulierte Produktivität nach einem Feuerereignis.	96
Abbildung 7.4	Simulierter Kohlenstofffluss nach einem Feuerereignis.	97
Abbildung 7.5	Simulierter Wasserhaushalt des Waldes nach einem Feuerereignis.	98

Abbildung 7.6	Simulierte oberirdische Biomasse nach zahlreichen Feuern.	99
Abbildung 7.7	Simulierte Kohlenstoffbestände nach zahlreichen Feuern.	100
Abbildung 7.8	Simulierter Kohlenstofffluss nach zahlreichen Feuern.	101
Abbildung 7.9	Simulierte Artenvielfalt für verschiedene Feuerhäufigkeiten.	107
Abbildung 7.10	Sensitivitätsanalyse für das Feuermmodell	109
Abbildung 8.1	Primärwald des RNI Betampona.	114
Abbildung 8.2	Darstellung der Niederschlagsszenarien.	117
Abbildung 8.3	Oberirdische Biomasse in Abhängigkeit vom Niederschlag.	118
Abbildung 8.4	Produktivität in Abhängigkeit vom Niederschlag.	119
Abbildung 8.5	Kohlenstoffbestände in Abhängigkeit vom Niederschlag.	120
Abbildung 8.6	Kohlenstoffbilanz in Abhängigkeit vom Niederschlag.	121
Abbildung 8.7	Der Einfluss von reduziertem Niederschlag.	123
Abbildung 8.8	“Troughfall Exclusion” Experiment im Amazonas.	124

TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 4.1	Artengruppierung am Kilimandscharo.	52
Tabelle 7.1	Parameter des Feuermodells am Kilimandscharo.	92
Tabelle 7.2	Artengruppierung mit Feuertoleranz am Kilimandscharo.	94

Tabelle 8.1 Artengruppierung für Madagaskar. 115

ABKÜRZUNGEN

AGB	oberirdische Biomasse ("aboveground biomass")
C	Kohlenstoff
CO ₂	Kohlenstoffdioxid
DBH	Stammdurchmesser in Brusthöhe ("diameter in breast height")
DGVM	dynamische globale Vegetationsmodelle
GPP	Bruttoprimärproduktion ("gross primary production")
H ₂ O	Wasser
IDH	mittlere Störungstheorie ("intermediate disturbance hypothesis")
LAI	Blattflächenindex ("leaf area index")
MSW	kleinster Bodenwassergehalt für ungestörte Photosynthese
NEE	Kohlenstoffbilanz eines Ökosystems ("net ecosystem exchange")
NPP	Nettoprimärproduktion ("net primary production")
ODM	organische Trockenmasse ("organic dry matter")
PET	potentielle Evapotranspiration

PFT	funktionelle Artengruppe ("plant functional type")
PWP	permanenter Welkepunkt
t_C	Tonnen Kohlenstoff
t_{odm}	Tonnen organische Trockenmasse
WUE	Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese

LITERATURVERZEICHNIS

- D. K. Agarwal, J. A. Silander Jr., A. E. Gelfand, R. E. Dewar, and J. G. Mickelson Jr. Tropical deforestation in madagascar: analysis using hierarchical, spatially explicit, bayesian regression models. *Ecological Modelling*, 185(1):105–131, June 2005. ISSN 0304-3800. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030438000400599X>.
- M. Alrutz. Auswirkungen von feuer auf den tropischen regenwald am kilimandscharo, tansania. eine modell-studie. Master's thesis, Universität Leipzig, 2013.
- A. N. Andersen, G. D. Cook, L. K. Corbett, M. M. Douglas, R. W. Eager, J. Russell-Smith, S. A. Setterfield, R. J. Williams, and J. C. Z. Woinarski. Fire frequency and biodiversity conservation in australian tropical savannas: implications from the kapalga fire experiment. *Austral Ecology*, 30(2):155–167, 2005. ISSN 1442-9993. doi: 10.1111/j.1442-9993.2005.01441.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01441.x>.
- R. Aragon, J. Carilla, and L. Cristobal. *Land Use Change and Mountain Biodiversity.*, chapter Fire, Plant Species Richness, and Aerial Biomass Distribution in Mountain Grasslands of Northwest Argentina. CRC Press, 2006.
- S. Archibald and D. Roy. Identifying individual fires from satellite-derived burned area data. *IEEE. International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS)*, Cape Town, South Africa, 12-17 July 2009:pp 160–163, 2009.

- A. H. Armstrong, H. Shugart, and T. E. Fatoyinbo. Characterization of community composition and forest structure in a madagascar lowland rainforest. *Tropical Conservation Science*, Vol 4:428–444, 2011.
- J. C. Axmacher, L. Scheuermann, M. Schrumpf, H. V. Lyaruu, K. Fiedler, and K. Müller-Hohenstein. *Land Use Change and Mountain Biodiversity.*, chapter Effects of fire on the diversity of geometrid Moths on Mt. Kilimanjaro. CRC Press, 2006.
- B. C. Bates, Z. W. Kundzewicz, S. Wu, and J. P. Palutikof. Climate change and water. *Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC Secretariat, Geneva*, 1:210, 2008.
- L. Blanc, M. Echard, B. Herault, D. Bonal, E. Marcon, J. Chave, and C. Baraloto. Dynamics of aboveground carbon stocks in a selectively logged tropical forest. *Ecological Applications*, 19(6):1397–1404, Sept. 2009. URL <http://dx.doi.org/10.1890/08-1572.1>.
- G. B. Bonan. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882):1444–1449, June 2008. doi: 10.1126/science.1155121.
- W. Bond and B. Van Wilgen. Fire and plants (population and community biology series 14), 1996.
- M. Bonnell and J. Balek. Recent scientific developments and research needs in hydrological processes of the humid tropics. In *Hydrology and Water Management in the Humid Tropics.*, pages 167–260. Bonnell, M. and Hufschmidt, M.M. and Gladwell J.S., 1993.
- H. Bossel. Treedyn3 forest simulation model. *Ecol.Modell.*, 90(3): 187–227, 1996. URL [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00139-5](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(95)00139-5).
- D. M. J. S. Bowman, J. K. Balch, P. Artaxo, W. J. Bond, J. M. Carlson, M. A. Cochrane, C. M. D’Antonio, R. S. DeFries, J. C. Doyle, S. P. Harrison, F. H. Johnston, J. E. Keeley, M. A. Krawchuk, C. A. Kull, J. B. Marston, M. A. Moritz, I. C. Prentice, C. I. Roos,

- A. C. Scott, T. W. Swetnam, G. R. van der Werf, and S. J. Pyne. Fire in the earth system. *Science*, 324(5926):481–484, 2009. doi: 10.1126/science.1163886. URL <http://www.sciencemag.org/content/324/5926/481.abstract>.
- P. Brando, D. Nepstad, E. Davidson, S. Trumbore, D. Ray, and P. Cargango. Drought effects on litterfall, wood production and below-ground carbon cycling in an amazon forest: results of a through-fall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 363(1498):1839–1848, 2008. ISSN 0962-8436. URL <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2007.0031>.
- N. V. L. Brokaw. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66(3):682–687, 1985. ISSN 0012-9658. doi: 10.2307/1940529. URL <http://dx.doi.org/10.2307/1940529>.
- R. H. Brooks and A. T. Corey. Hydraulic properties of porous media. *Hydrology Papers, Colorado State University*, 1964.
- N. Brummitt and E. N. Lughadha. Biodiversity: Where’s hot and where’s not. *Conservation Biology*, 17(5):1442–1448, 2003. ISSN 1523-1739. URL <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02344.x>.
- H. Bugmann. A review of forest gap models. *Climatic Change*, 51(3): 259–305, 2001. ISSN 0165-0009. URL <http://dx.doi.org/10.1023/A:1012525626267>.
- H. Bugmann, R. Grote, P. Lasch, M. Lindner, and F. Suckow. A new forest gap model to study the effects of environmental change on forest structure and functioning. In G. Mohren, K. Kramer, and S. Sabat, editors, *Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems*, volume 52 of *Forestry Sciences*, pages 255–261. Springer Netherlands, 1997. ISBN 978-90-481-4986-5. doi: 10.1007/978-94-015-8949-9_33. URL http://dx.doi.org/10.1007/978-94-015-8949-9_33.

- H. K. M. Bugmann. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, 77(7):pp. 2055–2074, 1996. ISSN 00129658. URL <http://www.jstor.org/stable/2265700>.
- H. K. M. Bugmann and A. M. Solomon. The use of a european forest model in north america: A study of ecosystem response to climate gradients. *Journal of Biogeography*, 22(2/3):pp. 477–484, 1995. ISSN 03050270. URL <http://www.jstor.org/stable/2845944>.
- R. T. Busing and A. M. Solomon. *Modeling the effects of fire frequency and severity on forests in the northwestern United States*. Scientific Investigations Report 2006-5061, US Geological Survey, 2006. URL <http://pubs.usgs.gov/sir/2006/5061/>.
- Z.-Q. Cai, T. Rijkers, and F. Bongers. Photosynthetic acclimation to light changes in tropical monsoon forest woody species differing in adult stature. *Tree Physiology*, 25(8):1023–1031, 2005. doi: 10.1093/treephys/25.8.1023. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/25/8/1023.abstract>.
- J. Chave, R. Condit, S. Lao, J. P. Caspersen, R. B. Foster, and S. P. Hubbell. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in panama. *Journal of Ecology*, 91(2):240–252, 2003. ISSN 1365-2745. URL <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00757.x>.
- J. Chave, C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Folster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J. P. Lescure, B. W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riera, and T. Yamakura. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1):87–99, Aug. 2005. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x.
- M. A. Cochrane. Fire science for rainforests. *Nature*, 421(6926):913–919, Feb. 2003. ISSN 0028-0836. URL <http://dx.doi.org/10.1038/nature01437>.

- M. A. Cochrane and M. D. Schulze. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern amazon: Effects on forest structure, biomass, and species composition¹. *Biotropica*, 31(1):2–16, 1999. ISSN 1744-7429. doi: 10.1111/j.1744-7429.1999.tb00112.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00112.x>.
- M. A. Cochrane, A. Alencar, M. D. Schulze, C. M. Souza, D. C. Nepstad, P. Lefebvre, and E. A. Davidson. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science*, 284(5421):1832–1835, 1999. doi: 10.1126/science.284.5421.1832. URL <http://www.sciencemag.org/content/284/5421/1832.abstract>.
- J. H. Connell. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335):1302–1310, 1978.
- P. M. Cox, R. A. Betts, M. Collins, P. P. Harris, C. Huntingford, and C. D. Jones. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theoretical and Applied Climatology*, 78(1-3):137–156, 2004. ISSN 0177-798X. doi: 10.1007/s00704-004-0049-4. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s00704-004-0049-4>.
- W. Cramer, A. Bondeau, F. I. Woodward, I. C. Prentice, R. A. Betts, V. Brovkin, P. M. Cox, V. Fisher, J. A. Foley, A. D. Friend, C. Kucharik, M. R. Lomas, N. Ramankutty, S. Sitch, B. Smith, A. White, and C. Young-Molling. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7(4):357–373, 2001. ISSN 1365-2486. doi: 10.1046/j.1365-2486.2001.00383.x. URL <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00383.x>.
- V. H. Dale and M. A. Hemstrom. *CLIMACS: a computer model of forest stand development for western Oregon and Washington*. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, 1984.

- L. Dilling. *Analyse und Modellierung der Dynamik der Artenvielfalt in tropischen Wäldern*. PhD thesis, Hochschule für Technik, Wirtschaft und Kultur Leipzig Fakultät Informatik, Mathematik und Naturwissenschaft Bachelorstudiengang Angewandte Mathematik, 2012.
- C. Dislich and A. Huth. Modelling the impact of shallow landslides on forest structure in tropical montane forests. *Ecological Modelling*, 239:40 – 53, 2012. ISSN 0304-3800. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.016>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380012001822>. Simulating ecosystem functioning of tropical mountainous cloud forests in southern Ecuador.
- C. Dislich, S. Gunter, J. Homeier, B. Schroder, and A. Huth. Simulating forest dynamics of a tropical montane forest in south ecuador. *Erdkunde*, 63(4):347–364, Oct. 2009. doi: 10.3112/erdkunde.2009.04.05.
- B. Drossel and F. Schwabl. Self-organized critical forest-fire model. *Phys. Rev. Lett.*, 69:1629–1632, Sep 1992. doi: 10.1103/PhysRevLett.69.1629. URL <http://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.69.1629>.
- A. E. Dunham, E. M. Erhart, and P. C. Wright. Global climate cycles and cyclones: consequences for rainfall patterns and lemur reproduction in southeastern madagascar. *Global Change Biology*, 17(1): 219–227, Jan. 2011. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02205.x.
- J. G. Fairman, U. S. Nair, S. A. Christopher, and T. Mölg. Land use change impacts on regional climate over kilimanjaro. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 116(D3):n/a–n/a, 2011. ISSN 2156-2202. doi: 10.1029/2010JD014712. URL <http://dx.doi.org/10.1029/2010JD014712>.
- FAO. *Global Forest Resources Assessment 2005*. *FAO Forestry Paper 147*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2006. URL <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/008/A0400E/A0400E00.pdf>.

- FAO. *Global Forest Resources Assessment 2010*. FAO Forestry Paper 163. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010. URL <http://www.fao.org/docrep/013/i1757e/i1757e.pdf>.
- FAO. *State of the World's Forests 2011*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2011. URL <http://www.fao.org/docrep/013/i2000e/i2000e00.htm>.
- B. Finegan. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 11 (3):119 – 124, 1996. ISSN 0169-5347. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81090-1](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(96)81090-1). URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534796810901>.
- R. Fischer. Modellierung des wachstums von regenwäldern. untersuchung der auswirkungen von trockenstress und holznutzung auf den tropischen regenwald am beispiel des rni betampona (madagaskar). Master's thesis, HTWK Leipzig, 2010. URL http://www.ufz.de/export/data/1/19691_masterthesis.pdf.
- R. Fischer, A. Armstrong, H. H. Shugart, and A. Huth. Simulating the impacts of reduced rainfall on carbon stocks and net ecosystem exchange in a tropical forest. *Environmental Modelling & Software*, 52(0):200 – 206, 2014. ISSN 1364-8152. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.10.026>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815213002697>.
- J. B. Fisher, Y. Malhi, D. Bonal, H. R. Da Rocha, A. C. De Araujo, M. Gamo, M. L. Goulden, T. Hirano, A. R. Huete, H. Kondo, T. Kumagai, H. W. Loescher, S. Miller, A. D. Nobre, Y. Nouvellon, S. F. Oberbauer, S. Panuthai, O. Roupsard, S. Saleska, K. Tanaka, N. Tanaka, K. P. Tu, and C. Von Randow. The land-atmosphere water flux in the tropics. *Global Change Biology*, 15(11):2694–2714, Nov. 2009. doi: [10.1111/j.1365-2486.2008.01813.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01813.x).
- R. A. Fisher, M. Williams, A. L. Da Costa, Y. Malhi, R. F. Da Costa, S. Almeida, and P. Meir. The response of an eastern amazonian

- rain forest to drought stress: results and modelling analyses from a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology*, 13(11): 2361–2378, 2007. ISSN 1365-2486. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01417.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01417.x>.
- Forest-Europe, UNECE, and FAO. *State of Europe's forests, 2011 : status and trends in sustainable forest management in Europe*. 2011. ISBN 9788292980057. URL http://www.unece.org/fileadmin/DAM/publications/timber/Forest_Europe_report_2011_web.pdf.
- R. H. Gardner, W. H. Romme, and M. G. Turner. Predicting forest fire effects at landscape scales. In D. J. Mladenoff and W. L. Baker, editors, *Spatial Modeling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications.*, pages 163–185. Cambridge University Press, Cambridge, 1999.
- D. Gerten, S. Schaphoff, U. Haberlandt, W. Lucht, and S. Sitch. Terrestrial vegetation and water balance: hydrological evaluation of a dynamic global vegetation model. *Journal of Hydrology*, 286: 249 – 270, 2004. ISSN 0022-1694. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2003.09.029>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169403003901>.
- D. Gerten, W. Lucht, S. Schaphoff, W. Cramer, T. Hickler, and W. Wagner. Hydrologic resilience of the terrestrial biosphere. *Geophysical Research Letters*, 32(21):n/a–n/a, 2005. ISSN 1944-8007. doi: 10.1029/2005GL024247. URL <http://dx.doi.org/10.1029/2005GL024247>.
- J. G. Goldammer. *Feuer in Waldökosystemen der Tropen und Subtropen*. Birkhäuser, 1993.
- A. Granier, N. Breda, P. Biron, and S. Villette. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116(2-3):269–283, Mar. 1999. ISSN 0304-

3800. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6VBS-3VTR6VS-K/2/921215862fea16bde19d0468234e8043>.
- R. F. Grant, L. R. Hutyra, R. C. de Oliveira, J. W. Munger, S. R. Saleska, and S. C. Wofsy. Modeling the carbon balance of amazonian rain forests: resolving ecological controls on net ecosystem productivity. *Ecological Monographs*, 79(3):445–463, Aug. 2009.
- D. G. Green. Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio*, 82(2):139–153, Aug. 1989.
- G. M. Green and R. W. Sussman. Deforestation history of the eastern rain forests of madagascar from satellite images. *Science*, 248(4952): 212–215, Apr. 1990.
- J. Groeneveld, L. Alves, L. Bernacci, E. Catharino, C. Knogge, J. Metzger, S. Pütz, and A. Huth. The impact of fragmentation and density regulation on forest succession in the atlantic rain forest. *Ecological Modelling*, 220(19):2450 – 2459, 2009. ISSN 0304-3800. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.06.015>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380009004153>.
- A. G. Gutierrez and A. Huth. Successional stages of primary temperate rainforests of chiloe island, chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(4):243 – 256, 2012. ISSN 1433-8319. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2012.01.004>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S143383191200011X>.
- A. G. Gutierrez, J. J. Armesto, J. C. Aravena, M. Carmona, N. V. Carrasco, D. A. Christie, M. P. Pena, C. Perez, and A. Huth. Structural and environmental characterization of old-growth temperate rainforests of northern chiloe island, chile: Regional and global relevance. *Forest Ecology and Management*, 258(4):376–388, July 2009. doi: [10.1016/j.foreco.2009.03.011](http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.011).
- L. Hannah, R. Dave, P. P. Lowry, S. Andelman, M. Andrianarisata, L. Andriamaro, A. Cameron, R. Hijmans, C. Kremen, J. MacKinnon,

- H. H. Randrianasolo, S. Andriambololonerana, A. Razafimpahanana, H. Randriamahazo, J. Randrianarisoa, P. Razafinjatovo, C. Raxworthy, G. E. Schatz, M. Tadross, and L. Wilm. Climate change adaptation for conservation in madagascar. *Biology Letters*, 4(5):590–594, Oct. 2008. URL <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/4/5/590.short>.
- M. C. Hansen, S. V. Stehman, and P. V. Potapov. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19):8650–8655, May 2010. URL <http://www.pnas.org/content/107/19/8650.abstract>.
- C. Hely, L. Bremond, S. Alleaume, B. Smith, M. T. Sykes, and J. Guiot. Sensitivity of african biomes to changes in the precipitation regime. *Global Ecology and Biogeography*, 15(3):258–270, 2006. ISSN 1466-8238. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00235.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00235.x>.
- A. Hemp. Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of mt. kilimanjaro - i. altitudinal distribution. *Plant Ecology*, 159(2):211–239, Apr. 2002.
- A. Hemp. Climate change-driven forest fires marginalize the impact of ice cap wasting on kilimanjaro. *Global Change Biology*, 11(7):1013–1023, July 2005. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00968.x.
- A. Hemp. Vegetation of kilimanjaro: hidden endemics and missing bamboo. *African Journal of Ecology*, 44(3):305–328, Sept. 2006a. doi: 10.1111/j.1365-2028.2006.00679.x.
- A. Hemp. Continuum or zonation? altitudinal gradients in the forest vegetation of mt. kilimanjaro. *Plant Ecology*, 184(1):27–42, May 2006b. doi: 10.1007/s11258-005-9049-4.
- A. Hemp. *Land Use Change and Mountain Biodiversity.*, chapter The impact of fire on diversity, structure, and composition of the vegetation on Mt. Kilimanjaro. CRC Press, 2006c.

- A. Hemp. Climate change and its impact on the forests of kilimanjaro. *African Journal of Ecology*, 47:3–10, Mar. 2009.
- T. Hickler, B. Smith, M. T. Sykes, M. B. Davis, S. Sugita, and K. Walker. Using a generalized vegetation model to simulate vegetation dynamics in northeastern usa. *Ecology*, 85(2):519–530, 2004. ISSN 0012-9658. doi: 10.1890/02-0344. URL <http://dx.doi.org/10.1890/02-0344>.
- T. Hickler, I. C. Prentice, B. Smith, M. T. Sykes, and S. Zaehle. Implementing plant hydraulic architecture within the lpj dynamic global vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 15(6):567–577, 2006. ISSN 1466-8238. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00254.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00254.x>.
- P. Hirschberger. *Wälder in Flammen. Ursachen und Folgen der weltweiten Waldbrände*. WWF Deutschland, Berlin, 2012. URL http://www.wwf.de/fileadmin/fm-wwf/Publikationen-PDF/120809_WWF_Waldbrandstudie.pdf.
- R. A. Houghton. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11(6):945–958, 2005. ISSN 1365-2486. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00955.x>.
- R. A. Houghton, K. T. Lawrence, J. L. Hackler, and S. Brown. The spatial distribution of forest biomass in the brazilian amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology*, 7(7):731–746, 2001. ISSN 1365-2486. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2001.00426.x>.
- R. A. Houghton, F. Hall, and S. J. Goetz. Importance of biomass in the global carbon cycle. *J. Geophys. Res.*, 114:G00E03–, Sept. 2009. ISSN 0148-0227. URL <http://dx.doi.org/10.1029/2009JG000935>.
- C. Huntingford, R. A. Fisher, L. Mercado, B. B. Booth, S. Sitch, P. P. Harris, P. M. Cox, C. D. Jones, R. A. Betts, Y. Malhi, G. R. Harris, M. Collins, and P. Moorcroft. Towards quantifying uncertainty in

- predictions of amazon 'dieback'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-biological Sciences*, 363(1498):1857–1864, May 2008. doi: 10.1098/rstb.2007.0028.
- A. Huth. *Modellierung des Wachstums und der Nutzung von tropischem Regenwald*. PhD thesis, Habilitation, 1999.
- A. Huth and T. Ditzer. Simulation of the growth of a low-land dipterocarp rain forest with formix3. *Ecological Modelling*, 134(1):1–25, Sept. 2000. ISSN 0304-3800. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6VBS-415R435-H/2/83d5741bd04ca9c778435df062914446>.
- A. Huth, T. Ditzer, and H. Bossel. *The rain forest growth model FORMIX3: model description and analysis of forest growth and logging scenarios for the Deramakot Forest Reserve (Malaysia)*. Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen 124, Verlag Erich Goltze, Göttingen, 1998.
- J. C. Ingram and T. P. Dawson. Climate change impacts and vegetation response on the island of madagascar. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 363(1826):55–59, Jan. 2005. URL <http://rsta.royalsocietypublishing.org/content/363/1826/55.abstract>.
- F. Jeltsch and C. Wissel. Modelling dieback phenomena in natural forests. *Ecol.Modell.*, 75-76:111–121, 1994. ISSN 0304-3800. URL [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90011-6](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(94)90011-6).
- J. Kauffman, D. Cummings, D. Ward, and R. Babbitt. Fire in the brazilian amazon: 1. biomass, nutrient pools, and losses in slashed primary forests. *Oecologia*, 104(4):397–408, 1995. ISSN 0029-8549. doi: 10.1007/BF00341336. URL <http://dx.doi.org/10.1007/BF00341336>.
- R. E. Keane, G. J. Cary, I. D. Davies, M. D. Flannigan, R. H. Gardner, S. Lavorel, J. M. Lenihan, C. Li, and T. S. Rupp. A classification of landscape fire succession models: spatial simulations of fire and

- vegetation dynamics. *Ecological Modelling*, 179(1):3–27, Nov. 2004. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.03.015.
- P. Köhler and A. Huth. Simulating growth dynamics in a south-east asian rainforest threatened by recruitment shortage and tree harvesting. *Climatic Change*, 67(1):95–117, 2004. ISSN 0165-0009. doi: 10.1007/s10584-004-0713-9. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s10584-004-0713-9>.
- P. Köhler, T. Ditzer, and A. Huth. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to saba's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 16(04):591–602 M3 – 10.1017/S0266467400001590, 2000. ISSN 0266-4674. URL <http://journals.cambridge.org/action/displayAbstract?fromPage=online&aid=60893&fulltextType=RA&fileId=S0266467400001590>.
- KiLi-Projekt. URL <https://www.kilimanjaro.biozentrum.uni-wuerzburg.de/project/StudySite.aspx>.
- P. Koehler. *Modelling anthropogenic impacts on the growth of tropical rain forests-using an individual oriented forest growth model for the analyses of logging and fragmentation in three case studies*. PhD thesis, University of Kassel, 2000. URL <http://epic.awi.de/4526/1/Koe2000a.pdf>.
- T. Kumagai, G. G. Katul, T. M. Saitoh, Y. Sato, O. J. Manfroi, T. Morooka, T. Ichie, K. Kuraji, M. Suzuki, and A. Porporato. Water cycling in a bornean tropical rain forest under current and projected precipitation scenarios. *Water Resources Research*, 40(1):W01104, Jan. 2004. doi: 10.1029/2003WR002226.
- H. Lambers, F. Chapin, and T. Pons. *Plant Physiological Ecology*. Springer, 2nd edition, 2008.
- J. Landsberg and R. Waring. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*, 95(3):209–228, Aug. 1997. ISSN 0378-1127. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112797000261>.

- W. Larcher. *Ökophysiologie der Pflanzen (5. Auflage)*. Ulmer, Stuttgart, 1994.
- W. Larcher. *Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt; 77 Tabellen, 8 Boxen*. Ulmer, 2001.
- S. L. Lewis, O. L. Phillips, T. R. Baker, J. Lloyd, Y. Malhi, S. Almeida, N. Higuchi, W. F. Laurance, D. A. Neill, J. N. M. Silva, J. Terborgh, A. Torres Lezama, R. Vásquez Martínez, S. Brown, J. Chave, C. Kuebler, P. Núñez Vargas, and B. Vinceti. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 south american long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443): 421–436, 2004. doi: 10.1098/rstb.2003.1431. URL <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/359/1443/421.abstract>.
- S. L. Lewis, G. Lopez-Gonzalez, B. Sonke, K. Affum-Baffoe, T. R. Baker, L. O. Ojo, O. L. Phillips, J. M. Reitsma, L. White, J. A. Comiskey, M.-N. D. K, C. E. N. Ewango, T. R. Feldpausch, A. C. Hamilton, M. Gloor, T. Hart, A. Hladik, J. Lloyd, J. C. Lovett, J.-R. Makana, Y. Malhi, F. M. Mbago, H. J. Ndangalasi, J. Peacock, K. S.-H. Peh, D. Sheil, T. Sunderland, M. D. Swaine, J. Taplin, D. Taylor, S. C. Thomas, R. Votere, and H. Woll. Increasing carbon storage in intact african tropical forests. *Nature*, 457(7232):1003–1006, Feb. 2009. ISSN 0028-0836. URL <http://dx.doi.org/10.1038/nature07771>.
- S. L. Lewis, P. M. Brando, O. L. Phillips, G. M. F. van der Heijden, and D. Nepstad. The 2010 amazon drought. *Science*, 331(6017):554–554, Feb. 2011. URL <http://www.sciencemag.org/content/331/6017/554.abstract>.
- X. Liang, D. P. Lettenmaier, E. F. Wood, and S. J. Burges. A simple hydrologically based model of land-surface water and energy fluxes for general-circulation models. *Journal of Geophysical Research-atmospheres*, 99(D7):14415–14428, July 1994.

- H. Lischke and B. Zierl. Feedback between structured vegetation and soil water in a changing climate: a simulation study. In M. Beniston, editor, *Climatic change: implications for the hydrological cycle and for water management*, pages 349–377. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, 2002.
- D. R. Maidment. *Handbook of hydrology*. McGraw-Hill Inc., 1993.
- Y. Malhi and J. Wright. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443):311–329, Mar. 2004. URL <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/359/1443/311.abstract>.
- Y. Malhi, T. R. Baker, O. L. Phillips, S. Almeida, E. Alvarez, L. Arroyo, J. Chave, C. I. Czimczik, A. D. Fiore, N. Higuchi, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, L. M. M. Montoya, A. Monteagudo, D. A. Neill, P. N. Vargas, S. Patiño, N. C. Pitman, C. A. Quesada, R. Salomão, J. N. M. Silva, A. T. Lezama, R. V. Martínez, J. Terborgh, B. Vinceti, and J. Lloyd. The above-ground coarse wood productivity of 104 neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10(5):563–591, 2004. ISSN 1365-2486. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00778.x>.
- Y. Malhi, J. T. Roberts, R. A. Betts, T. J. Killeen, W. H. Li, and C. A. Nobre. Climate change, deforestation, and the fate of the amazon. *Science*, 319(5860):169–172, Jan. 2008. doi: 10.1126/science.1146961.
- F. Mouillot, S. Rambal, and S. Lavorel. A generic process-based simulator for mediterranean landscapes (sierra): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management*, 147(1): 75 – 97, 2001. ISSN 0378-1127. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00432-1. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112700004321>. Broad-scale aspects of fire and ecosystems.

- A. Nenninger. Oberirdische biomasse ausgewählter baumarten eines tropischen bergregenwaldes in südecuador. Master's thesis, Technische Universität München, 2006.
- D. Nepstad, P. Moutinho, M. Dias, E. Davidson, G. Cardinot, D. Markewitz, R. Figueiredo, N. Vianna, J. Chambers, D. Ray, J. Guerreiros, P. Lefebvre, L. Sternberg, M. Moreira, L. Barros, F. Ishida, I. Tohlover, E. Belk, K. Kalif, and K. Schwalbe. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an amazon forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 107:-, 2002. ISSN 0747-7309. URL <http://dx.doi.org/10.1029/2001JD000360>.
- I. Oliveras, Y. Malhi, N. Salinas, V. Huaman, E. Urquiaga-Flores, J. Kala-Mamani, J. A. Quintano-Loaiza, I. Cuba-Torres, N. Lizarraga-Morales, and R.-M. Roman-Cuesta. Changes in forest structure and composition after fire in tropical montane cloud forests near the andean treeline. *Plant Ecology & Diversity*, 2014. doi: 10.1080/17550874.2013.816800. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17550874.2013.816800>.
- H. Pabst, A. Kühnel, and Y. Kuzyakov. Effect of land-use and elevation on microbial biomass and water extractable carbon in soils of mt. kilimanjaro ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 67:10 – 19, 2013. ISSN 0929-1393. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.02.006>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0929139313000607>.
- S. W. Pacala, C. D. Canham, J. Saponara, J. A. S. Jr., R. K. Kobe, and E. Ribbens. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, 66(1):pp. 1–43, 1996. ISSN 00129615. URL <http://www.jstor.org/stable/2963479>.
- R. Pachauri and A. Reisinger. Climate change 2007: Synthesis report. *Contribution of Working Groups I, II, and III to the Fourth Assessment*

Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge., 2008.

- Y. Pan, R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch, and D. Hayes. A large and persistent carbon sink in the worlds forests. *Science*, 333(6045):988–993, 2011. doi: 10.1126/science.1201609. URL <http://www.sciencemag.org/content/333/6045/988.abstract>.
- D. W. Peterson and P. B. Reich. Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone. *Plant Ecology*, 194(1):5–16, 2008. ISSN 1385-0237. doi: 10.1007/s11258-007-9270-4. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-007-9270-4>.
- M. Pfeiffer, A. Spessa, and J. O. Kaplan. A model for global biomass burning in preindustrial time: Lpj-lmfire (v1.0). *Geoscientific Model Development*, 6(3):643–685, 2013. doi: 10.5194/gmd-6-643-2013. URL <http://www.geosci-model-dev.net/6/643/2013/>.
- O. L. Phillips and A. H. Gentry. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 263(5149):954–958, 1994. doi: 10.1126/science.263.5149.954. URL <http://www.sciencemag.org/content/263/5149/954.abstract>.
- O. L. Phillips, L. E. O. C. Aragao, S. L. Lewis, J. B. Fisher, J. Lloyd, G. Lopez-Gonzalez, Y. Malhi, A. Monteagudo, J. Peacock, C. A. Quesada, G. van der Heijden, S. Almeida, I. Amaral, L. Arroyo, G. Aymerald, T. R. Baker, O. Banki, L. Blanc, D. Bonal, P. Brando, J. Chave, A. C. A. de Oliveira, N. D. Cardozo, C. I. Czimczik, T. R. Feldpausch, M. A. Freitas, E. Gloor, N. Higuchi, E. Jimenez, G. Lloyd, P. Meir, C. Mendoza, A. Morel, D. A. Neill, D. Nepstad, S. Patino, M. C. Penuela, A. Prieto, F. Ramirez, M. Schwarz, J. Silva, M. Silveira, A. S. Thomas, H. t. Steege, J. Stropp, R. Vasquez, P. Zelazowski, E. A.

- Davila, S. Andelman, A. Andrade, K.-J. Chao, T. Erwin, A. Di Fiore, E. H. C., H. Keeling, T. J. Killeen, W. F. Laurance, A. P. Cruz, N. C. A. Pitman, P. N. Vargas, H. Ramirez-Angulo, A. Rudas, R. Salamao, N. Silva, J. Terborgh, and A. Torres-Lezama. Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science*, 323(5919):1344–1347, 2009. URL <http://www.sciencemag.org/content/323/5919/1344.abstract>.
- B. Poulter, L. Aragao, U. Heyder, M. Gumpenberger, J. Heinke, F. Langerwisch, A. Rammig, K. Thonicke, and W. Cramer. Net bio-me production of the amazon basin in the 21st century. *Global Change Biology*, 16(7):2062–2075, 2010. ISSN 1365-2486. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02064.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02064.x>.
- H. Pretzsch. Konzeption und konstruktion von wuchsmodellen fuer rein-und mischbestaende. *Forstliche Forschungsberichte München*, 115, 1992.
- R. Primack and R. Corlett. *Tropical Rainforests: An Ecological and Biogeographical Comparison*. Blackwell, 2nd edition, 2011.
- B. P. Rasolonandarasana and S. M. Goodman. *Land Use Change and Mountain Biodiversity*, chapter The Influence of Fire on Mountain Sclerophyllos Forest and Their SmallMammal Communities in Madagascar. CRC Press, 2006.
- N. Rüger. *Dynamics and sustainable use of species-rich moist forests. A process-based modelling approach*. PhD thesis, Universität Osnabrück, 2006.
- N. Rüger, A. G. Gutierrez, W. D. Kissling, J. J. Armesto, and A. Huth. Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern chile—a simulation experiment. *Forest Ecology and Management*, 252(1-3):52–66, Nov. 2007. ISSN 0378-1127. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6X-4P8994T-2/2/1e41498e031fba42508ce94b1204d5cb>.

- M. G. Ryan. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1(2):157–167, 1991. ISSN 1051-0761. doi: 10.2307/1941808. URL <http://dx.doi.org/10.2307/1941808>.
- O. E. Sala, F. Stuart Chapin, III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459):1770–1774, 2000. doi: 10.1126/science.287.5459.1770. URL <http://www.sciencemag.org/content/287/5459/1770.abstract>.
- G. E. Schatz. *Generic tree flora of Madagascar*. Royal Botanic Gardens Kew, 2001. ISBN 1900347822.
- B. Schuldt, C. Leuschner, V. Horna, G. Moser, M. Köhler, O. Van Straaten, and H. Barus. Change in hydraulic properties and leaf traits in a tall rainforest tree species subjected to long-term throughfall exclusion in the perhumid tropics. *Biogeosciences*, 8:2179–2194, 2011.
- J. Schultz. *Die Ökozonen der Erde: die Ökologische Gliederung der Geosphäre*. Ulmer, Stuttgart, 1988.
- H. H. Shugart. *Terrestrial Ecosystems in Changing Environments*. Cambridge University press, 1998.
- H. H. Shugart. *A Theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models.*, volume 2. The Blackburn press, 2003.
- J. Shugart, H. H. and D. C. West. Forest succession models. *BioScience*, 30(5):pp. 308–313, 1980. ISSN 00063568. URL <http://www.jstor.org/stable/1307854>.
- M. Simon, S. Plummer, F. Fierens, J. J. Hoelzemann, and O. Arino. Burnt area detection at global scale using atsr-2: The globscar products and their qualification. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 109(D14):n/a–n/a, 2004. ISSN 2156-2202. doi: 10.1029/2003JD003622. URL <http://dx.doi.org/10.1029/2003JD003622>.

- S. Sitch, B. Smith, I. C. Prentice, A. Arneth, A. Bondeau, W. Cramer, J. O. Kaplan, S. Levis, W. Lucht, M. T. Sykes, K. Thonicke, and S. Venevsky. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the lpj dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 9(2):161–185, Feb. 2003. URL <http://www3.interscience.wiley.com/cgi-bin/fulltext/118895796/PDFSTART>.
- T. M. Smith, H. H. Shugart, F. I. Woodward, and P. international geosphere-biosphere Global change. *Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge university press, Cambridge, 1997.
- D. S. Solomon. Simulation of the development of natural and silviculturally treated stands of even-aged northern hardwoods. *Growth models for tree and stand simulation*, pages 327–352, 1974.
- S. Solomon. *Climate change 2007: contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, 2007.
- R. W. Sussman, G. M. Green, and L. K. Sussman. Satellite imagery, human-ecology, anthropology, and deforestation in madagascar. *Human Ecology*, 22(3):333–354, Sept. 1994.
- K. Thonicke, S. Venevsky, S. Sitch, and W. Cramer. The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a dynamic global vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 10(6): 661–677, 2001. ISSN 1466-8238. doi: 10.1046/j.1466-822X.2001.00175.x. URL <http://dx.doi.org/10.1046/j.1466-822X.2001.00175.x>.
- K. Thonicke, A. Spessa, I. C. Prentice, S. P. Harrison, L. Dong, and C. Carmona-Moreno. The influence of vegetation, fire spread and fire behaviour on biomass burning and trace gas emissions: results from a process-based model. *Biogeosciences*, 7(6):1991–2011, 2010. doi: 10.5194/bg-7-1991-2010. URL <http://www.biogeosciences.net/7/1991/2010/>.

- J. H. Thornley and I. R. Johnson. *Plant and crop modelling*. Clarendon Press Oxford, 1990.
- E. Tutul, M. Z. Uddin, M. O. Rahman, and M. A. Hassan. Angiospermic flora of runctia sal forest, bangladesh. ii. magnoliopsida (dicots). *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 17(1):33–53, 2010.
- S. Venevsky and S. Maksyutov. Sever: A modification of the lpj global dynamic vegetation model for daily time step and parallel computation. *Environmental Modelling & Software*, 22(1):104–109, 2007.
- R. J. Vogl. Effects of fire on grasslands. *Fire and ecosystems*, 139:194, 1974.
- R. J. Whelan. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge; New York, 1995.
- T. Whitmore. *An introduction to tropical rain forests*. Number 2. Oxford University Press, 1998.
- S. J. Wright. The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1):1–27, 2010. ISSN 1749-6632. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x>.
- S. J. Wright. The carbon sink in intact tropical forests. *Global Change Biology*, 19(2):337–339, 2013. ISSN 1365-2486. doi: 10.1111/gcb.12052. URL <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12052>.
- T. Yamakura, A. Hagihara, S. Sukardjo, and H. Ogawa. Above-ground biomass of tropical rain forest stands in indonesian borneo. *Plant Ecology*, 68(2):71–82, 1986. ISSN 1385-0237. URL <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00045057>.
- Q. Zhang, Y. Chen, L. Song, N. Liu, L. Sun, and C. L. Peng. Utilization of lightflecks by seedlings of five dominant tree species of different subtropical forest successional stages under low-light growth conditions. *Tree Physiology*, 32(5):545–553, 2012. doi: 10.1093/treephys/

tps043. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/32/5/545.abstract>.

R. D. Zinck and V. Grimm. More realistic than anticipated: A classical forest-fire model from statistical physics captures real fire shapes. *The Open Ecology Journal*, 1:8–13, 2008.

DANKSAGUNG

"Leider lässt sich eine wahrhafte Dankbarkeit mit Worten nicht ausdrücken."

Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832)

Nach vielen Jahren intensiver Arbeit ist meine Dissertation nun fertig gestellt. An dieser Stelle möchte ich mich bei allen Menschen bedanken, die mich bei der Erstellung unterstützt haben.

Ich danke meinem Doktorvater Herr Professor Andreas Huth, der mir mit seinem wertvollen akademischen Rat stets zur Seite stand und mir nicht zuletzt auch durch private Gespräche zu einem wertvollen und freundschaftlichen Wegbegleiter wurde. Ebenso geht mein Dank an meine Kollegen des Departments Ökologische Systemanalyse des Helmholtz Zentrums für Umweltforschung in Leipzig. Sie haben mir mit bereichernden Tipps und Diskussionsbeiträgen stets weiter geholfen.

Finanziell wurde diese Arbeit ermöglicht durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) und dem KiLi Projekt. Ich danke allen Mitarbeitern dieses Projektes für die Bereitstellung von zahlreichen Vegetationsdaten. Ohne diese Daten wären die Auswertungen in dieser Arbeit nicht möglich gewesen. Dem Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung (UFZ) Leipzig danke ich für einen sehr guten Arbeitsplatz und die hervorragende Infrastruktur.

Eine herausragende Stellung in jeglicher Hinsicht nimmt meine Familie ein. Sie hat meine Arbeit in allen Phasen mit jeder möglichen Unterstützung bedacht. Ihre liebevolle Fürsorge war stets ein starker Rückhalt für mich.

PUBLIKATIONEN

Ideen und Grafiken aus dem Kapitel 8 "*Auswirkungen von Trockenheit auf einen Tropischen Wald in Madagaskar*" erschienen schon in der folgenden Publikation:

Fischer et al. (2014):

R. Fischer, A. H. Armstrong, H. H. Shugart, and A. Huth (2013)
Potential impacts of reduced rainfall in a tropical forest of madagascar - a simulation study.

Environmental Modelling & Software

Die Parametrisierung für das in diesem Kapitel genutzte Waldmodell FORMIX3 und ein paar wenige Vorarbeiten zur Simulation von Trockenheiten wurden im Rahmen einer eigenständigen Masterarbeit erstellt:

Fischer (2010):

Rico Fischer (2010)

Modellierung des Wachstums von Regenwäldern. Untersuchung der Auswirkungen von Trockenstress und Holznutzung auf den tropischen Regenwald am Beispiel des RNI Betampona (Madagaskar).

Masterarbeit, HTWK Leipzig.