

Ein individuenbasiertes Wachstumsmodell zur Simulation tropischer Regenwälder

Diplomarbeit im Fachbereich Physik

Peter Köhler

Kassel, im November 1996

Betreuer: Dr. Andres Huth
Gutachter: Prof. Dr. Hartmut Bossel, Prof. Dr. Heinrich Deuling

„Ihr müßt noch Chaos in euch haben, um glänzende Sterne zu gebären!“

Anonymous

Vorwort

Diese Arbeit wurde am Wissenschaftlichen Zentrum für Umweltsystemforschung, einer interdisziplinären Institution der Universität Kassel, angefertigt. Das Wissenschaftliche Zentrum beschäftigt sich mit Fragen der Systemforschung, Umweltforschung und nachhaltiger Entwicklung.

Eine Arbeitsgruppe arbeitet an Modellen zur Entwicklung von Waldökosystemen. Dort entstand die vorliegende Arbeit in Anbindung an ein laufendes Drittmittelprojekt aus dem Programm „Förderung der Tropenwaldforschung“ des Bundesministerium für wirtschaftliche Zusammenarbeit.

Auf Grund des fachübergreifenden Kontextes ist der Zusammenhang des Projektes mit der Physik in der Arbeitsmethodik gegeben: der theoretischen Modellierung von komplexen Systemen und deren numerische Bearbeitung mittels Computersimulationen zur Erlangung eines tieferen Verständnisses.

Bedanken möchte ich mich an dieser Stelle für den nötigen wissenschaftlichen Freiraum, den mir der Fachbereich Physik eingeräumt hat. Erst damit wurde die Arbeit an einer interdisziplinären Fragestellung ermöglicht. Insbesondere sei Herrn Deuling als Prüfungsvorsitzenden und Zweitkorrekteur gedankt, Herrn Bossel für die Begutachtung sowie Andreas Huth für die Themastellung und die freundliche wie fachkompetente Betreuung.

Mein Dank gilt auch allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Waldökosysteme, die durch kreative Ratschläge einen konstruktiven Beitrag zum Entstehen der Arbeit geleistet haben.

Besonderer Dank gebührt Irmtrud Winzek für ihre konstruktive Kritik an meinen textlichen Rohentwürfen.

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	5
1 Einleitung	9
1.1 Problematik	9
1.2 Arbeitsansatz	10
2 Systembeschreibung - Wachstumsdynamik eines malaysischen Diptercarpazeen- Regenwaldes	13
2.1 Immergrüner Tieflandregenwald	13
2.2 Pionier- und Klimaxarten	15
2.3 Sukzession und Waldlückendynamik	16
2.4 Wasser- und Nährstoffkreisläufe	16
2.5 Malaysischer Diptercarpazeenwald	17
3 Modellbeschreibung	19
3.1 Grundsätzliches zu Modellen	19
3.2 Gemeinsamkeiten mit dem FORMIX- Modell	20
3.3 Baumartenklassifikation	20
3.4 Technische Details der Modellstruktur	22
3.4.1 Der Kohortenansatz	22
3.4.2 Räumliche Diskretisierung	23
3.4.3 Zeitliche Diskretisierung	24
3.5 Hauptmodellgleichungen	25
3.6 Beschreibung der pflanzenphysiologischen Teilmodelle	25
3.6.1 Teilmodell Baumgeometrie	26
3.6.2 Teilmodell Pflanzenwachstum	28
3.6.3 Teilmodell Lichtkonkurrenz	31
3.6.4 Teilmodell Mortalität und Lückenbildungsdynamik	32
3.6.5 Teilmodell Sämlingseinwuchs	34
4 Simulationsergebnisse	35
4.1 Ausgewachsener Primärwaldbestand	36
4.1.1 Blattflächenindex	39
4.1.2 Durchmesserzuwachs	40
4.2 Sekundärwaldbestand mit Lichtung	41
4.3 Kahlschlag	42
4.4 Analyse des Gleichgewichtes	43
4.4.1 Stammzahl-Durchmesser-Verteilung	44
4.4.2 Schichtstruktur	45

5	Parametervariation	47
5.1	Variation der Steuerparameter	47
5.1.1	Zeitliche Diskretisierung	48
5.1.2	Räumliche Diskretisierung	49
5.1.3	Variation der Simulationsfläche	51
5.1.4	Variation der Initialisierungsbreite der Durchmesserklassen	51
5.2	Variation der biologischen Parameter	53
6	Holznutzung	57
6.1	Erläuterung der Nutzungsstrategien	57
6.2	Auswirkungen der Nutzung	59
7	Modellerweiterung auf 22 Artengruppen	63
7.1	Aggregation der Artengruppen	63
7.2	Ergebnisse mit neuer Aggregation	64
8	Zusammenfassung, Diskussion, Ausblick	69
8.1	Zusammenfassung	69
8.2	Diskussion	71
8.3	Ausblick	72
	Literaturverzeichnis	73
A	Parametrisierung des Standardlaufes	79
B	Inventurdaten des Deramakot Forest Reservats	87
C	Simulationen zur Holznutzung	91
D	Messungen zur Lückenbildungsdynamik	97
	Abbildungsverzeichnis	99
	Tabellenverzeichnis	101
	Symbolverzeichnis	103

Kapitel 1

Einleitung

1.1 Problematik

Die fortschreitende globale Industrialisierung, das Bevölkerungswachstum und die damit verbundene Nutzung von natürlichen Ressourcen hat oft massive negative Auswirkungen auf die betroffenen Ökosysteme. Klimaveränderungen und Umweltkatastrophen in bisher unbekanntem Ausmaß sind Folgen des menschlichen Eingriffes in das ökologische Gleichgewicht der Erde. Treibhauseffekt und globale Temperaturerhöhung sind nur zwei der Konsequenzen, die zu einem großen Teil dem menschlichen Eingriff in die Natur zuzuschreiben sind.

Es zeigt sich, daß für die Aufrechterhaltung des globalen ökologischen Gleichgewichtes die Wälder der Erde eine der wichtigsten Rollen spielen. Sie bedecken mit 36 000 000 km² ein Viertel der gesamten Landoberfläche der Erde und sind neben den Ozeanen die größten Ökosysteme. Die 475 bis 825 Milliarden Tonnen in ihnen gebundener Kohlenstoff stellen den größten oberirdischen Kohlenstoffspeicher dar (Deutscher Bundestag, 1990¹). Eine weitere drastische Reduzierung bewaldeter Flächen und der damit verbundenen Freisetzung von Kohlenstoff in Form von Kohlendioxid würde die klimaverändernden Effekte zweifellos verstärken. Momentan wird die jährliche Freisetzung von Kohlenstoff und dessen Eintrag in die Atmosphäre auf knapp sieben Milliarden Tonnen geschätzt. Hiervon gehen 20% auf die globale Waldvernichtung zurück (Deutscher Bundestag, 1994).

Neben diesen global relevanten Fakten stehen weitere Gründe, die die Wälder schützenswert und eine nachhaltige Nutzung unbedingt erstrebenswert machen. Der Wald ist Holz- und Nahrungslieferant, wirkt als regionaler Klimaregulator, verhindert Erosion und dient als Wasserspeicher. Besondere Bedeutung bekommt der tropische Regenwald zusätzlich durch seine enorme biologische Artenvielfalt. Es wird angenommen, daß von den insgesamt existierenden Arten 50 bis 75 %, nach einigen Schätzungen sogar 90 %, in den tropischen Feuchtwäldern heimisch sind (Terborgh, 1993).

Die globale Ausbreitung tropischer Regenwälder umfaßte 1990 ca. 18 000 000 km². Das entspricht etwa 13 % der Landoberfläche der Erde. Kennzeichnend für tropische Klimate ist neben der gleichbleibend hohen Temperatur mit einem Monatsmittel über 18°C eine hohe Niederschlagsmenge von über 100 mm Niederschlag pro Monat mit wenigen oder keinen Trockenperioden. Landregionen mit diesen klimatischen Gegebenheiten entsprechen den drei Verbreitungsgebieten von Regenwald: Süd- und Mittelamerika, Zentralafrika und Südostasien in einem Gürtel von

¹Alle nachfolgenden Angaben im Kapitel 1 sind diesem Bericht entnommen, soweit sie nicht anders gekennzeichnet sind.

etwa 40° geographischer Breite um den Äquator (Whitemore, 1993). Durch eine Verringerung des globalen Waldbestands und der daraus resultierenden Klimaveränderung ist zu erwarten, daß die Gebiete, in denen Regenwälder wachsen können, weiter drastisch abnehmen (Alcamo, 1994).

Insbesondere die Verringerung der Tropenwälder durch Holzeinschlag, Brandrodung, Wanderfeldbau und Besiedelung mit der damit einhergehenden Vernichtung ganzer Tier- und Pflanzenarten bedarf für eine langfristig nachhaltige Erhaltung des Lebensraums Regenwald entscheidender Veränderungen (Terborgh, 1993; Whitmore, 1993; Deutscher Bundestag, 1990). Nach Schätzungen der Ernährungs- und Landwirtschaftsorganisation der Vereinten Nationen (FAO) aus dem Jahr 1990 werden jährlich etwa 169 000 km² tropischer Wälder mit steigender Tendenz vernichtet (Riswan und Hartanti, 1995). Bei Anhalten dieser Entwicklung werden die meisten tropischen Wälder im Laufe des nächsten Jahrhunderts zerstört sein.

Regenwälder sind für ein weitgehend unverändertes Bestehen des globalen ökologischen Gleichgewichtes jedoch unverzichtbar.

1.2 Arbeitsansatz

Bei der Bewirtschaftung von Wäldern kann durch sorgfältige Planung die Holznutzung so gestaltet werden, daß das betroffene Ökosystem Wald die Möglichkeit zur nachhaltigen² Regeneration erhält. Hierfür ist ein gutes Verständnis der grundlegenden Prozesse der Waldwachstumsdynamik unerlässlich. Im Zuge derartiger Untersuchungen wird bei borealen Wäldern seit längerer Zeit von einer Wachstumsabschätzung Abstand genommen, die aufgrund von Ertragstafeln lediglich das Bestandsverhalten der Vergangenheit in die Zukunft extrapoliert und dem Wandel der Umweltbedingungen und des Klimas keine Rechnung trägt. Für die forstwirtschaftliche Planung wird vermehrt auf Modellierung und Computersimulation zurückgegriffen (Botkin et. al., 1972; Shugart, 1984). Mit ihrer Hilfe ist es möglich, langfristige Entwicklungstendenzen unter variablen Bedingungen abzuschätzen. Versuche zur Modellierung von Regenwäldern gehören ausschließlich der jüngeren Vergangenheit an (Bossel, 1991; Vanclay, 1994). Dies ist unter anderem darauf zurückzuführen, daß Felddaten aus tropischen Wäldern in ausreichendem Umfang für Modellierungszwecke lange Zeit nicht zur Verfügung standen. Weiterhin ist im Unterschied zu bewirtschafteten Wäldern der gemäßigten Breiten, die oftmals aus gleichaltrigen Monokulturen ohne interspezifischer Konkurrenz bestehen, ein Merkmal von Regenwäldern ihre hohe Artenvielfalt und das daraus resultierende komplexe Wirkungsgefüge zwischen den Lebewesen. Eine *Systembeschreibung* der Wachstumsdynamik des zu betrachtenden Tieflandregenwaldes findet sich in Kapitel 2.

Somit unterscheiden sich auch die Modellansätze zur Simulation von gemäßigten bzw. tropischen Wäldern in einigen Punkten grundlegend (Vanclay, 1994; Shugart, 1984). Eine explizite Standorterfassung jedes einzelnen Baumes sowie der Betrachtung nächster Nachbarn (Busing, 1991) ist in Regenwäldern ebenso schwer möglich wie eine detaillierte Artenaufschlüsselung (Shugart, 1984). Durch die Betrachtung des wachstumstreibenden Prozesses, der Sukzession, und die Reduzierung auf qualitativ unterschiedlich wachsenden Artengruppen (Ong und Kleine, 1995), ist der Wachstumsprozeß von tropischen Regenwäldern jedoch gut zu modellieren (Bossel und Krieger, 1991, 1994; Huth et. al, 1996; Vanclay, 1994). Die Reduzierung derartiger Modelle auf Lichtkonkurrenz benachbarter Bäume unter bewußter Vernachlässigung von Wasser- und Nährstoffkreisläufen führt zu ausreichend genauen Ergebnissen. Ein Wachstumsmodell, das neben

²In diesem Zusammenhang ist *Nachhaltigkeit* so zu verstehen, daß sich auf lange Sicht die Artenzusammensetzung und -vielfalt bewirtschafteter Wälder nicht grundlegend verändert.

den erwähnten Reduktionen die von Richards (1936) erstmalig beschriebene vertikale Schichtstruktur tropischer Wälder berücksichtigt, ist das FORMIX-Modell (Huth et al., 1996).

Die nachfolgende Arbeit versucht in Anknüpfung an bestehende Grundmuster des FORMIX-Modells, die Vorteile von individuenbasierten Modellen (Huston et. al., 1988; Liu und Ashton, 1995; Judson 1994) zu nutzen (z. B. erhöhte Transparenz der Konkurrenzprozesse, Verringerung von Mittelungsfehlern). Durch explizite Einzelbaumbetrachtung wird für jedes Individuum seine Biomasse und über geometrische Beziehungen auch Höhe, Durchmesser und Blattfläche für jeden Zeitschritt berechnet. Die dem Baum zugängliche Lichtintensität ergibt sich aus der Betrachtung der Lichtkonkurrenz zu den Nachbarn seines Standortes. Diese hochgradig nichtlineare Verflechtung wird auf der niedrigsten Ebene eines Individuums betrachtet (DeAngelis und Gross, 1992). Das so entstehende Modell beschreibt die Wechselwirkungen somit ohne auf Aussagen von Standortmittelwerten zurückzuzugehen. Neben der Möglichkeit, charakteristische Größen eines gesamten Waldbestands zu betrachten (z. B. Stammvolumen oder Stammzahl), können auch Fragen der vertikalen Verteilung von Kronenbedeckungen beantwortet werden und somit ein Beitrag zur in der Fachwelt strittigen Schichtstruktur tropischer Wälder geliefert werden (Richards, 1952; Terborgh und Petren, 1991). Kapitel 3 beinhaltet eine genaue *Beschreibung des Modells*. Es wird das hierbei verwendete Differentialgleichungssystem vorgestellt, sowie die Teilmodelle für die einzelnen pflanzenphysiologischen Prozesse beschrieben.

In Kapitel 4 werden die *Simulationsergebnisse* dargestellt, die sich nach einer Validierung mit Inventurdaten dreier unterschiedlicher Bestandsaufnahmen eines malaysischen Tieflandregenwaldes in Sabah (Borneo) ergeben.

Die *Parametervariation* in Kapitel 5 zeigt auf, wo die Modellbeschreibung auf Parameter empfindlich reagiert und eine intensive Datenbeschaffung für die Qualität der Ergebnisse sinnvoll ist.

Als Modellanwendung wird die Simulation von *Holznutzung* untersucht mit dem Ziel, die Auswirkungen des menschlichen Eingriffes auf das Ökosystem in sowohl räumlicher wie auch zeitlicher Form abschätzen zu können (Kapitel 6).

In Kapitel 7 werden Ergebnisse vorgestellt, die sich bei Simulationen mit einer Modellvariante ergeben, die die Artenvielfalt zu *22 Artengruppen* zusammenfaßt.

Im abschließenden Kapitel 8 werden die Ergebnisse diskutiert und zusammengefaßt. Ein Ausblick, der aufzeigt, was für weitere Analysemöglichkeiten das entwickelte Werkzeug bietet, bildet den Schluß der Arbeit.

Kapitel 2

Systembeschreibung - Wachstumsdynamik eines malaysischen Dipterocarpazeen- Regenwaldes

In diesem Kapitel wird das zu modellierende ökologische System, ein malaysischer Tieflandregenwald, beschrieben. Dabei werden nur diejenigen Prozesse berücksichtigt, welche nötig sind, die Wachstumsdynamik in Hinblick auf die Artenzusammensetzung zu beschreiben.

2.1 Immergrüner Tieflandregenwald

Der Begriff der Tropen wird heutzutage überwiegend nach der Klimaperiodizität definiert. Zu ihnen gehören Gebiete, in denen die täglichen Temperaturschwankungen über den jährlichen mittleren Temperaturschwankungen liegen. Die Grenzen der Tropen werden somit von einer Linie beiderseits des Äquators gebildet, an der sich die Temperaturschwankungen des Tages und Jahres gleichen (Deutscher Bundestag, 1990; Lamprecht, 1986).

Die wichtigsten Standortfaktoren für Vegetationsformationen sind Temperatur, Niederschlag, Licht und Boden. Für eine explizite Unterscheidung unterschiedlicher Formationen tropischer Feuchtwälder werden Klima, Bodenwasser, Bodenqualität sowie die Höhenlage herangezogen (siehe Tabelle 2.1). In Mittelamerika kann mit Hilfe einer nach Holdridge benannten Klassifikationstafel die Vegetation in ihre unterschiedlichen Typen eingeteilt werden (Terborgh, 1993).

Der Begriff *Regenwald* bezeichnet im klassischen Sinn die immergrünen tropischen Tieflandfeuchtwälder bis zu einer Höhe von 800 m über NN. Diese sind geschlossene, hochstämmige Wälder im äquatorialen Bereich zwischen 10° Nord und Süd mit ganzjährig hohen, im Jahresmittel ausgeglichenen Niederschlägen. Immergrüne tropische Feuchtwälder bedeckten 1993 noch etwa 7 000 000 km² Landfläche, vor allem im Amazonas-Orinokobecken (amerikanische Regenwaldformation), um den Golf von Guinea und im Kongobecken (afrikanische Regenwaldformation), auf Sri Lanka, im westlichen Indien, in Thailand, Indochina, auf den Philippinen, in Malaysia, Indonesien, Neuguinea (indomalaysische Regenwaldformation) und an der Ostküste Australiens (Deutscher Bundestag, 1994).

Äußeres Kennzeichen der Tieflandregenwälder ist ihr drei- und mehrschichtiger Aufbau (Ri-

chards, 1936; Terborgh, 1993). Dieser Waldtyp ist mit Abstand die artenreichste auf der Erde zu findende Pflanzengemeinschaft. Es finden sich bis zu 300 verschiedene Baumarten auf einem Hektar (Terborgh, 1993). Die größten Bäume erreichen Höhen von 45 bis 60 m, in Einzelfällen auch bis zu 70 m. Sie stehen einzeln oder in Gruppen, bilden kein geschlossenes Kronendach und werden daher auch Überständler (emergents) genannt. Die darunterliegende meist geschlossene Mittelschicht liegt auf einer Höhe von etwa 30 m. Unter ihr bildet sich je nach Lichtverhältnissen eine dritte und vierte Schicht kleinerer Bäume. Die Bodenvegetation ist oftmals spärlich und besteht nur aus dem Jungwuchs der Bäume. Kräuter kommen selten oder nur begrenzt auf Einzelflächen vor (Whitmore, 1993). Obwohl die Art der vertikalen Schichtung in der Literatur oft bezweifelt wird (Terborgh und Petren, 1991), liefert das Lichtmodell von Terborgh (1993) einen Erklärungsansatz.

Alle anderen Regenwaldformationen unterscheiden sich von diesem Waldtyp durch einfachere Strukturen, ein kleineres Spektrum an Lebensformen und geringere Artenzahl.

Aus Gründen der Formulierung sei im weiteren mit *Regenwald* der in diesem Abschnitt beschriebene immergrüne tropische Tieflandregenwald gemeint.

Klima	Bodenwasser		Böden	Höhenlage	Waldformation
jahreszeitliche Trockenperi- oden	ausgeprägte jährliche Verknappung				Monsunwälder (mehrere Formatio- nen)
	geringe jährliche Ver- knappung				halbimmergrüner Regenwald
immerfeucht (perhumid)	Trockenland		zonal (vor- wiegend Oxisole und Ultisole)	Tiefland	immergrüner Tieflandregen- wald¹
				1200-1500 m ²	Bergregenwald, submontane Stufe
				1500-3000 m	Bergregenwald, montane Stufe
				3000 m bis Baumgrenze	subalpiner Wald
			podsolierte Sande	meist Tief- land	Heidewald
			Kalkstein	meist Tief- land	Wald über Kalk- stein
			ultrabasisches Gestein	meist Tief- land	Wald über ultraba- sischem Gestein
	Grundwas- serstand hoch	Küsten- salz- wasser			Küstenvegetation, Mangrovenwälder, Brackwasserwälder
		Binnen- gewässer	oligotropher Torf		Torfmoorwald
		ständig naß periodisch naß	nährstoff- reiche Böden		permanenter Sumpfwald periodischer Sumpfwald

Tabelle 2.1: Klassifikation tropischer Feuchtwälder, aus Whitmore (1993).

2.2 Pionier- und Klimaxarten

Die Baumarten eines Regenwaldes können nach ihren Lichtansprüchen in zwei, selten drei ökologische Kategorien eingeordnet werden (Whitmore, 1993). Ihre wichtigsten Eigenschaften werden in Tabelle 2.2 gegenübergestellt.

Eigenschaft	Pionierarten	Klimaxarten
gebräuchliche Bezeichnungen	lichtbedürftig, sekundär, schattenintolerant	schattentolerant, primär
Keimung	nur in Bestandslücken mit teilweise vollem Sonnenlicht	unter der Baumschicht
Sämlinge	können im Schatten unter der Baumschicht nicht überleben	überleben unter der Baumschicht, bilden <i>Sämlingsbank</i>
Samen	klein, in reicher Zahl, bilden sich schon bei jungen Pflanzen	häufig groß, selten und nur von großen Bäumen produziert
Samenbank im Boden	viele Arten	wenige Arten
Wachstumsrate	hohe Raten von Kohlenstofffixierung, Blattproduktion und Wachstum	niedrigere Raten
Höhenwachstum	schnell	häufig langsam
Holz	in der Regel hell, geringe Dichte, nicht verkieselt	unterschiedlich, hell bis sehr dunkel, geringe bis hohe Dichte, manchmal verkieselt
ökologische Bandbreite	groß	teilweise schmal
Lebensdauer	oft kurz	teilweise sehr lang

Tabelle 2.2: Die wichtigsten Eigenschaften von Pionier - und Klimaxbaumarten in tropischen Regenwäldern, aus Whitmore (1993).

Klimaxarten sind jene Spezies, deren Samen im Schatten des eigenen, hochgewachsenen Bestands keimen können. Sie werden daher als schattentolerant bezeichnet. Sie sind die vorherrschenden Pflanzenarten in einem unberührten Primärwald und füllen die Hauptkrone eines Regenwaldes aus. Mit bis zu siebzig Metern werden die Klimaxarten deutlich größer als die Bäume der zweiten Kategorie (Whitmore, 1993).

Die zweite Kategorie ist die der Pionierarten. Ihre Samen sind sehr lichtbedürftig und können daher nur in einer Bestandslücke keimen. Dort wachsen sie rasch in die Höhe und unterdrücken ihre schattentoleranten Konkurrenten. Pionierbaumarten kommen in ausgewachsenen Primärwäldern fast nicht vor, sondern nur als Sekundärarten in sogenannten Sekundärwäldern. Letzteres sind Wälder, die nach großen äußeren Störungen (z. B. Holzschlag oder Unwetter) wieder hochwachsen. Ihr Kronendach ist in der Regel nicht geschlossen und es herrschen lichtbedürftige Pflanzen vor.

Es gibt auch Baumarten mit mittleren Eigenschaften, die weder eindeutig zu den Pionier- noch zu den Klimaxarten gezählt werden können (Whitmore, 1993).

¹Es findet sich auch die Bezeichnung *immergrüner tropischer Feuchtwald*.

²Die Angabe der Höhenlagen ist in der Literatur nicht eindeutig. So wird in (Deutscher Bundestag, 1990) schon ab 800 m von Bergregenwald gesprochen.

2.3 Sukzession und Waldlückendynamik

Als Bestandslücke oder Gap wird eine Lücke im sonst geschlossenen Kronendach eines ausgewachsenen Waldes bezeichnet. Sie entsteht in der Regel durch das Umfallen eines Baumes der Kronenregion. Es hat sich herausgestellt, daß ein ausgewachsener Primärwald sich in einem dynamischen Gleichgewicht zwischen Lückenbildung und Regeneration befindet (Shugart, 1984).

In einer Bestandslücke wachsen durch die gegebenen Lichtverhältnisse zuerst die Pionierarten hoch. In einem zweiten Wachstumszyklus gedeihen in deren Schatten die Klimaxarten. Nach dem Absterben der hochgewachsenen Sekundärarten füllen die darunterstehenden Primärarten die Lücke bald auf. Bis in einer Bestandslücke wieder ähnlich große Bäume stehen wie zuvor vergehen etliche Jahrzehnte bzw. einige Jahrhunderte (Ong und Kleine, 1995).

Diese Art des Wachstumszyklus wird Sukzession genannt. Sie ist für die Koexistenz der unterschiedlichen Baumarten in allen Wäldern von essentieller Bedeutung.

In tropischen Regenwäldern liegt die Mortalitätsrate der Bäume über 10 cm Durchmesser (*dbh*³) bei 1 % bis 3 % (Phillips und Gentry, 1994; Swaine, 1989). Darin enthalten sind ebenso abgestorbene Bäume, die stehen bleiben, wie auch umgestürzte bzw. umgeknickte Baumriesen und die von ihnen erschlagenen Individuen. Die genauen Ursachen für das Umstürzen von Bäumen ist noch nicht genau erforscht. Wind und heftiger Regen werden als zwei der möglichen Ursachen betrachtet (Van der Meer und Bongers, 1996). Untersuchungen zeigen, daß jährlich 1,5% des Bestands über 10 cm *dbh* umfallen oder von fallenden Bäumen erschlagen werden (Van der Meer und Bongers, 1996).

In der Literatur wird gerade der Begriff der Bestandslücke unterschiedlich verstanden. So definiert Brokaw (1982) ein Gap als ein Loch im Kronendach, daß sich bis auf 2 m über dem Waldboden erstreckt. Van der Meer und Bongers (1996) hingegen bezeichnen als Gap eine Kronenlücke, die nur bis auf 20 m Höhe herabgeht. Es zeigt sich, daß beim Vergleich von Feldstudien die genaue Auslegung der Lückendefinition einen entscheidenden Einfluß auf gemessene Größen wie Lückenfläche oder Anzahl von Lücken hat (Barden, 1989; Runkle, 1989). Hubbel und Foster (1986) bestimmen in mittelamerikanischem Primärwald einen Lückenanteil (keine Bäume < 20 m) von 34 %.

Bei der Entstehung einer Lücke durch einen umfallenden Baum kann zwischen drei unterschiedlichen Störungsgebieten unterschieden werden. Die Region, in der gegebenenfalls die Wurzel des umgefallenen Baums aus dem Boden ragt, erfährt eine Schädigung des Waldbodens. Der Lichteinfall erhöht sich hier durch die nun fehlende Krone des Baumes. Das zweite Gebiet befindet sich entlang des umgefallenen Stammes. Hier findet die geringste Beschädigung statt. In dem Gebiet, in dem die Baumkrone auf dem Waldboden auftrifft, ist die Zerstörung an anderen Bäumen am größten. Insbesondere die Vegetation im Unterholz wird stark geschädigt (Hubbel und Foster, 1986).

2.4 Wasser- und Nährstoffkreisläufe

Durch den in den tropischen Regionen ganzjährig fallenden Niederschlag (Sabah auf Borneo, Malaysia: 3505 mm/Jahr; Schlenzog (1995)) ohne nennenswerte Trockenperioden ist Wasser in der Regel in tropischen Regenwäldern kein wachstumslimitierender Faktor (Friend, 1993). Die

³Abk.: *dbh* für *diameter at breast height*. In der forstlichen Datenerfassung wird traditionell der Durchmesser in Brusthöhe bei 1,30 m gemessen, was auf praktische Gründe zurückzuführen ist. Sollten sich auf jener Höhe noch verdickende Wurzelansätze befinden, wird der Durchmesser über selbigen gemessen.

explizite Betrachtung eines Wasserkreislaufs ist daher für qualitativ und quantitativ korrekte Ergebnisse nicht notwendig.

Bodenuntersuchungen ergeben, daß fast zwei Drittel aller tropischer Böden mäßige bis sehr niedrige Fertilität besitzen. Sie sind zumindest so unfruchtbar, daß auf ihnen praktisch kein Ackerbau betrieben werden kann. Es zeigt sich aber, daß das oberirdische Wachstum tropischer Wälder wenig von der Bodenfruchtbarkeit abhängt (Deutscher Forstverein, 1986; Terborgh, 1993). Die auf nährstoffarmen Böden heimischen Pflanzen haben sich an ihre Umweltbedingungen angepaßt und können das vorhandene Nährstoffangebot optimal ausnutzen. Daß trotz geringer Fertilität Biomasse gedeiht, ist auf eine äußerst effiziente und schnelle Stoffumsetzung zurückzuführen. Die Nährstoffe sind vorwiegend in der dünnen Deckschicht des Oberbodens konzentriert, in der die Endstadien der Zersetzung toter Biomasse ablaufen. Der Großteil der Nährstoffe ist im Stoffkreislauf eingebunden. Nur ein geringer Anteil von ca. 20% wird dem Kreislauf durch Niederschlag und Zersetzung mineralischen Gesteins zugeführt. Jede größere Störung dieses empfindlichen Gleichgewichts, z. B. Rodung, Erosion oder Beschädigung der oberen Humusschicht, hat einen raschen Verlust des angesammelten Nährstoffkapitals zur Folge. Ein derart geschädigter Wald kann sein altes Produktionspotential auf lange Zeit nicht mehr erreichen (Terborgh, 1993).

Untersuchungen, die eine Störung des Nährstoffhaushaltes miteinbeziehen, sind nicht Gegenstand dieser Arbeit. Vielmehr wird von einem ungestörten Stoffkreislauf ausgegangen, der keinen limitierenden Faktor für das Pflanzenwachstum darstellt. Untersuchungen der Nährstoffeinträge durch Luft und Regen zeigen, daß diese Annahmen für Borneo sinnvoll sind (Weidelt, 1993). In anderen Gebieten kann die Vernachlässigung der Nährstoffkreisläufe durchaus zu Problemen führen.

2.5 Malaysischer Dipterocarpazeenwald

Da diese Arbeit im Rahmen eines malaysisch-deutschen Projektes für nachhaltige forstwirtschaftliche Planung entstand, wird das entwickelte Modell mit Datensätzen aus dem Deramakot Forest Reservat in Sabah (Borneo), Malaysia, validiert. Aus diesem Grund ist es sinnvoll, den dort vorherrschenden Regenwaldtyp genauer zu betrachten.

Trotz allgemeingültiger Beschreibungen von Regenwäldern, unterscheiden sich die Wälder im einzelnen. Je nach Standort kommen endemische⁴ Pflanzenarten vor, die anderenorts nicht anzutreffen sind. Ein Regenwald wird daher auch nach der in ihm dominierenden Baumfamilie benannt (Whitmore, 1993).

Die vorherrschende Vegetationsform in den malaysischen Tieflanden von Sabah (Borneo) ist Dipterocarpazeen-Tieflandregenwald, der an diesem Standort die natürliche Klimaxvegetation bildet (Whitmore, 1984).

Das Deramakot Forest Reservat befindet sich auf 5°25' nördlicher Breite, 117°30' östlicher Länge und einer Höhe von 130 m über NN. Mit einer Jahresdurchschnittstemperatur von 27° C mit geringer saisonaler Variation und einem durchschnittlichen jährlichen Niederschlag von 3505 mm ohne nennenswerte Trockenperioden gehört dieses Gebiet zu den Inneren Tropen (Schlensog, 1995).

Die Böden bestehen vorwiegend aus nährstoffarmen Acrisolen. Die Geländeform ist hügelig.

Es finden sich hier Waldbestände eines unbeeinflussten Primärwaldes ebenso wie Tieflandregen-

⁴endemisch: heimisch.

wald im Sekundärstadium. Die Baumformationen erreichen eine maximale Höhe von bis zu 60 m (Schlensog, 1995).

Es gab in jüngster Vergangenheit zahlreiche Felduntersuchungen zu Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen (siehe Anhang B) und Lichtverhältnissen (Schlensog, 1995). Des Weiteren wurden Photosynthesemessungen (Eschenbach, 1994) an ausgewählten Baumarten durchgeführt. Malaysischer Dipterocarpaceen-Regenwald war auch in der Vergangenheit Objekt ausführlicher Untersuchungen (Richards, 1936; Kato et al., 1978; Kira, 1978; Swaine, 1989; Newbery et al., 1992).

Eine Auflistung der dominierenden Baumarten ist neben einer Einordnung in die Pflanzenfamilie und Aggregation in typische Wuchsformgruppen für weitere Modellzwecke in Tabelle 3.1 zu finden.

Kapitel 3

Modellbeschreibung

In diesem Kapitel wird ein Kohortenmodell beschrieben, mit dem die Wachstumsdynamik eines immergrünen tropischen Tieflandregenwaldes simuliert werden kann. Die Modellstruktur erfaßt grundlegende Wachstumsprozesse und entspricht daher einer Modellierung, die mit entsprechender Parametrisierung auf andere Regenwaldstandorte angewandt werden kann. Nach einigen allgemeinen Darlegungen zu Modellen (Abschnitt 3.1) werden im zweiten Abschnitt die Gemeinsamkeiten mit dem von Bossel und Krieger (1991) und Huth et al. (1996) entwickelten FORMIX 3 - Modells angesprochen, dessen Struktur modifiziert wurde. Das Verfahren zur Aggregation der Artenvielfalt eines Regenwaldes wird in Abschnitt 3.3 dargelegt. Im anschließenden Abschnitt 3.4 wird das Kohortenprinzip eingehend erläutert und die räumliche und zeitliche Diskretisierung des Modells beschrieben. Abschnitt 3.5 beinhaltet eine Beschreibung der Hauptmodellgleichungen. Die einzelnen physiologischen Teilmodelle und deren mathematische Formulierung werden in Abschnitt 3.6 beschrieben.

Für alle bei mathematischen Formulierungen verwendeten Symbole können die Bedeutung und die verwendeten Einheiten im Symbolverzeichnis, Seite 103 nachgeschlagen werden.

3.1 Grundsätzliches zu Modellen

Ein Grundgedanke der Physik ist es, physikalische Vorgänge mit einem mathematischen Modell zu beschreiben.

Das allgemeine Prinzip der Modellbildung setzt an der gleichen Stelle an. Es wird versucht, ein System in ein Modell zu fassen, welches letztendlich mit mathematischen Gleichungen beschrieben werden soll. Dieser letzte Punkt ist jedoch nicht immer notwendig. Es lassen sich aus der Wirkungsstruktur oft schon qualitative Schlüsse über das Modellverhalten machen. Grundlegend können zwei Typen von Modellen unterschieden werden: systemerklärende und verhaltensbeschreibende. Verhaltensbeschreibende Modelle versuchen lediglich eine Übereinstimmung zwischen dem Modellverhalten und dem Systemverhalten zu erreichen. Hierbei wird oft auf Regressionen zurückgegriffen. Systemerklärende Modelle versuchen die essentielle Wirkungsstruktur des Systems richtig zu erfassen und im Modell nachzubilden. Der Vorteil dieser Vorgehensweise ist, daß eine Veränderung der Eingangsbedingungen auch im Modell leicht nachvollzogen werden kann und somit Untersuchungen mit unterschiedlichen Umweltbedingungen möglich sind (Bossel, 1992).

Da Modelle oft sehr komplexe Systeme beschreiben, ist es wichtig, die Modellierung auf Grundlage eines eingeschränkten Modellzwecks durchzuführen. Es müssen zwangsläufig vereinfachende

Annahmen getroffen werden, die keinesfalls allen Fragestellungen gerecht werden können.

Um eine Aussage über die Qualität eines Modells zu bekommen, sollte ein Modell im Hinblick auf den Modellzweck mehreren Kriterien entsprechen. Das dynamische Verhalten des Modells muß dem qualitativen dynamischen Verhalten des realen Systems entsprechen. Numerische und logische Ergebnisse des Modells müssen bei gleichen Bedingungen mit dem Original übereinstimmen, bzw. Abweichungen durch getroffene Modellannahmen plausibel erscheinen. Simulationsergebnisse sollten im Hinblick auf den Modellzweck und die Anwendungen nützlich sein.

3.2 Gemeinsamkeiten mit dem FORMIX- Modell

Das im folgenden entwickelte Modell baut in seiner Grundstruktur auf dem FORMIX-Modell Version 3.0 auf (Huth et al., 1996; Ditzer und Huth, 1995). Dieses Modell teilt einen Regenwald in der Vertikalen in fünf Schichten ein. In diesen Schichten wird auf kleinen Flächen von $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ für fünf unterschiedliche Artengruppen Stammzahl und Biomasse bilanziert. Hierbei verteilt sich die Biomasse homogen auf alle im entsprechenden Kompartiment befindlichen Bäume. Der Biomassenbilanzierung liegen die pflanzenphysiologischen Prozesse der Photosynthese zugrunde. Hochwachsende Bäume durchlaufen die unterschiedlichen Schichten. In diesem Mechanismus, der mit Übergangsraten und Durchschnittsbäumen je Kompartiment arbeitet, liegt ein Schwachpunkt der Modellformulierung, der in der vorliegenden Arbeit vermieden wird.

Für das Modell, das diese Arbeit beschreibt, wurden dem FORMIX-Modell die Prozesse entnommen, die die Biomassenbilanzierung enthalten (Photosyntheseproduktion, Respiration und Baumgeometrie in weiten Teilen). Sie sind auch bei Huth et al. (1996) auf der Ebene eines Individuums formuliert. Weiterhin wurde die Baumartenklassifizierung in fünf Artengruppen (Kapitel 3.3 und das Konzept der räumlichen, horizontalen Diskretisierung in Einzelflächen übernommen (Kapitel 3.4.2).

3.3 Baumartenklassifikation

Aufgrund der hohen Artenvielfalt in tropischen Regenwäldern ist eine Aggregation der Baumarten in einige wenige Artengruppen sinnvoll, da nur so die Modellierung bewältigbar bleibt. Neben einer prinzipiellen Unterscheidung nach Klimax- oder Pionierart erfolgt eine Zusammenfassung der am häufigsten vorkommenden Arten typischerweise anhand von Durchmesserzuwachskurven (Vanclay, 1991). Für die beobachteten Flächen im Deramakot Forest Reservat ergeben sich nach Ong und Kleine (1995) zwanzig repräsentative Wuchsgruppen. Eine etwas differenzierte Klassifikation ergibt eine Zuordnung zu zweiundzwanzig Gruppen (Ditzer und Huth, 1995). Sie sind in Tabelle 3.1 dargestellt. Es wird dort für jede Wuchsgruppe die dominierende Baumart genannt. Eine weitere Aggregation der fünf Artengruppen des FORMIX-Modells, die auch dem vorliegenden Modell zugrunde liegt, erfolgt auf Grund folgender Kriterien (Ditzer und Huth, 1995):

- Kohlenstoffbilanzierung (Bossel et al., 1993),
- qualitativer Verlauf der Lichtantwortkurve der Photosynthese für den Hauptvertreter einer Gruppe (Eschenbach, 1994),
- potentielle Wuchshöhe.

FORMIX	NR	Lokaler Name	Botanischer Name	Familie
1	1	Urat mata	Parashorea sp.	Dipterocarpaceae
	2	Seraya majau	Shorea johorensis	Dipterocarpaceae
	3	Seraya tembaga	Shorea leprosula	Dipterocarpaceae
	4	Keruing putih	Dipterocarpus caudiferus	Dipterocarpaceae
	5	Kapur paji	Dryobalanops lanceolata	Dipterocarpaceae
	8	Seraya daun mas	Shorea argentifolia	Dipterocarpaceae
	9	Seraya kelabu	Shorea waltonii	Dipterocarpaceae
	10	Selangan batu	Shorea sp.	Dipterocarpaceae
	11	Seraya melantai	Shorea macroptera	Dipterocarpaceae
	14	Sepetir	Sindora irpicina etc.	Leguminosae
	15	Terap	Artocarpus & Parartocarpus spp.	Moraceae
	17	Takalis	Pentace sp.	Tiliaceae
	19	Kembang	Heritiera simplicifolia etc.	Sterculiaceae
20	Berangan	Castanopsis sp.	Fagaceae	
2	6	Seraya kuning barun	Shorea xanthophylla	Dipterocarpaceae
	7	Selangan jangkang	Hopea nervosa	Dipterocarpaceae
	16	Takalis daun halus	Pentace laxiflora	Tiliaceae
	21	Nyatoh	z.B. Ganea, Madhuca, Palaquium, Payena sp.	Sapotaceae
3	13		Macaranga	Euphorbiaceae
4	12	Obah	Eugenia sp.	Myrtaceae
	18	Karpus	Hydnocarpus	Flacourtiaceae
5	22	Diverse		

Tabelle 3.1: Aggregation der FORMIX-Artengruppen nach Ditzer und Huth (1995), Kaspar (1996). Die Wahl der Leitarten erfolgt nach Ong und Kleine (1995). NR entspricht der Artengruppennummer, wie sie in Kapitel 7 Verwendung findet.

Dieses Vorgehen erlaubt einerseits eine Strukturierung nach den aufgeführten Kriterien und andererseits ggf. eine detailliertere Artenaufschlüsselung. Es ist somit möglich, eine Modellverfeinerung durch eine andere, nicht so starke Aggregation zu erreichen, um mit mehr als den bisherigen fünf Artengruppen zu arbeiten. Eine Modellerweiterung in diese Richtung findet sich in Kapitel 7. Dort werden mit den in Tabelle 3.1 aufgeführten 22 Wuchsgruppen Simulationsläufe durchgeführt.

Tabelle 3.2 faßt die aggregierten Artengruppen mit ihren wesentlichen Merkmalen, der potentiellen Wuchshöhe und den Lichtansprüchen, zusammen.

FORMIX-Artengruppe	potentielle Wuchshöhe	Lichtansprüche	Beschreibung
1	55 m	schattentolerant	Überständer, i. a. Klimaxarten
2	36 m	schattentolerant	überwiegend Klimaxarten
3	25 m	lichtbedürftig	Pionierarten
4	15 m	schattentolerant	Klimaxarten
5	1,3 m	schattentolerant	Kletterpflanzen, Kräuter, Sträucher, Farne, Gräser, usw.

Tabelle 3.2: Charakteristika der aggregierten Artengruppen nach Ditzer und Huth (1995).

3.4 Technische Details der Modellstruktur

Im folgendem Abschnitt werden die räumlichen und zeitlichen Diskretisierungen dargelegt und begründet. Ein weiterer hier behandelter Aspekt ist eine Erläuterung der technischen Modellumsetzung in Form eines Kohortenmodells.

3.4.1 Der Kohortenansatz

Unter einem Kohortenmodell ist zu verstehen, daß einzelne Bäume in Größenklassen, sogenannten *Kohorten*, zusammengefaßt werden. Typischerweise wird als Größenkriterium der Durchmesser (*dbh*) gewählt. Diese Art Modelle erlauben große Flexibilität, da für die weitere Bearbeitung nicht mehr benötigte Klassen aus dem Modell herausgenommen werden können. Ein Kohortenmodell zeichnet sich durch drei charakteristische Vorgehensweisen aus (Vanclay, 1994):

- Durchmesserzuwachs wird durch Zuwachs eines repräsentativen Baumes modelliert;
- Mortalität wird durch Reduzierung der Baumzahl einzelner Kohorten simuliert, bzw. durch Herausnahme ganzer Kohorten aus der Simulation, sobald die Zahl durch sie repräsentierter Bäume auf Null fällt;
- Nachwuchs wird in neue Kohorten zu ausgewählten Zeitpunkten¹ eingefügt.

In einer Kohorte wird das Wachstum eines Baumes modelliert, der durch komplexe Wirkungsbeziehungen mit den Bäumen seiner wie der anderer Kohorten in Wechselwirkung steht.

Das Kohortenprinzip stellt einen Kompromiß zwischen Genauigkeit und Rechenzeit dar. Ein strenges Einzelbaummodell entspricht einem Kohortenmodell mit einem Baum je Kohorte. Die Zusammenfassung gleichgroßer Bäume in einer Kohorte ist jedoch eine sehr effektive Methode zur Rechenzeitminimierung². In den Kohorten der kleinsten Baumklassen finden sich einige tausend Bäume wieder. Eine Biomassenbilanzierung jedes Einzelbaumes würde nur die Laufzeit vervielfachen. Ein Gewinn an Genauigkeit und Information ist auf Grund der gewählten räumlichen Diskretisierung (siehe Kapitel 3.4.2) nicht zu erwarten.

Für die Modellimplementierung werden die gemessenen Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen (Anhang B) auf eine Kohortenstruktur verteilt. Eine Durchmesserdiskretisierung von 5 cm erweist sich als ausreichend genau³. Vergleichende Ergebnisse mit anderer Diskretisierungsweite finden sich im Kapitel 5.

¹In der Regel einmal jährlich, siehe auch Kapitel 3.6.5.

²Die unterschiedlichen Laufzeiten sind im Kapitel 5 zusammengetragen.

³Durch die Verteilung der Hektarinventurdaten auf 25 Einzelflächen (siehe folgendes Kapitel) ergibt sich, daß die Bäume über 20 cm *dbh* mit Ausnahmen quasi einzeln betrachtet werden.

3.4.2 Räumliche Diskretisierung

Das Modell arbeitet mit einer Unterteilung eines Hektars Regenwald in fünfundzwanzig Flächen von je $20\text{ m} \times 20\text{ m}$, den sogenannten *Plots* oder auch *Transekten* (siehe Abbildung 3.1). Innerhalb eines Plots besitzen die Bäume keine expliziten Standorte. Alle Individuen eines Plots stehen als Nachbarn in Licht- und Wuchskonkurrenz. Interaktion zu Nachbarplots geschieht über die Lückenbildung durch umfallende Bäume (Kapitel 3.6.4). Eine weitere Wechselwirkung findet durch die sogenannten Überständler statt. Hiermit sind die Individuen gemeint, die über das Kronendach hinausragen und mit ihrer Krone ein Gebiet beschatten, das größer als ein Transekt ist. Bei der Betrachtung der Lichtkonkurrenz (Kapitel 3.6.3) wird bei Überständlern immer auch die in die vier Nachbarplots ragende Krone mitberücksichtigt.

Für die Modellierung ist die Größe der Fläche, in der die Bäume in Wechselwirkung miteinander stehen, von entscheidender Bedeutung. Sie hat großen Einfluß auf die Dynamik des Modelles, da durch sie die Sukzession beeinflusst wird. Ist die betrachtete Größe zu klein, wird das Lichtklima zu stark von einem dominierenden Baum beherrscht, alle anderen Pflanzen werden unterdrückt. Erst nach seinem Tod findet weitere Wachstumskonkurrenz unter dem Jungwuchs statt. Bei zu großer Fläche ist die relative Blattfläche eines Baumes gering, sein Tod verändert das Lichtklima nur minimal. Auch hier kann die reale Dynamik nicht richtig erfaßt werden. Aus diesen Überlegungen ergibt sich, daß die Größe der Simulationsfläche etwa der Kronenprojektionsfläche eines ausgewachsenen Baumes des Bestandes entsprechen sollte. So wird sichergestellt, daß beim Tod großer Individuen eine adäquate Lückenbildung erfolgt. Daher sollte sich die Größe eines simulierten Plots zwischen $0,04\text{ ha}$ und $0,08\text{ ha}$ bewegen. In feuchten tropischen Wäldern kann die Plotgröße etwas kleiner gewählt werden. Dies läßt sich dadurch erklären, daß der steile Sonnenwinkel in geringen Breitengraden den Waldboden auch in kleineren Kronenlücken erreichen kann. Die Entstehung von neuen Lücken übt somit auch bei geringer Größe der Plotfläche entscheidenden Einfluß auf den Einwuchs junger Bäume aus (Shugart, 1984). Das Modell liegt mit $0,04\text{ ha}$ Fläche eines Transekts in den vorgegebenen Grenzen.

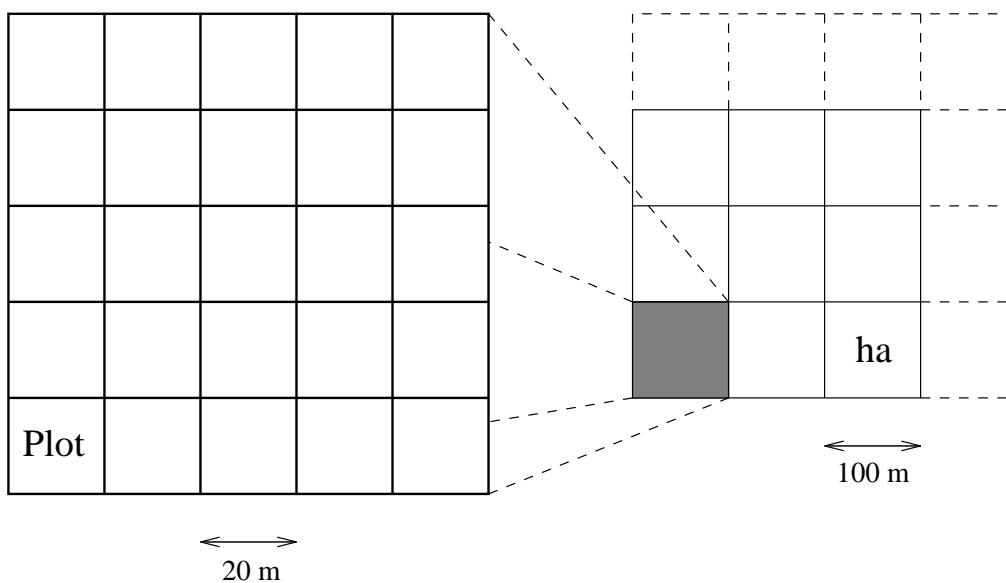


Abbildung 3.1: Räumliche Diskretisierung eines Simulationsgebietes.

Eine große Anzahl von Waldwachstumsmodellen betrachtet nur die Sukzession auf einer Fläche, die der Kronenprojektionsfläche eines ausgewachsenen Baumes entspricht (Liu und Aston, 1994). Mit Durchmesserzuwachskurven wird das Baumwachstum berechnet, die sie aus langzeitlichen Feldmessungen oder aus maximalen Höhen- und Altersangaben erstellen lassen. Zu diesen sogenannten Gapmodellen gehören all jene, die aus dem JABOWA-Modell (Botkin et al., 1972; Botkin, 1993) entwickelt wurden.

Im Gegensatz dazu ist es mit dem vorliegenden Modell möglich, eine beliebig große Fläche zu simulieren. Dieses ist aus mehreren Gründen sinnvoll. Wird die quadratische Form des zu simulierenden Waldgebietes auch bei größerer Fläche beibehalten, so verringert sich der Anteil der Transekte, die am Rand liegen mit zunehmender Größe⁴. Gerade jene Bereiche sind aber problematisch, da hier Annahmen zum Übergang in nichtbetrachtetes Gebiet gemacht werden müssen. Die Ergebnisse sind mit zunehmender Simulationsfläche unabhängiger von stochastischen Schwankungen, die sich durch zufällige Mortalitätsprozesse ergeben. Es empfiehlt sich daher eine Simulation über eine Fläche von mindestens 4 ha⁵. Ein einzelner Plot kann nicht repräsentativ für einen gesamten Regenwald sein, weil durch Sukzessionsprozesse immer unterschiedliche Wuchsstadien nebeneinander existieren. Dieses wird besonders deutlich, wenn ein Wald betrachtet wird, der sich nicht in seinem ausgewachsenem Zustand befindet, oder der äußeren Eingriffen (z. B. Holznutzung) unterliegt. Eine differenziertere Betrachtungsweise wird jedoch mit der gewählten horizontalen Unterteilung in Einzelplots gewährleistet.

Bei der Initialisierung werden die auf einen Hektar normierten Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen je nach unterschiedlichem Wuchsstadium den einzelnen Transekten zugeordnet.

Am Rande der Simulationsfläche wird jeweils ein kontinuierlicher Übergang in ein gleichartiges Waldgebiet mit zyklischen Randbedingungen angenommen^{6,7}.

3.4.3 Zeitliche Diskretisierung

Eine für dynamische Modelle wichtige Größe ist die zeitliche Auflösung der Simulation.

Etliche Waldmodelle modellieren den Sonnenverlauf mit seinen Schwankungen nicht nur im Jahresgang, sondern auch im Tagesgang (z. B. TREEDYN3 von Bossel, 1994). Regenwaldmodelle hingegen verzichten in der Regel auf eine feine zeitliche Diskretisierung (Vanclay, 1994). Sie machen sich zunutze, daß sowohl saisonale wie auch tägliche Schwankungen in tropischen Regionen sehr gering ausfallen. Die Tageslänge ändert sich im Verlauf eines Jahres wenig, die Zeiten der Dämmerung sind kurz, durch die häufig fallenden Niederschläge ist der Himmel oft bedeckt und Sonnenlicht nur als diffuses Streulicht vorzufinden (Schlensog, 1995). Diese Tatsachen lassen als zeitliche Diskretisierung dt Jahresschritte, bzw. Bruchteile von Jahresschritten als genügend erscheinen.

⁴Bei 1 ha simulierter Fläche liegen 64 % der Plots am Rand, bei 9 ha 26 %, bei 16 ha noch 19 %.

⁵Vergleichende Untersuchungen mit unterschiedlicher Hektarzahl finden sich im Kapitel 5.

⁶Zyklische Randbedingungen bedeuten, daß eine Wechselwirkung aus dem Simulationsgebiet heraus durch eine entsprechende Wechselwirkung am gegenüberliegenden Randgebiet dargestellt wird.

⁷Zur Simulation von Waldrändern müßten gesonderte Annahmen getroffen werden. Dies soll hier nicht weiter untersucht werden.

3.5 Hauptmodellgleichungen

Für jeden betrachteten Plot l ($l = 1, \dots, m$) werden die dort stehenden Bäume nach ihrem Durchmesser in eine Kohortenliste verteilt. In jeder Kohorte i ($i = 1, \dots, n(l, t)$)⁸ werden die oberirdische Biomasse $B_{i,l}$ eines Einzelbaumes in Tonnen organischer Trockenmasse⁹ sowie die aktuelle Stammzahl N_i der jeder Kohorte zugehörigen Bäume bilanziert.

Die Biomassenveränderung $dB_{i,l}$ je Zeitschritt dt ergibt sich aus der aktuellen Photosynthese-Produktion $\hat{P}_{i,l}$ (Kapitel 3.6.2) abzüglich Verlusten durch Respiration und Totholz ($R_{i,l}$) (Kapitel 3.6.2).

$$\frac{dB_{i,l}}{dt} = \hat{P}_{i,l} - R_{i,l} \quad (3.1)$$

Änderungen der Stammzahl $N_{i,l}$ treten nur durch Mortalität ($M_{i,l}$) auf.

$$\frac{dN_{i,l}}{dt} = -M_{i,l} \quad (3.2)$$

Hier liegt ein entscheidender Modellvorteil, da durch fehlende Klassenübergänge (mit den dabei verbundenen Übergangsraten) eine häufige Fehlerquelle von Modellen entfällt. Auch wird innerhalb einer Kohorte kein Zuwachs verzeichnet, der Einwuchs erfolgt über die Bildung neuer Kohorten (siehe Kapitel 3.4.1 und 3.6.5).

Bei den Modellgleichungen 3.1 und 3.2 handelt es sich um $2 \times m \times n(l, t)$ gekoppelte gewöhnliche Integro-Differentialgleichungen, die analytisch nicht zu lösen sind. Die Gleichungen sind durch die Wechselwirkung zwischen den Bäumen unterschiedlicher Kohorten i und unterschiedlicher Plots l gekoppelt. Sie sind hochgradig nichtlinear durch die Umrechnungen der Biomasse in baumeometrische Größen, die wiederum für die Photosynthese-Produktion wichtig sind. Sie können als Integro-Differentialgleichungen bezeichnet werden, weil neben einer Differenzierung nach der Zeit eine Integration über die Blattfläche (als Funktion der Biomasse) auftaucht (Kapitel 3.6.2).

Aus Gründen der Lesbarkeit wird auf die Indizierung l über die Plots im weiteren verzichtet.

3.6 Beschreibung der pflanzenphysiologischen Teilmodelle

Das Modell kann in Teilmodelle unterteilt werden, die jedes für sich im folgenden beschrieben werden. Die mit dem Asterix (*) markierten Teilmodelle entstammen in weiten Teilen dem FORMIX 3 - Modell. Ein typisches Waldwachstumsmodell unterteilt sich in (Vanclay, 1994):

- Einwuchs von Sämlingen*,
- Biomassenzuwachs,
- Mortalität.

Im vorliegenden Fall wird der Biomassenzuwachs in die kleineren Subeinheiten Baumgeometrie*, Lichtkonkurrenz und Wachstum* (Photosynthese-Produktion und Respiration) unterteilt. Abbildung 3.2 gibt einen schematischen Überblick über die Anordnung der Teilmodelle im Gesamtkontext und deren Vernetzung über verschiedene Wechselwirkungen. Dargestellt sind die beiden

⁸Es ist zu beachten, daß die Zahl der Kohorten n in einem Transekt sowohl zeitvariabel ($n = f(t)$) als auch in jedem Transekt unterschiedlich ist ($n = f(l)$).

⁹Einheit: t_{odm} ; odm steht für organic dry matter. Im weiteren sind die Einheiten der erwähnten Größen im Symbolverzeichnis des Anhangs (Seite 103) zu finden.

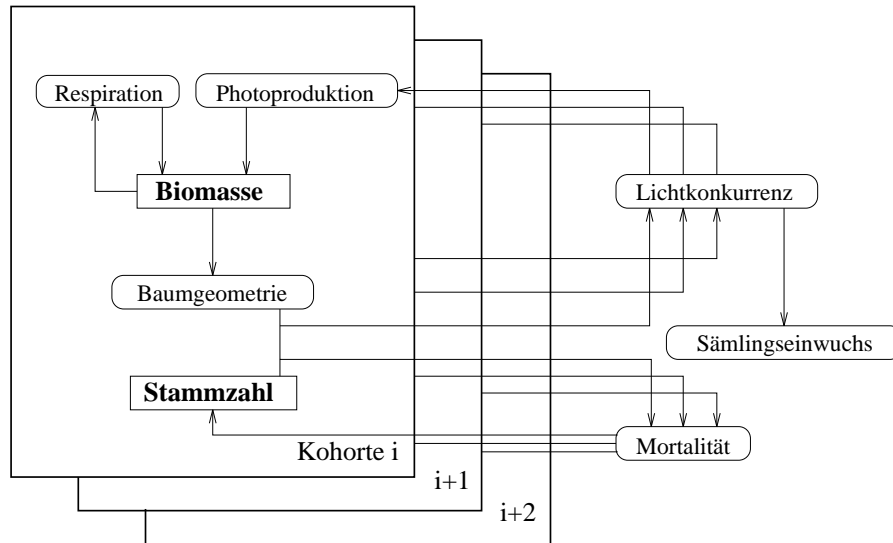


Abbildung 3.2: Schematische Darstellung der Verknüpfung von Teilmodellen, Kohorten und Zustandsgrößen. Erläuterungen finden sich im Text.

Zustandsgrößen *Biomasse* und *Stammzahl* innerhalb einer Kohorte und inwieweit diese durch die einzelnen Teilmodelle beeinflusst werden. Prozesse, die auf Pflanzenebene betrachtet werden, sind einer Kohorte zugeordnet. Die Respiration und Photoproduktion verändern die Biomasse eines Einzelbaumes. Die Biomasse selbst kann mit Annahmen über die Baumgeometrie in Stammdurchmesser u. ä. umgerechnet werden. Bei der Lichtkonkurrenz und der Mortalität handelt es sich um Wechselwirkungsprozesse zwischen den Bäumen, die jeweils von der Baumgeometrie und der Stammzahl der beteiligten Kohorten bestimmt werden. Die Lichtkonkurrenz hat maßgeblichen Einfluß auf die weitere Produktion. Mit Hilfe des Lichtkonkurrenzmodells wird auch bestimmt, ob der Lichteinfall auf dem Waldboden Sämlingseinwuchs begünstigt. Dieser Einwuchs hat keinen direkten Einfluß auf existierende Kohorten, vielmehr werden hierdurch neue Kohorten initialisiert.

3.6.1 Teilmodell Baumgeometrie

Für die Betrachtung der Lichtkonkurrenz, Lückendynamik oder Photoproduktion ist die Kenntnis der Baumgrößen Stammdurchmesser d_i ¹⁰, Höhe h_i , Kronenlänge c_i und Kronenprojektionsfläche f_i notwendig. Diese lassen sich durch einfache geometrische Beziehungen aus der Biomasse B_i berechnen (siehe auch Abbildung 3.4).

Mit j indizierte Größen deuten auf baumartenunterschiedliche Parameterwerte hin. Die Parametrisierung findet sich im Anhang A.

Der Stamm eines Baumes wird als Zylinder approximiert. Seine Biomasse B_{Ti} ergibt sich über:

$$B_{Ti} = \frac{\pi}{4} d_i^2 \cdot h_i(d_i) \cdot \rho_j \cdot \gamma_i \quad (3.3)$$

ρ_j entspricht der Holzdicke. Der Formfaktor γ_i berücksichtigt als Funktion der Biomasse die Abweichungen des Stammes von der idealen Zylinderform. γ_i ebenso wie die Höhe h_i ändern

¹⁰ d entspricht dem in Kapitel 2.3 erwähnten dbh .

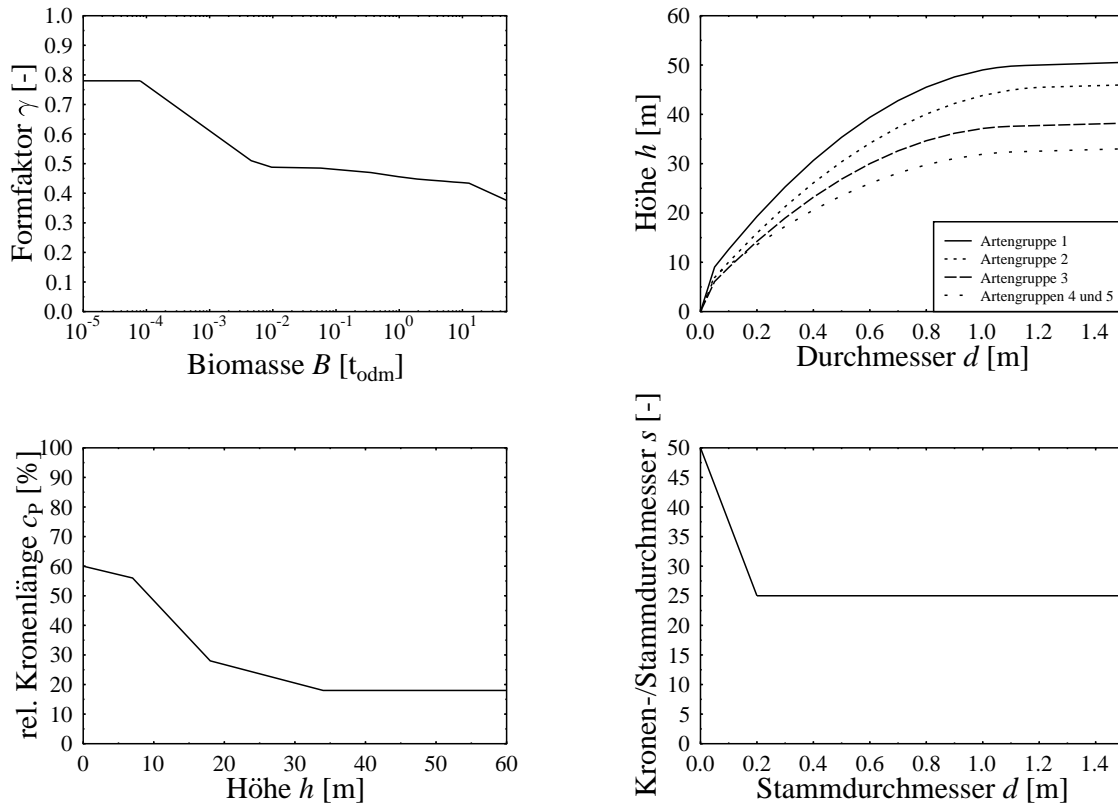


Abbildung 3.3: Biomassenabhängiger Formfaktor $\gamma(B)$, Höhen-Durchmesser-Verhältnisses $h(d)$, höhenabhängige relative Kronenlänge $c_P(h)$ (nach Richards, 1936; Burgess, 1961; Poker, 1993) und modifiziertes Kronen-/Stammdurchmesserverhältnis $s(d)$.

sich mit dem Baumalter (Kato et al., 1978). h_i wird über ein Polynom 2. Grades aus dem Stammdurchmesser d_i berechnet (Abbildung 3.3):

$$h_i = a_{2,j}d_i^2 + a_{1,j}d_i + a_{0,j} \quad (3.4)$$

Die oberirdische Biomasse eines Baumes ergibt sich aus der Stammholzbiomasse durch Division mit dem spezifischen Stammholzanteil τ_j :

$$B_i = \frac{B_{Ti}}{\tau_j} \quad (3.5)$$

Über die Gleichungen 3.3 bis 3.5 werden auch die Anfangsbiomassen $B_i(t = 0)$ aus den gemessenen Stammdurchmessern ermittelt.

Ein Modellbaum hat eine zylinderförmige Kronenform. Hierbei ist die Kronenprojektionsfläche f_i eine Funktion des Stammdurchmessers d_i (Rollet, 1978):

$$f_i = \frac{\pi}{4}(s_j \cdot d_i)^2 \quad (3.6)$$

s_j entspricht dem Verhältnis von Stamm- zu Kronendurchmesser.

Untersuchungen zeigen, daß das Verhältnis von Kronendurchmesser zu Kronenlänge sich mit zunehmenden Alter des Baumes umkehrt (Richards, 1952; Poker, 1993), kleine Bäume besitzen

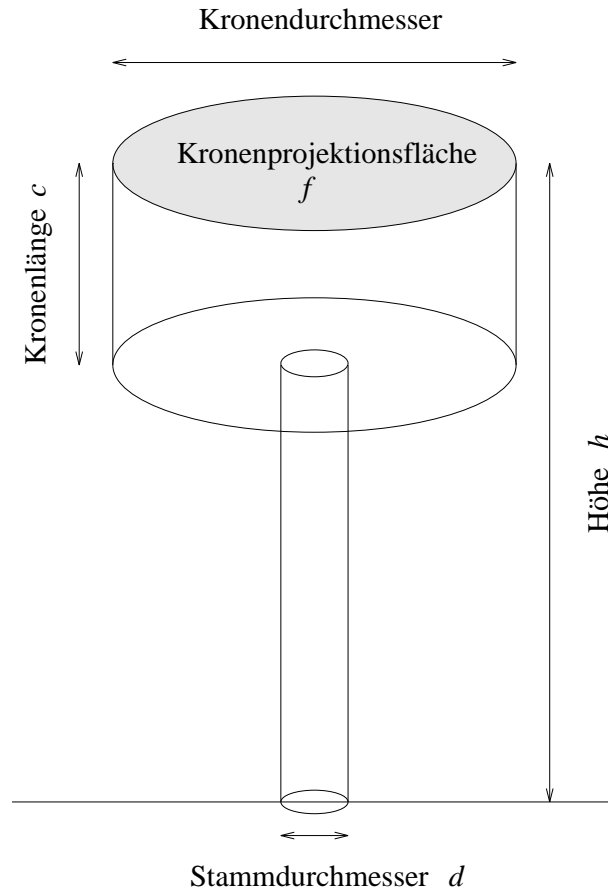


Abbildung 3.4: Darstellung eines Baumes, wie er idealisiert im Modell betrachtet wird.

eine eher längliche, große Bäume eine eher breite Krone.¹¹ Dieser Umstand ist erklärbar, wenn betrachtet wird, durch welche Wuchsstrategien der Baum seine Lichtausbeute maximiert (Terborgh, 1993). Die Adaption der Kronenformvariation wird im Modell durch eine Kronenlänge c_i verwirklicht, die sich aus der Baumhöhe und einem höhenabhängigen Kronenlängenanteil c_s ergibt (Abbildung 3.3).

$$c_i = c_P(h_i) \cdot h_i \quad (3.7)$$

In Abbildung 3.4 ist ein für das Modell idealisierter Baum mit seinen geometrischen Größen dargestellt.

3.6.2 Teilmodell Pflanzenwachstum

Die Biomassenbilanzierung unterteilt sich in die angesprochenen Bereiche:

- Photosyntheseproduktion und
- Respiration.

¹¹In der Literatur existieren nur wenige Angaben über Kronenformen. Der hier angenommene lineare Zusammenhang zwischen Stamm- und Kronendurchmesser erweist sich gerade bei kleinen Bäumen als zu einfach. Daher wird bei Bäumen mit $d/h \leq 20$ cm ein modifizierter Kronendurchmesser berechnet. Eine genaue Darstellung findet sich in Abbildung 3.3.

Photosyntheseproduktion

Das Modell für die Photosyntheseproduktion geht zurück auf Monsi und Saeki (1953). Hierbei wird von einer exponentiellen Lichtabschwächung im Kronendach als Funktion eines aufsummierten Blattflächenindex L^{12} und der für die Photosynthese aktiven Strahlen¹³ im Kronendach ausgegangen. Die Lichtantwortkurve der Photosynthese¹⁴ P_i wird als Sättigungskurve einer Michaelis-Menton Gleichung in Abhängigkeit der Lichtintensität I_i angenommen:

$$P_i(I_i) = \frac{\alpha_j \cdot I_i}{1 + \frac{\alpha_j}{P_{Mj}} I_i} \quad (3.8)$$

P_{Mj} entspricht der maximalen Photosyntheseproduktion in der Sättigung, α_j bezeichnet die Anfangssteigung der Lichtantwortkurve (siehe Abbildung 3.5). Beide wurden in Feldmessungen in Sabah (Borneo), Malaysia für ausgewählte Baumarten bestimmt (Eschenbach, 1994).

Es wird nun innerhalb des Kronendaches eine Abschwächung des vertikal nach unten fallenden Lichtstrahles nach dem Beer-Lambert'schen Gesetz angenommen (Gerthsen et al., 1989):

$$I_i(L_i) = I_0 \cdot e^{-k \cdot L_i} \quad (3.9)$$

Hierbei entspricht I_0 der im Jahresmittel über dem Kronendach einfallenden Strahlung, k dem Absorptionskoeffizienten und L_i dem über dem Kronendach des betrachteten Baumes i aufsummierten Blattflächenindex. Eine genauere Erläuterung dieser intraspezifischen Verknüpfung findet sich in Kapitel 3.6.3. Der Absorptionskoeffizient kann aus Untersuchungen zum Lichtmikroklima von Kira und Yoda (1989) gut abgeschätzt werden. Die einfallende Strahlung oberhalb des Waldgebietes ergibt sich aus Messungen von Kira (1978) im Pasoh Waldgebiet, Malaysia.

Die potentielle photosynthetische Produktion \tilde{P}_i ergibt sich durch Integration von P_i über das beschattende Kronendach, vorerst unter der Annahme eines vollständig geschlossenen Daches.

$$\tilde{P}_i = \int_0^{L_i} P_i(I_i(L)) dL \quad (3.10)$$

Die Lösung des Integrals in Gleichung 3.10 ergibt sich nach Thornley (1976) zu:

$$\tilde{P}_i = \kappa \cdot \frac{P_{Mj}}{k} \cdot \ln \left[\frac{1 + \frac{\alpha_j}{P_{Mj}} I_i}{1 + \frac{\alpha_j}{P_{Mj}} I_i \cdot e^{-k \cdot \widetilde{LAI}_j}} \right] \quad (3.11)$$

κ entspricht einem Umrechnungsfaktor¹⁵ und \widetilde{LAI}_j dem Blattflächenindex eines Einzelbaumes. Um die aktuelle Photoproduktion \hat{P}_i zu berechnen, ist die potentielle Produktion, die auf die Fläche eines Hektars normiert ist, mit der Kronenprojektionsfläche f_i zu wichten. Dieser Wert

¹²Der Blattflächenindex entspricht dem Verhältnis von gesamter Blattfläche einer Baumkrone bzw. des Blätterdaches eines Waldes zur Grundfläche, über der der Baum/Wald steht. Es ist zu beachten, daß im folgenden zwischen einem LAI (*leaf area index*) unterschieden wird, der eine Aussage über das Lichtverhältnis im gesamten Kronendach macht, und einem \widetilde{LAI}_j eines Einzelbaumes. Weiterhin ist für die Beschattung eines Baumes die Blattfläche über dessen Krone von Bedeutung. Die dortige Blattfläche wird zu einem Blattflächenindex L_i aufsummiert.

¹³Abk.: PAR für *Photosynthetic Active Radiation*. Im weiteren ist unter der Lichteinstrahlung I_i dieser photoaktive Anteil der Strahlung zu verstehen.

¹⁴Als Lichtantwortkurve wird die photosynthetische Produktion in Abhängigkeit der Lichteinstrahlung bezeichnet.

¹⁵ $1 \text{ mgCO}_2 / (\text{dm}^2 \cdot \text{h}) = \kappa \text{ t}_{\text{odm}} / (\text{ha} \cdot \text{a})$ mit $\kappa = 2,389$.

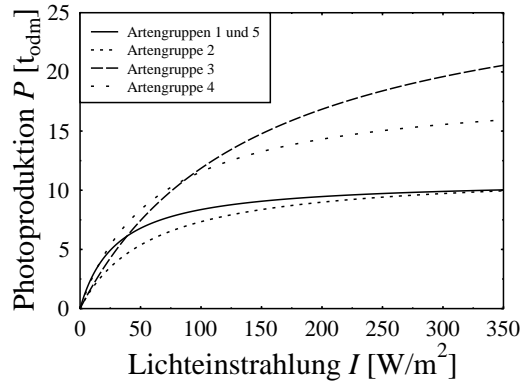


Abbildung 3.5: Lichtantwortkurve $P(I)$ der Photosynthese (nach dem Ansatz von Monsi und Saeki, 1953).

ist um einen Faktor δ_i zu reduzieren, der sich aus übervollen Kronenschichten ergibt ¹⁶:

$$\hat{P}_i = \delta_i \cdot f_i \cdot \tilde{P}_i \quad (3.12)$$

Respiration

Respirationsverluste im Sinne des Modells umfassen neben der Veratmung von Biomasse auch Verluste durch herabfallendes Laub und Geäst, sowie Erneuerung des Stammes, der Äste, der Blätter und der Wurzeln. Sie umfassen jedoch nur die Blattatmung während der Dunkelstunden, die Blattatmung tagsüber ist implizit in der Lichtantwortkurve 3.8 enthalten. In der spezifischen Respiration R_P findet sich all das wieder. Messungen zur Respiration wurden von Yoda (1983) in Malaysia durchgeführt.

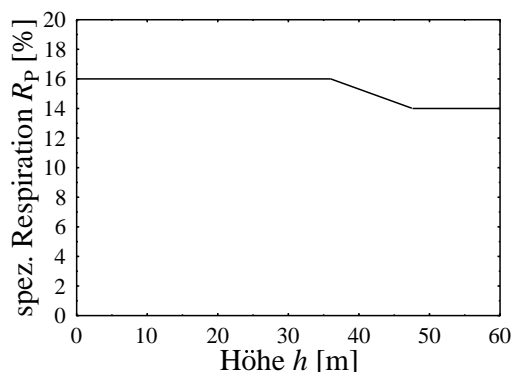
Um zu vermeiden, daß Bäume höher wachsen als für ihre Art üblich, wird die Respiration über einen logistischen Ansatz auf die Maximaldurchmesser d_{Mj} ¹⁷ abgeglichen. Somit wird erreicht, daß ausgewachsene Bäume die gesamte neu akkumulierte Biomasse veratmen. Mit der hier vorliegenden Formulierung würden Bäume der Artengruppe 1 nur einen Stammdurchmesser von ca. 90 cm erreichen und nicht wie beobachtet bis zu 1.5 m. Dies ist ein Anzeichen dafür, daß der Respirationsmechanismus erweitert werden muß. Eine Möglichkeit wäre es, die spezifische Respiration vom gegenwärtigen Wuchsstadium abhängig zu machen. In vereinfachter Form nehmen wir eine lineare Reduktion der spezifischen Respiration R_P für die angesprochenen Überständler an, wie sie in Abbildung 3.6 dargestellt wird.

Mit all diesen Annahmen ergibt sich die Respiration R_i zu:

$$R_i = B_i \cdot R_{Pj} \cdot \left(1 - \left(\frac{d_i}{d_{Mj}}\right)^2\right) + \hat{P}_i \cdot \left(\frac{d_i}{d_{Mj}}\right)^2 \quad (3.13)$$

¹⁶Im Modell kann es vorkommen, daß eine Kronenschicht überfüllt wird. Man kann sich daß damit erklären, daß Kronen ineinandergewachsen sind. In einem solchen Fall wird ein Reduktionsfaktor δ_i berechnet, der die Kronen derart verkleinert, daß sich volle, aber nicht übervolle Kronenschichten ergeben. Es soll damit simuliert werden, daß Kronenwachstum in vollen Beständen nicht automatisch eine höhere Primärproduktion erbringt.

¹⁷Der Maximaldurchmesser ergibt sich über Gleichung 3.4 aus den Maximalhöhen h_{Mj} , die als Parameter vorgegeben werden.

Abbildung 3.6: Modifizierte spezifische Respiration $R_P(h)$ für Überständer.

3.6.3 Teilmodell Lichtkonkurrenz

Für die Berechnung der Lichtverhältnisse in einem Plot ist es notwendig, die Blattverteilung in der Krone eines Einzelbaumes zu kennen. Die Darstellung einer Baumkrone wurde bereits in Kapitel 3.6.1 erläutert.

In der Vertikalen sei der Wald durch äquidistante diskrete Schritte der Schrittweite Δz in eine endliche Anzahl von Schichten unterteilt. Es ist nun zu berechnen, in welchen Höhenschichten z sich die Krone jeden Baumes befindet. Über die Annahme, daß sich die Blattmasse eines Einzelbaumes, repräsentiert durch den \widetilde{LAI}_j , homogen über seine gesamten Kronenlänge c_i verteilt (Huth, 1996), ergibt sich der Anteil $LAI_i(z)$, der sich in der Schicht der Höhe z befindet zu¹⁸:

$$LAI_i(z) = \widetilde{LAI}_j \cdot \frac{\Delta z}{c_i} \quad (3.14)$$

Der Beitrag der betrachteten Kohorte zur Kronenbedeckung $F(z)$ der Schicht z ergibt sich aus der Stammzahl N_i und der auf die Plotfläche A normierten Kronenprojektionsfläche f_i eines Einzelbaumes:

$$F(z) = \sum_i \left(N_i \cdot \frac{f_i}{A} \right), \quad \text{für ausgewählte } i. \quad (3.15)$$

Kronenlücken in einem Transekt können auch modelliert werden, indem für die Abschattung zwischen der Kronenbedeckung und der Lücke unterschieden wird¹⁹.

¹⁸In einer Modellvariante wurde die Blattfläche homogen über dem gesamten Blätterdach verteilt angenommen. Untersuchungen von Kira (1978) deuten auf eine derartige Struktur hin. Jede der Schichten besaß dabei einen $LAI(z)$ bei geschlossenem Kronendach, der sich aus dem zu erwarteten Gesamt- LAI dividiert durch die Anzahl der Kronenschichten ergibt. Ergebnisse mit diesem Ansatz unterscheiden sich nicht grundlegend von dem hier untersuchten, daß jede Baumkrone einen spezifischen \widetilde{LAI}_j besitzt.

¹⁹Das Lichtklima in halbgeschlossenen Kronen setzt sich aus Bereichen zusammen, in denen es Abschattung gibt, und Gebieten, in denen die Sonneneinstrahlung in tiefere Regionen des Blätterdaches eindringt. Letztere werden als *Sonnenflecken* bezeichnet. Der Lichtgenuß eines Baumes würde sich demnach nicht nach 3.9 zu

$$I_i = I_0 \cdot e^{-k \cdot L_i}, \quad (3.16)$$

sondern zu

$$I_i = I_0 \cdot e^{-k \cdot \hat{L}_i} \cdot F + (1 - F) \cdot I_0 \quad (3.17)$$

ergeben. Hierbei entspricht \hat{L}_i einem aufsummierten Blattflächenindex, der noch nicht mit der Kronenbedeckung F gewichtet wurde (siehe auch weiter unten, Gleichung 3.19). Die Berechnung in Gleichung 3.17 macht aber

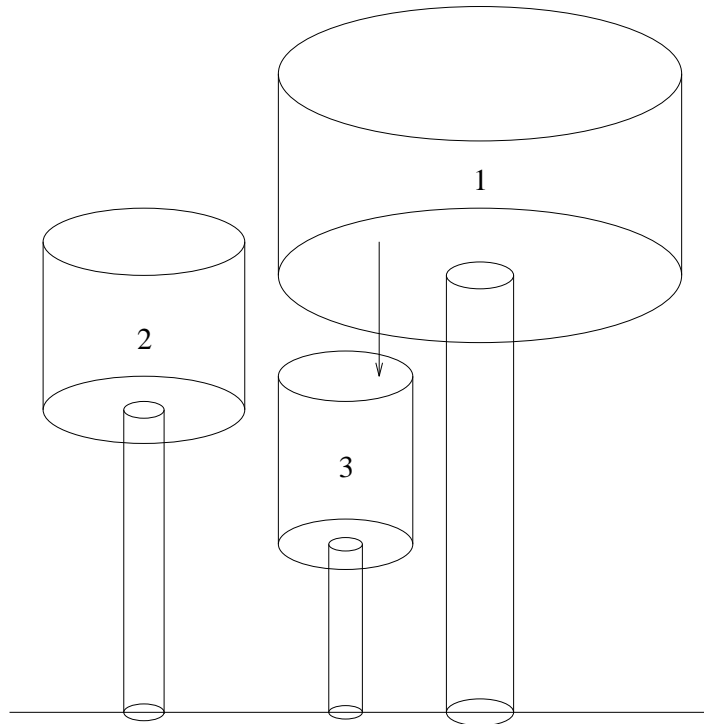


Abbildung 3.7: Lichtabschattung innerhalb eines Transekts. Bäume, deren Kronen sich teilweise auf einer Höhe befinden, können sich nicht beschatten. Hier wirft Baum 1 Schatten auf Baum 3, nicht aber auf Baum 2. Letzterer wirft ebenfalls keinen Schatten auf Baum 3.

Die Blattfläche L der Schicht z ergibt sich aus der aufsummierten Blattfläche aller Kohorten gewichtet mit dem Kronenbedeckung zu:

$$L(z) = \sum_i \left(N_i \cdot \frac{f_i}{A} \cdot LAI_i(z) \right), \quad \text{für ausgewählte } i. \quad (3.18)$$

Es muß nun für jeden Einzelbaum berechnet werden, welche Blattfläche L_i sich über seinem Kronendach befindet und das einfallende Sonnenlicht abschattet:

$$L_i = \sum_z L(z), \quad \text{mit } z > h_i. \quad (3.19)$$

Im Modell sind zwei Bäume, deren Kronen sich auf gleicher Höhe befinden, d. h. die in einer gleichen Höhenschicht z einen Kronenanteil besitzen, als nebeneinanderstehend zu verstehen. Sie können sich daher nicht beschatten und sind aus der obigen Berechnung herauszunehmen. Eine anschauliche Darstellung dieses Mechanismus bietet Abbildung 3.7.

3.6.4 Teilmodell Mortalität und Lückenbildungsdynamik

Die Baumsterblichkeit in Regenwäldern liegt zwischen 1 und 3% jährlich (Swaine, 1989; Condit et al., 1995; Van der Meer und Bongers, 1996; Phillips und Gentry, 1994). Feldmessungen von nur Sinn, wenn sie für jede der diskreten Schichten vorgenommen werden. In einer Schicht ergibt sich der Blattflächenindex \hat{L}_i aber typischerweise zu Werten unter 0,5. In dieser Größenordnung weichen die Ergebnisse der beiden Ansätze nur um Bruchteile eines Prozentes voneinander ab. Daher ist der einfachere Ansatz, Gleichung 3.16, durchaus gerechtfertigt.

Swaine (1989) zeigen eine Abhängigkeit der Sterblichkeitsrate vom jährlichen Durchmesserzuwachs (Abbildung 3.8). Dort liegt die durchschnittliche Mortalität von Bäumen über 10 cm *dbh* bei 1,2%. Sie steigt bei einem sehr geringen Wachstum auf knapp 2% an.

Bestände, die besonders dicht stehen weisen eine deutliche höhere Mortalität von bis zu 4% und mehr auf. Dies kann mit erhöhtem Streß erklärt werden.

Zu beachten ist weiterhin, daß Sämlinge und Jungwuchs eine deutlich höhere Sterblichkeit (Whitmore, 1993; Swaine, 1989). Sie ergibt sich durch Tierverbiß, nicht ausreichenden Lichteinfall und umfallende Baumriesen.

Einen großen Einfluß auf die Wachstumsdynamik und die Sterblichkeit in Regenwäldern hat die Lückenbildung durch umfallende Bäume. Bei einer Untersuchung in Südamerika geht bis zu 90% der Gesamtmortalität auf umfallende Bäume zurück (Van der Meer und Bongers, 1996)²⁰.

Diesen vier Einzelursachen für Mortalität wird im Modell wie folgt Rechnung getragen:

- Die normale Mortalitätswahrscheinlichkeit M_{N_i} ist eine Funktion des Durchmesserzuwachses d_{Z_i} , wobei je nach Wuchsgruppe mit einem Faktor M_{W_j} gewichtet wird²¹:

$$M_i = M_{W_j} \cdot M_{N_i}(d_{Z_i}), \quad (3.20)$$

- Jungwuchs und Sämlinge mit einer Baumhöhe unter $h_i = 1,3$ m weisen eine erhöhte Sterblichkeitsrate M_{Y_j} von bis zu 16% auf.
- Bäume in dichtstehendem Bestand haben eine erhöhte Wahrscheinlichkeit M_{C_j} von 4 bis 8% zu sterben (Jungwuchs unter $h_i = 1,3$ m dort: $M_{CY_j} = 32\%$). Hierbei dient die Kronenbedeckung $F(z)$ als Indikator für dichtstehenden Bestand²².
- Die Mortalitätsrate für Bäume mit $d_i \geq 60$ cm wird linear nach unten korrigiert, so daß ein ausgewachsener Baum mit $d = 1,5$ m eine Rate von 0,5% hat²³.
- Alle abgestorbenen Bäume mit einem Durchmesser $d_i \geq 10$ cm können mit einer Wahrscheinlichkeit von $W(d_i) = 40\%$ umfallen und Bestandeslücken schlagen. Die Lückengröße entspricht der Kronenprojektionsfläche des fallenden Baumes. Dabei können nur Bäume erschlagen werden, die kleiner sind als der umfallende Baum.

Feldmessungen zeigen, daß die Stammzahl-Durchmesser-Verteilung der durch fallende Individuen erschlagenen Bäume qualitativ der Verteilung nichtbetroffener Bäume gleicht. Es kann daher nicht behauptet werden, eine Größenklasse wird durch die Lückenbildung mehr geschädigt. Aus den Untersuchungen geht hervor, daß in signifikanter Anzahl nur Individuen erschlagen werden, die kleiner als die umfallenden Bäume sind (siehe Anhang D).

Es wird unterschieden zwischen einer deterministischen Sterblichkeit bei Kohorten mit verhältnismäßig großer Stammzahl ($N_i \geq 100$) und einer stochastischen Mortalität (Vanclay, 1994). Bei ersterer entspricht die ermittelte Mortalitätsrate dem Anteil der Bäume, die pro Jahr sterben, bei letzterer ist die Mortalitätsrate als Wahrscheinlichkeit zu verstehen, mit der ein Einzelbaum

²⁰Die folgenden Angaben zur Lückenbildung in Regenwäldern stammen, sofern nicht anders gekennzeichnet, aus dieser Quelle. Sie wird in Anhang D eingehender analysiert.

²¹Der Wichtungsfaktor M_{W_j} trägt dem Umstand Rechnung, daß Pioniere eine hohe Mortalitätsrate besitzen, die zugrundeliegenden Messungen (Swaine, 1989) dies jedoch nicht ausreichend differenzieren.

²²Sobald die mittlere Kronenbedeckung der Höhengschichten z , in denen der betrachtete Baum seine Krone besitzt, 1,0 überschreitet, wird der Baum als *dichtstehend* betrachtet.

²³Große Individuen erfahren nur einen geringen Durchmesserzuwachs und sind in den Messungen von Swaine (1989) unterrepräsentiert. Ohne diese Korrektur existieren keine Bäume über 90 cm Stammdurchmesser.

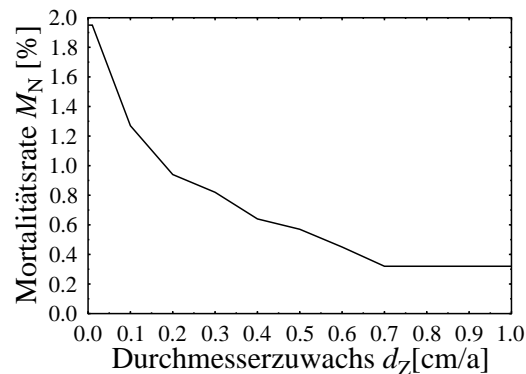


Abbildung 3.8: Durchmesserzuwachsabhängige Mortalität $M_N(d_Z)$ (nach Swaine, 1989).

abstirbt. Ein Zufallsgenerator ermittelt im stochastischen Fall für jeden Einzelbaum, ob er abstirbt, umfällt, bzw. erschlagen wird. Auch die Fallrichtung und der Plot, in dem er aufschlägt, wird zufällig ermittelt. Auf lange Sicht entsprechen die Mortalitätsraten den Zufallswahrscheinlichkeiten.

3.6.5 Teilmodell Sämlingseinwuchs

Im Modell wird davon ausgegangen, daß sich im Waldboden eine als konstant zu betrachtende Samenbank befindet. Für Pionierbaumarten ist diese Annahme sicherlich richtig. Klimaxarten bilden diese Samenbank in der Regel nicht, bei ihnen findet sich aber eine sogenannte Sämlingsbank (siehe auch Tabelle 2.2). Es ist durchaus denkbar, den Keimungsprozeß der Klimaxarten durch ein genaueres Samenbankmodell zu betrachten²⁴ und den Einwuchs an den Ist-Bestand zu koppeln. Untersuchungen von Kaspar (1996) haben dieses für Koexistenzbetrachtungen unterschiedlicher Baumarten zum Inhalt. Für die hier betrachteten Fragestellungen ist das jedoch nicht von Bedeutung.

Die Bedingungen für den Eintrag neuer Sämlinge sind:

- Eine nicht völlige geschlossene unterste Kronenschicht,
- der Lichteinfall I_F auf dem Waldboden der betrachteten Parzelle übertrifft die zur Samenkeimung notwendige minimale Intensität I_{Sj} ²⁵ (Whitmore, 1993).

$$I_F \geq I_{Sj} \quad (3.21)$$

Bei Erfüllung der Einwuchsbedingungen werden entsprechend neue Kohorten hinzugefügt. Den beiden Zustandsgrößen Biomasse B_i und Stammzahl N_i wird die Sämlingsbiomasse B_{Sj} und die Sämlingszahl N_{Sj} zugeordnet.

Der Sameneintrag erfolgt maximal einmal pro simuliertem Jahr.

²⁴Das FORMIX 1.0 - Modell arbeitet damit (Bossel und Krieger, 1991).

²⁵Der Mechanismus ist eine starke Vereinfachung der natürlichen Keimungsbedingungen. Andere Faktoren wie Sonnenflecken oder Temperatur haben auch einen Einfluß auf den Keimungsprozeß.

Kapitel 4

Simulationsergebnisse

Die Simulationsergebnisse eines individuenbasierten Waldmodells können qualitativ in drei unterschiedliche Bereiche eingeteilt werden:

1. Ergebnisse, die Aussagen über den gesamten Bestand machen, z. B. Stammzahl [1/ha], Stammvolumen [m^3/ha], Biomasse [t_{odm}], Basalfläche [m^2/ha] ^{1,2} und auch Gesamt-*LAI* [-]. Eine differenzierte Aufschlüsselung, in welchen Wuchsstadien sich Teile des Waldes befinden, gehört auch hierzu. Typischerweise werden bei Feldmessungen nur Bäume oberhalb eines Stammdurchmessers (z. B. $d \geq 10$ cm) betrachtet. Dieser Umstand ist bei einer Ergebnisdiskussion zu berücksichtigen.
2. Größen, die einen Rückschluß auf die Artengruppenzusammensetzung des Bestands erlauben. Erreicht werden kann dies durch eine Aufschlüsselung der unter 1. genannten Größen nach den daran beteiligten Artengruppen.
3. Eine Auflistung der Stammzahlen nach Artengruppen und Durchmessern gibt ein sehr genaues Bild von dem simulierten Waldgebiet wieder. Eine qualitativ ähnliche Analyse ermöglicht die Betrachtung der Kronenverteilung über der Höhe oder die Blattflächendichte (*LAD*)³. Größen dieser Kategorie geben sehr detaillierten Aufschluß über das Untersuchungsgebiet. Hier wird der Vorteil individuenbasierter Modelle deutlich, denn diese Aussagen können mit gröberer Modellen, die nur das Verhalten des gesamten Bestandes simulieren, nicht getroffen werden. Schwierig bleibt jedoch die Interpretation, da es in diesen Bereichen nur sehr wenige Feldstudien gibt, die zudem von Waldgebiet zu Waldgebiet starke Unterschiede aufweisen (Terborgh und Petren, 1991; Kira, 1978; Yoda, 1974; Kira und Yoda, 1989).

Im folgenden Kapitel werden Ergebnisse vorgestellt, die mit Hilfe des in Kapitel 3 vorgestellten Simulationsmodells erzielt wurden. Das Modell wurde hierfür numerisch mit Hilfe eines Computers gelöst⁴. Hierbei wurden drei unterschiedliche Ausgangsbedingungen untersucht:

¹Basalfläche ist die kummulierte Stammquerschnittsfläche in Brusthöhe je Hektar. Sie ist eine typische Inventurgröße in der forstliche Bestandsaufnahme.

²Durch die interne Modellstruktur sind die drei Größen Stammvolumen, Biomasse und Basalfläche eng miteinander gekoppelt. Es ist daher ausreichend, sich auf die Betrachtung einer Größe zu beschränken. Ich wähle als Ausgabe das Stammvolumen, da dies auch für die Betrachtung einer forstlichen Bewirtschaftung (Kapitel 6) am interessantesten ist.

³Die Blattflächendichte ist die Blattfläche pro Raumeinheit [m^2/m^3]. *LAD* steht für die englische Bezeichnung *leaf area density*.

⁴Weiteres zur numerischen Lösung und der Abhängigkeit von der gewählten Diskretisierungen findet sich in Kapitel 5.1.1

- Ein ausgewachsener Primärwaldbestand am Hang, der im folgenden P1 genannt wird (Kapitel 4.1),
- ein Sekundärwaldbestand mit einer Lichtung (L1) (Kapitel 4.2) und
- ein Kahlschlag (Kapitel 4.3).

Die Inventurdaten wurden im Deramakot Forest Reservat, Sabah (Borneo) in Malaysia erhoben (Schlensog, 1995). Sie sind neben einer kurzen Beschreibung der Bestände P1 und L1 in Anhang B zu finden. Simulationen mit den Daten anderer Bestände aus dem gleichen Gebiet ergeben keine weiteren Erkenntnisse. Auf ihre Darstellung wird daher verzichtet.

Die Ergebnisse ergeben sich mit einer Parametrisierung, wie sie in Anhang A dokumentiert ist. Die Simulation wird mit einer zeitliche Schrittweite von $\Delta t = 0,1$ a und einer vertikalen Diskretisierung von $\Delta z = 0,5$ m durchgeführt. Die Simulationsfläche beträgt neun Hektar.

4.1 Ausgewachsener Primärwaldbestand

Die Simulation eines ausgewachsenen Primärwaldes zeigt, daß sich mit der gewählten Modellstruktur und der Parametrisierung der Wald noch nicht in einem dynamischen Gleichgewicht befindet. Es ist zu beobachten, daß in den ersten fünfzig Jahren der Simulation das Stammvolumen der Artengruppe 1 etwas ansteigt (Abbildung 4.1B). Ebenso verhält es sich mit der Stammzahl aller Bäume über $d \geq 10$ cm jener Artengruppe. Sie steigt von ca. 300 Stämme/ha auf 800 Stämme/ha an (Abbildung 4.1D). Die Gesamtstammzahl ($d \geq 10$ cm) erreicht im Gleichgewicht einen Wert von 1200 1/ha.

Werden Ergebnisse betrachtet, die sich auf den Bestand mit $d \geq 20$ cm beschränken, ist dieses Phänomen nicht zu beobachten (Abbildung 4.2). Vielmehr ist das Stammvolumen von Beginn an stabil und sinkt nach einen kleinen Überschwinger in den ersten Jahren geringfügig ab. Erklärt werden kann dies mit der geringeren Anzahl ausgewachsener Bäume in einem Wald mit Bestandeslücken. Die Stammzahl steigt von ihrem Ausgangswert (230 Stämme/ha) auf 350 Stämme/ha an.

Feldmessungen berichten von typischen Stammzahlen (mit $d \geq 10$ cm)⁵:

- Nicholson (1979) in Sabah, Malaysia: 422 1/ha und 667 1/ha,
- Newbery et al. (1992) in Sabah, Malaysia: 470 1/ha.

Die Messungen in anderen Regenwaldgebieten liegen in der gleichen Größenordnung. So finden Van der Meer und Bongers (1996) in Amazonien 526 1/ha, Crome et al. (1992) in Australien 664 1/ha und 741 1/ha und Brokaw (1985) in Panama über 1000 Bäume pro Hektar mit $h \geq 1$ m.

Ein Vergleich des Stammvolumens mit Meßwerten ist schwierig. Zwar ist das stehende Stammvolumen für die Bewirtschaftung der wichtigste Faktor, Messungen, die eine Aussage über das stehende Volumen eines Bestandes machen, sind jedoch selten. Nur mit Hilfe eines Kahlschlages kann ein Bestand genau vermessen werden. Kato (1978) hat eben dies in Pasoh, Malaysia auf

⁵Ein Vergleich der Werte mit $d \geq 20$ cm ist schwer möglich, da der Schwellenwert in Feldstudien meist bei $d = 10$ cm liegt.

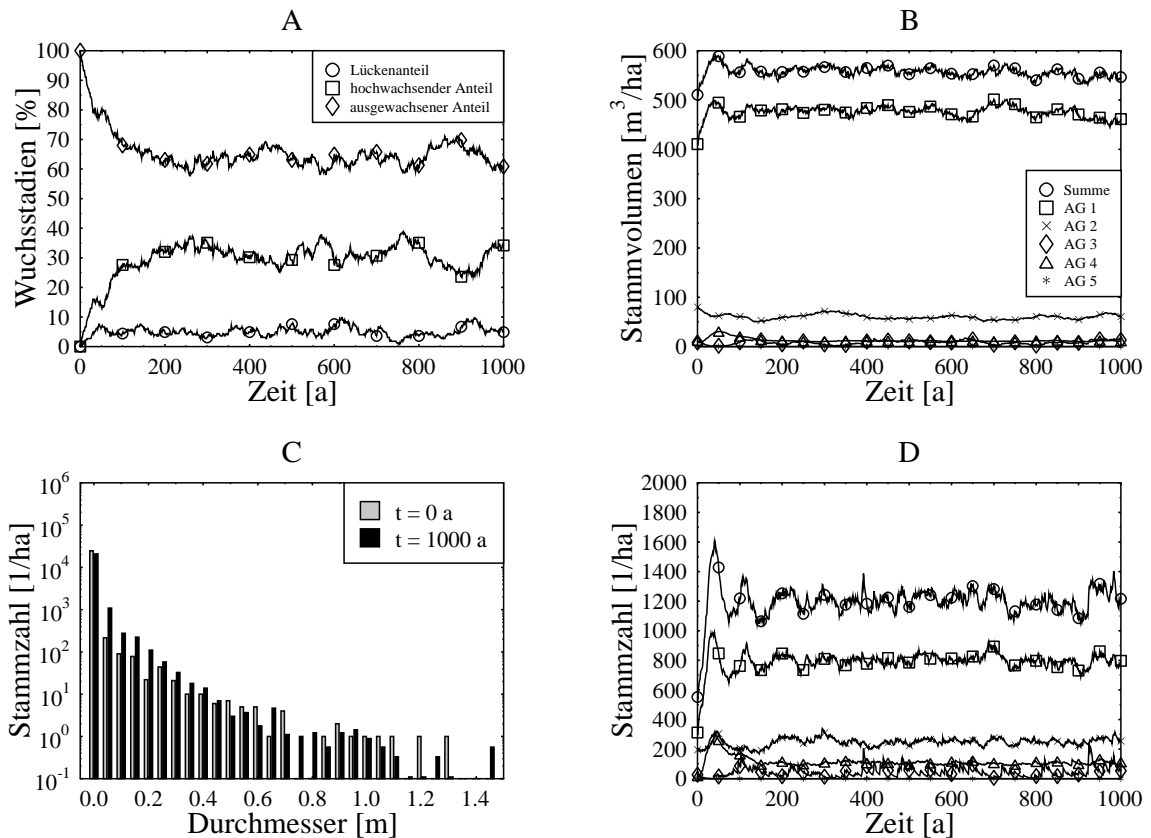


Abbildung 4.1: Simulationsergebnisse eines ausgewachsenen Primärwalds (Bestand P1): A: Anteilige Zusammensetzung der Wuchsstadien; B: Dynamischer Verlauf des Stammvolumens ($d \geq 10$ cm); C: Stammzahl-Durchmesser-Verteilung; D: Dynamischer Verlauf der Stammzahl ($d \geq 10$ cm). Die Legende aus Abbildung B hat auch in Abbildung D Gültigkeit. Nähere Erläuterungen sind im Text zu finden.

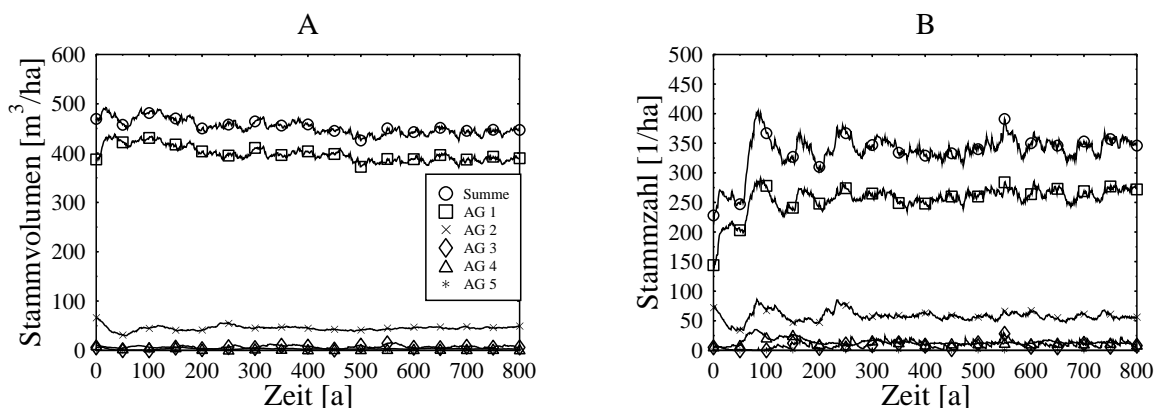


Abbildung 4.2: Simulationsergebnisse eines ausgewachsenen Primärwalds (Bestand P1) mit $d \geq 20$ cm: A: Dynamischer Verlauf des Stammvolumens; B: Dynamischer Verlauf der Stammzahl. Die Legende aus Abbildung A hat auch in Abbildung B Gültigkeit.

einer 0,1 ha großen Fläche getan. Er erhält ein Stammvolumen⁶ von 556 bzw. 777 m³/ha. Der Simulationslauf ergibt ein Stammvolumen von ca. 550 m³/ha. Es ergibt sich hier zwar eine Übereinstimmung, aber die Messungen von Kato sind auf Grund der sehr kleinen Meßfläche kritisch zu betrachten. Es ist fraglich, ob sie repräsentativ für einen Primärwaldbestand sein kann.

Der zeitliche Verlauf der aktuellen Wuchsstadien (Abbildung 4.1A) erreicht eine Art dynamisches Gleichgewicht nach 200 simulierten Jahren. Das Wuchsstadium eines Transekts wird bestimmt durch den dort vorzufindenden höchsten Baum. *Ausgewachsener Wald* beinhaltet einen Überständer mit $h \geq 36$ m und ist im Gleichgewicht mit ca. 65 % vertreten. Im *hochwachsenem Wald* existieren Bäume mit $20 \text{ m} \leq h \leq 36$ m. Etwa 30 % der Transekte sind im Gleichgewicht in diesem Wuchsstadium. In *Waldlücken* schließlich gibt es keine Bäume mit $h \geq 20$ m. Im Lückenstadium sind etwa 5 % des Wald im Gleichgewicht vorzufinden⁷. Die Fluktuationen sind jedoch im weiteren Verlauf mit ± 10 % sehr hoch. Dieses Ergebnis wird auch bei den Simulationen der anderen Bestände erzielt (siehe Kapitel 4.2 und 4.3). Es liegt daher der Schluß nahe, daß die Inventurdaten aus Schlensog (1995), die auf kleinen Flächen bis zu 0,81 ha gemessen wurden, nicht ohne weiteres auf größere Gebiete übertragen werden können. So ist zu beachten, daß die Inventur eines ausgewachsenen Primärwaldes nur eine Momentaufnahme in seinem dynamischen Bestehen ist. Lückenflächen, die bei der Aufnahme von Schlensog (1995) im Bestand P1 bewußt vermieden wurden, sind aber ein wichtiger Bestandteil des Waldes. Ähnliche Zusammensetzungen nach den Wuchsstadien findet sich auch bei Hubbel und Foster (1986), die ein 50 ha großes Waldgebiet in Panama untersuchten. Dabei finden sie einen Anteil von $34 \% \pm 23 \%$ ⁸, der nur Bäume mit $h \leq 20$ m enthält, $37 \% \pm 19 \%$ mit Bäumen zwischen 20 m und 30 m sowie $29 \% \pm 30 \%$ mit Bäumen größer als 30 m. Für einen Vergleich mit den Simulationsergebnissen ist zu beachten, daß Hubbell und Foster Subflächen von $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ betrachteten. Durch diese feinere Unterteilung wird eine höhere Auflösung erreicht, die u. U. differenziertere Ergebnisse ergibt. Weiterhin handelt es sich bei dem Untersuchungsgebiet um eine amerikanische Regenwaldformation, die mit der indomalayischen nicht unmittelbar verglichen werden kann.

Bei der Artenzusammensetzung ist festzustellen, daß bis auf das Ansteigen der Stammzahl der Artengruppe 1 der zeitliche Verlauf der anderen Artengruppe annähernd konstant ist. Es gibt Ereignisse (Entstehen großer Lücken durch umfallende Bäume), die die Stammzahl der Pioniere kurzfristig weiter ansteigen läßt. Der natürliche Verlauf der Sukzession bewirkt nach 50 Jahren einen Rückgang auf das Gleichgewichtsniveau.

Die Stammzahl-Durchmesser-Verteilung zu Beginn der Simulation und nach 1000 Jahren zeigt einen leichten Anstieg in den kleinen Durchmesserklassen zwischen 5 und 40 cm sowie qualitativ gleiches Verhalten für größere Bäume (Abbildung 4.1C). Eine eingehender Untersuchung dieses Verhaltens sowie dem Verlauf der Kronenbedeckung folgt im Kapitel 4.4.

⁶Gemessen wurden in Kato (1978) die oberirdische Trockenbiomasse B . Aus ihr läßt sich nach Kapitel 3.6.1 das Stammvolumen SV abschätzen: $SV = \frac{\tau}{\rho} \cdot B$, wobei τ dem Anteil des Stammes an der oberirdischen Biomasse und ρ der Holzdichte entspricht. Typische Werte eines Dipterocarpaceenwaldes im Tiefland sind: $\tau = 0,7$, $\rho = 0,6 \text{ g/cm}^3$.

⁷Diese Einteilung wurde nach der Lückendefinition von Van der Meer und Bongers (1996) und der Überständerklassifikation von Whitmore (1993) gewählt.

⁸Die Abweichungen entsprechen Standardabweichungen, die sich aus der Mittelung unterschiedlicher Beobachtungsflächen ergeben.

4.1.1 Blattflächenindex

Der Blattflächenindex ist eine Größe, die eine kompakte Information über das betrachtete Ökosystem enthält. Insbesondere kann bei der Analyse seiner maximalen Ausprägung und der saisonalen Schwankungen das Ökosystem gut klassifiziert werden (Kira, 1975). Hierbei fällt auf, daß trotz der außerordentlichen Höhe tropischer Wälder ihr Blattflächenindex nicht signifikant von dem borealer Wälder abweicht (Kira und Yoda, 1989). Seine Messung ist mitunter schwierig. Da eine Messung des LAI oft auf eine Lichtmessung unter geschlossenem Kronendach zurückgeführt wird, hat die Annahme über die Art der Lichtabsorption nach Gleichung 3.9 entscheidenden Einfluß auf das Ergebnis (Schlensog, 1995). Typische Werte für Malaysia sind $LAI = 7,3$ (Kato et al., 1978) und $LAI = 4,7 - 6,8$ (Schlensog, 1995). Es finden sich in der Literatur auch Werte von $LAI = 11,4$ für einen tropischen Regenwald in Südthailand (Kira, 1975). Dies zeigt, daß seine Bestimmung schwierig und oft mit Unsicherheiten behaftet ist.

In Abbildung 4.3 ist der Verlauf des aufsummierten Blattflächenindex zu Beginn der Simulation und nach 1000 simulierten Jahren zu sehen. Wie weiter oben schon angedeutet, ist die Wuchsdynamik der Bäume mit $d \leq 10$ cm sehr kritisch zu betrachten. Daher ist in der erwähnten Abbildung eine Unterteilung des Kronenraumes in Bäume mit einem Durchmesser größer bzw. kleiner 10 cm vorgenommen. Es ist zu erkennen, daß die Bäume oberhalb des Grenzdurchmessers einen Blattflächenindex von $LAI = 5$ erreichen. Ein ebenso großer LAI ergibt sich aus den Bäumen unterhalb des Grenzdurchmessers. Das Ergebnis des Modells liegt in der richtigen Größenordnung. Wenn die Unsicherheit bei den kleinen Bäumen in Betracht gezogen und von einem $LAI = 2$ kleiner Pflanzen ausgegangen wird (Rollet, 1978), erhält man einen $LAI = 7$, der gut mit den Literaturwerten korreliert. Es ist auch zu erkennen, daß sich der Verlauf des Blattflächenindex über der Höhe im Laufe der Zeit nur geringfügig ändert. Im Bereich zwischen 10 m und 30 m ist eine leichte Abnahme, im Bereich unter 10 m eine leichte Zunahme zu verzeichnen.

Der annähernd lineare Verlauf im oberen Bereich läßt auf eine homogene Verteilung der Blattfläche im Kronenraum oberhalb von 10 m vermuten. Kira (1978) findet derartige Ergebnisse. Das Modell liefert dieses Resultat, obwohl die Annahmen über die Kronenverteilung von einer homogen Blattverteilung im Einzelbaum, nicht im Bestand ausgehen (siehe Kapitel 3.6.3).

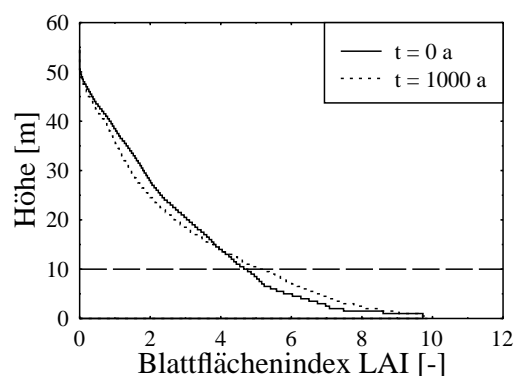


Abbildung 4.3: Bestand P1: Verlauf des aufsummierten Blattflächenindex in Abhängigkeit von der Höhe zu unterschiedlichen Zeitpunkten. Die gestrichelte Linie in einer Höhe von $h = 10$ m entspricht der durchschnittlichen Höhe eines Baumes mit $d = 10$ cm. Erläuterung im Text.

Es muß beachtet werden, daß sich die Struktur des Bestandes deutlich von der eines einzelnen Transektes bzw. einer kleinen Beobachtungsfläche unterscheidet. Dort gibt es keine homogene Blattflächenverteilung. Vielmehr kann nach drei qualitativ unterschiedlichen Regionen unterschieden werden. Zuoberst stehen Überständler. Sie sind jedoch nicht in jedem Transsekt zu finden. Unter ihrer Krone existiert das Blätterdach zwischen 35 m und 5 m, in dem eine homogene Blattverteilung zu finden ist. Bodennah findet sich eine Strauchschicht mit deutlich höherer Blattflächendichte (Kira und Yoda, 1989).

4.1.2 Durchmesserzuwachs

Die Analyse des Durchmesserzuwachses d_z in Abhängigkeit vom aktuellen Durchmesser d ist eine weitere Möglichkeit, die Qualität der Wuchsdynamik des Modells zu untersuchen. Durchmesserzuwachs ist eine der wenigen Größen, die regelmäßig in vielen beobachteten Waldgebieten gemessen werden. Daher ist ein Vergleich von Simulationsergebnissen mit Realdaten gut möglich.

In Abbildung 4.4 ist der Durchmesserzuwachs nach Artengruppen getrennt aufgetragen. Es handelt sich jeweils um den aktuellen Zuwachs eines Baums im Modell, wobei für einen Standardlauf auf einem Hektar 800 Jahre simuliert wurden und der Zuwachs in jedem zehnten Jahr aller im Bestand stehenden Bäume erfaßt ist. Es wird bei dieser Betrachtung nicht nach Konkurrenzsituation unterschieden. Dies könnte erreicht werden, indem die Bäume zusätzlich nach ihrem

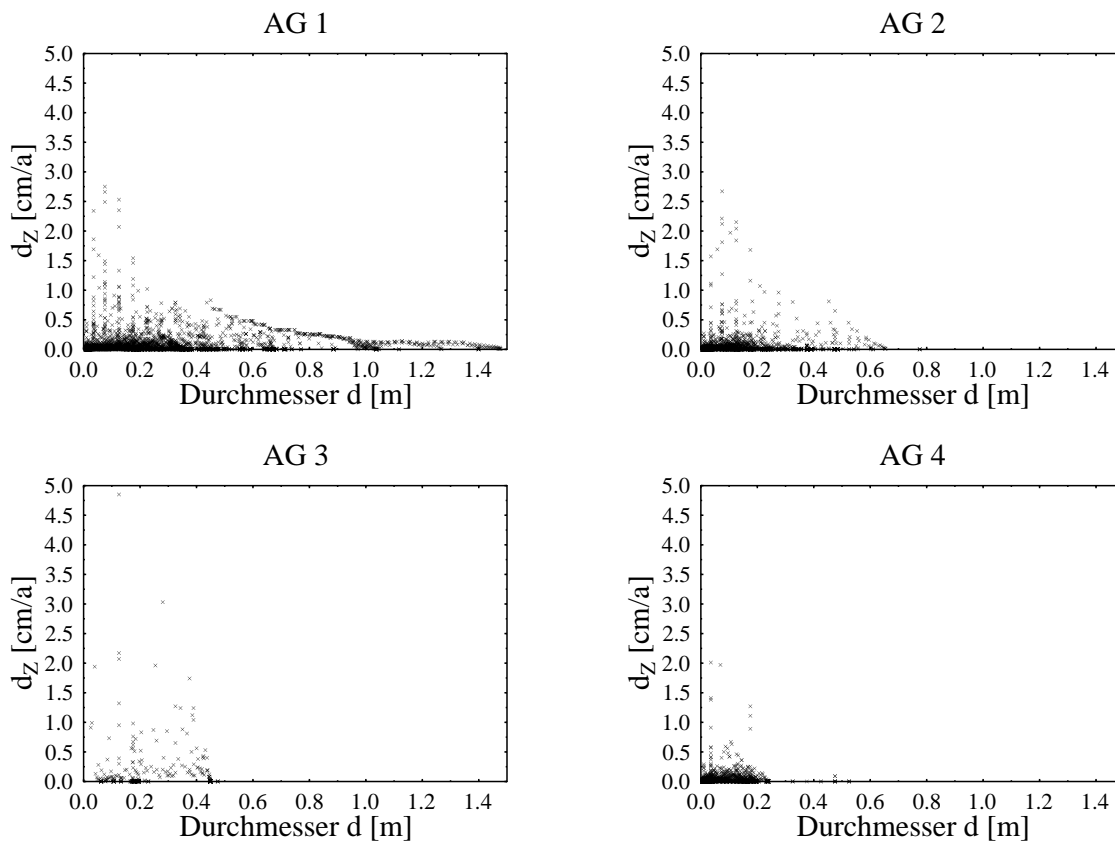


Abbildung 4.4: Bestand P1: Durchmesserzuwachs d_z in Abhängigkeit vom Durchmesser d . AG bezeichnet die unterschiedlichen Artengruppen.

*Overtopping Basal Area*⁹ gruppiert werden. Vergleichende Werte für den Durchmesserzuwachs eines malaysischen Regenwaldes finden sich in Ong und Kleine (1995). Zusammenfassend finden sich dort durchschnittliche Zuwächse für Klimaxarten von bis zu 1 cm/a mit einem Maximum zwischen 20 und 40 cm Durchmesser und einem asymptotischen Abklingen des Zuwachses bei größerem Durchmesser. Das Modell liefert qualitativ gleiche Ergebnisse. Es ist deutlich eine Anhäufung des Zuwachses im unteren Bereich bis zu 0,5 cm/a zu erkennen. Die Werte von bis zu 2,8 cm/a bei den Klimaxarten und bis zu 5 cm/a bei den Pionieren ist durch unbeschattet stehende Bäume zu erklären.

Das Verhalten des Durchmesserzuwachses der Bäume läßt darauf schließen, daß der Regenwald im Modell mit einer adequaten Geschwindigkeit hochwächst.

4.2 Sekundärwaldbestand mit Lichtung

Bei der Simulation eines Sekundärwaldes (Bestand L1) mit einer Lichtung ist der Verlauf der Sukzession deutlich zu erkennen (Abbildung 4.5). Das Stammvolumen der Pioniere (Artengruppe 3) steigt in den ersten fünfundzwanzig Jahren deutlich an. In diesem Zeitraum wachsen sie in der bestehenden Lichtung hoch. Anschließend dauert es bis ins Jahr 80 bis die Artengruppe 2 die Pionierarten im Stammvolumen einholt. Dieser Verlauf ist auch bei den Stammzahlen zu erkennen (Abbildung 4.5D). Nach einem Anstieg auf 2500 Stämme pro Hektar sinkt die Anzahl der Artengruppe 3 im fünfzigsten Simulationsjahr auf nahezu Null und erreicht anschließend das Gleichgewichtsniveau von etwa 100 Stämme/ha. Dafür steigt in der zweiten Phase der Sukzession die Stammzahl der Klimaxarten auf ihren Gleichgewichtswert von 800 Stämme/ha. Das Überschwingen nach einhundert Jahren auf 1200 Stämme (Gruppe 1) ist ein Wuchsverhalten von Wäldern, das in der Natur beobachtet werden kann (Botkin, 1993).

Die Verteilung der verschiedenen Wuchsstadien spiegelt in größerer Skala die Sukzession wieder (Abbildung 4.5A). Der anfängliche Lückenanteil von 25 % sinkt nach 50 Jahren auf nahezu Null ab. Nach einem Ansteigen der hochwachsenden Gebiete und einem gleichzeitigen Rückgang der Lücken erfolgt nach 250 Jahren ein Anstieg des ausgewachsenen Anteils.

Im Vergleich der Stammzahlverteilung über den Durchmesserklassen (Abbildung 4.5C) sieht man ein Zuwachsen der Lichtungen an einem Anstieg der Baumzahlen in den Klassen bis 40 cm sowie in den Klassen oberhalb 80 cm, in denen zuvor fast keine Bäume vorhanden waren.

Bemerkenswert ist das Einstellen eines Gleichgewichtes, daß dem des Primärwaldes gleicht. Eine eingehendere Betrachtung dieses Gleichgewichtszustandes findet sich in Kapitel 4.4.

⁹*Overtopping Basal Area*, Abk. *OBA*, summiert die Basalfläche aller Bäume auf, die größer sind als das betrachtete Individuum. Der *OBA* ist ein Maß für die Lichtkonkurrenz, der der Baum unterliegt. Ein hoher *OBA* bedeutet eine hohe Beschattung, bei der auch ein geringerer Durchmesserzuwachs erwartet wird.

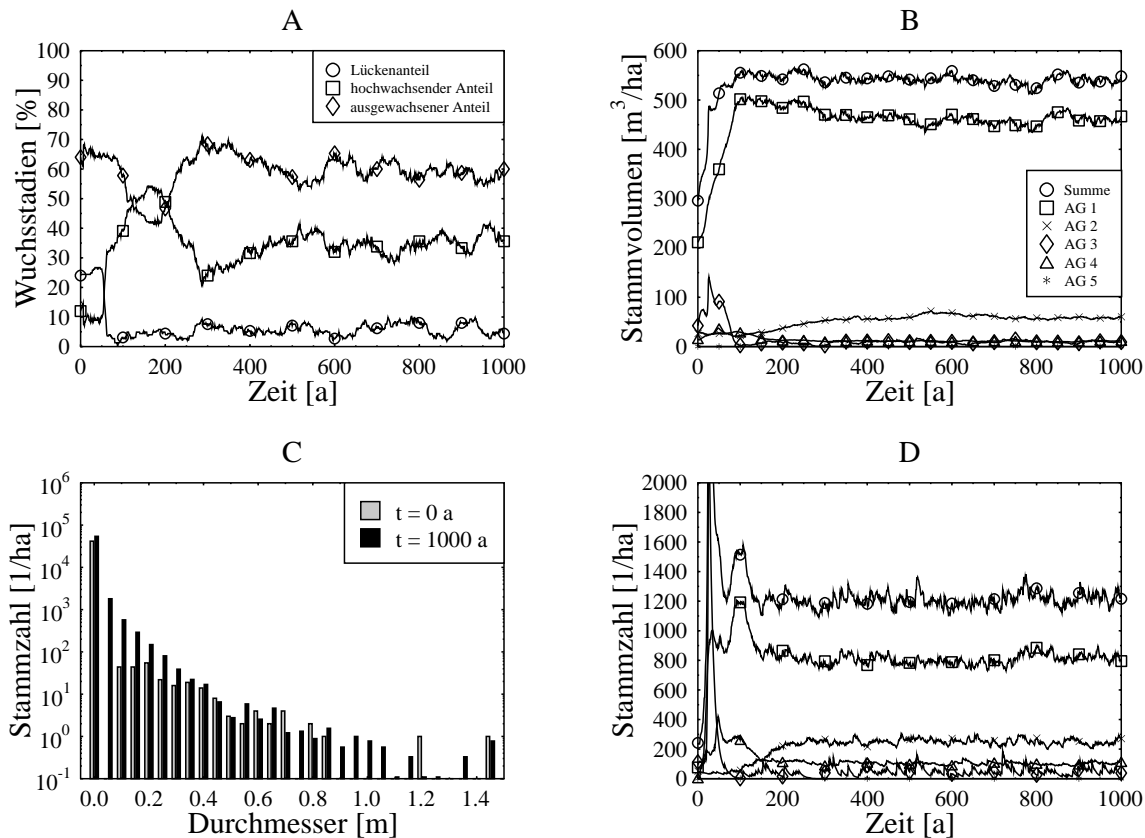


Abbildung 4.5: Simulationsergebnisse eines Sekundärwalds mit Lichtung (Bestand L1): A: Anteilige Zusammensetzung der Wuchsstadien; B: Dynamischer Verlauf des Stammvolumens ($d \geq 10$ cm); C: Stammzahl-Durchmesser-Verteilung; D: Dynamischer Verlauf der Stammzahl ($d \geq 10$ cm). Die Legende aus Abbildung B hat auch in Abbildung D Gültigkeit.

4.3 Kahlschlag

Bei der Simulation eines Kahlschlages wird das Hochwachsen eines Regenwaldes auf einer freien Fläche simuliert, auf der in jedem Transekt nur ein Baum jeder Artengruppe steht. Die Annahmen zum Sämlingseinwuchs gehen davon aus, daß selbiger sich nicht von dem eines ausgewachsenen Regenwaldes unterscheidet. Hierbei wird von idealisierten Bedingungen ausgegangen, die den Waldboden ungeschädigt lassen. Es ist vorstellbar, daß die getroffenen Annahmen auf einen durch Wanderfeldbau abgeholzten Wald auf einer ebenen Fläche zutreffen. Es wird in keiner Weise berücksichtigt, daß die Auswirkungen eines realen Kahlschlages weitere Konsequenzen mit sich bringen. Normalerweise verändert sich das Wasserspeicherpotential des Gebietes, das Mikroklima und die Samenverfügbarkeit. Erosion und Zusammenbacken der geschädigten Humusschicht können Gebiete großflächig unfruchtbar für jegliche Vegetation machen (Whitmore, 1993). Mit dieser Untersuchung kann die Frage beantwortet werden, ob der Wald in der richtigen Geschwindigkeit hochwächst und ob die Sukzession auch unter diesen radikalen Bedingungen richtig beschrieben wird.

Die Simulationsergebnisse zeigen, daß das Modell auch mit den extremen Anfangsbedingungen in ein ähnliches Gleichgewicht läuft wie die Simulationen der Bestände P1 und L1 (Abbildung 4.6). Der Sukzessionsverlauf, der schon bei der Simulation des Sekundärwaldes ersichtlich war,

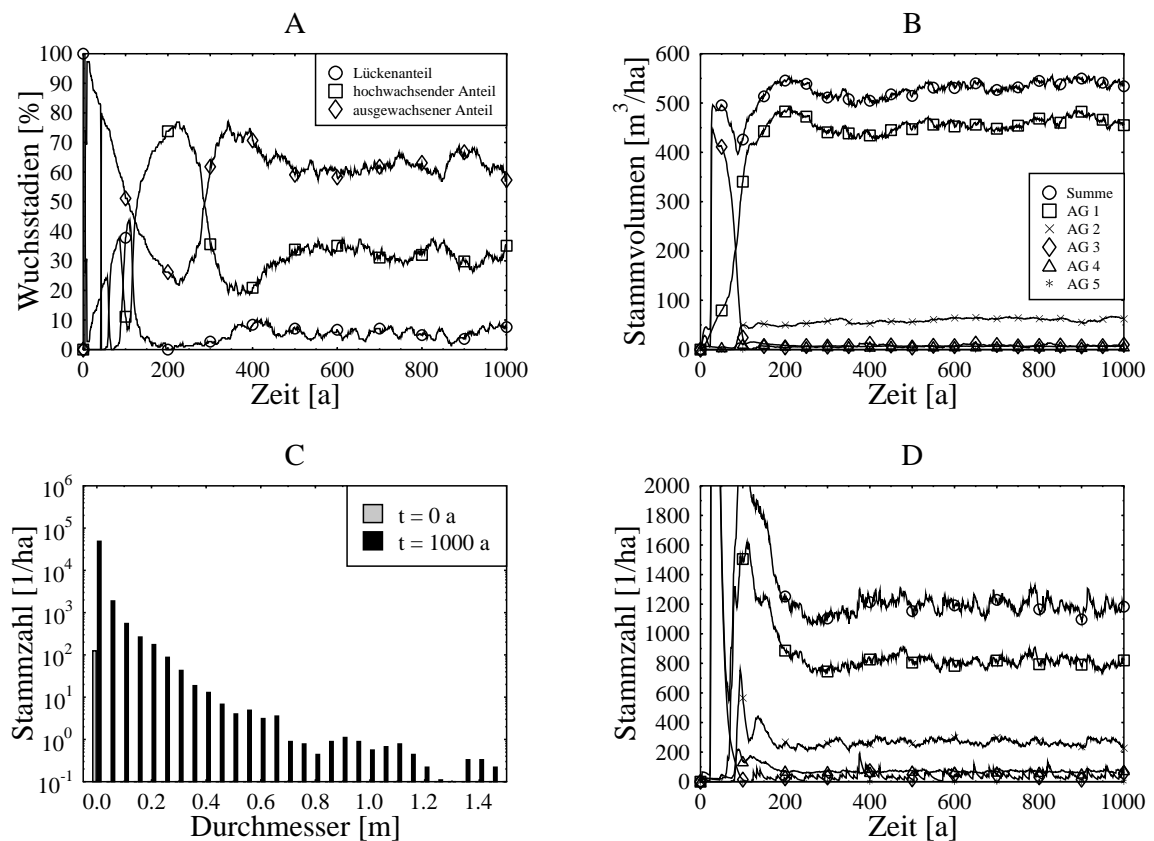


Abbildung 4.6: Simulationsergebnisse eines Kahlschlags: A: Anteilige Zusammensetzung der Wuchsstadien; B: Dynamischer Verlauf des Stammvolumens ($d \geq 10$ cm); C: Stammzahl-Durchmesser-Verteilung; D: Dynamischer Verlauf der Stammzahl ($d \geq 10$ cm). Die Legende aus Abbildung B hat auch in Abbildung D Gültigkeit.

ist hier viel deutlicher erkennbar. Nach einem schnellen Hochwachsen der Pioniere in den ersten 30 Jahren auf eine extrem hohe Stammzahl von 13000 Bäume je Hektar¹⁰, erfolgt in einem zweiten Sukzessionszyklus das Hochwachsen der Klimaxartengruppen 1, 2 und 4. Sie haben ein Maxima nach 100 Jahren. Der hier beschriebene Verlauf ist im dynamischen Verhalten des Stammvolumens und der Stammzahl ersichtlich. Besonders markant ist das Verhalten in der Zusammensetzung der Wuchsstadien zu erkennen, bei denen in den ersten dreihundert Jahren ein Schwingverhalten zwischen den unterschiedlichen Anteilen zu verzeichnen ist. Der sprunghafte Anstieg von 0% auf 100% ist durch die gleichartige Anfangsbesetzung aller Transekte und dem zeitgleichen Hochwachsen der Pioniere zu erklären.

4.4 Analyse des Gleichgewichtes

Der Umstand, daß das Modell bei der Simulation unterschiedlicher Bestände in den gleichen Gleichgewichtszustand läuft, ist eine Bestätigung dafür, daß die gewählte Modellierung Ergebnisse liefert, die unabhängig vom Ausgangszustand sind. Der erreichte Gleichgewichtszustand

¹⁰In Abbildung 4.6D ist der Verlauf des Maximas nicht zu erkennen. Der y-Achsenbereich wurde so gewählt, um Vergleiche mit den Simulationen der anderen Bestände zu erleichtern.

ist offensichtlich ein Produkt der Modellannahmen. Seine Analyse kann weitere Aufschlüsse über das Modell liefern. Sind die erzielten Ergebnisse plausibel? An welchen Stellen sind sie mit Skepsis zu betrachten? Kann noch weiteres über das modellierte System gelernt werden?

Es ist daher sinnvoll, eine qualitativ feinstrukturierte Analyse des Gleichgewichtes vorzunehmen. Die nach Arten aufgeschlüsselte Stammzahl-Durchmesser-Verteilung (Kapitel 4.4.1) und die Kronenbedeckung (Kapitel 4.4.2) werden untersucht.

4.4.1 Stammzahl-Durchmesser-Verteilung

Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen werden in der Literatur unterschiedlich beschrieben. De Liocourt findet nach Vanclay (1994) einen exponentiellen Abfall der Stammzahlen N zu höheren Durchmesserklassen d ($N = A \cdot e^{-B \cdot d}$). Newbery et al. (1992) beschreibt einen acht Hektar großen Bestand in Sabah, Malaysia, indem er Stammzahlen N und Stammumfang gbh aus Feldmessungen doppelt logarithmisch aufträgt ($\ln N = A - B \cdot \ln(gbh)$).

Rollet (1978) unterscheidet zwischen qualitativ unterschiedlichen Artengruppen. Die in Abbildung 4.7 dargestellten Verläufe sind mit seinen Erkenntnissen gut zu verstehen, wie im folgenden dargelegt werden soll. Die Artengruppe 3 (Pionierarten) zeigt den typischen Verlauf von lichtliebenden Bäumen. Für die Bäume oberhalb $d = 10$ cm gibt kein exponentielles Abklingen zu größeren Durchmessern, sondern eine annähernd konstante Verteilung. Bei den Artengruppen

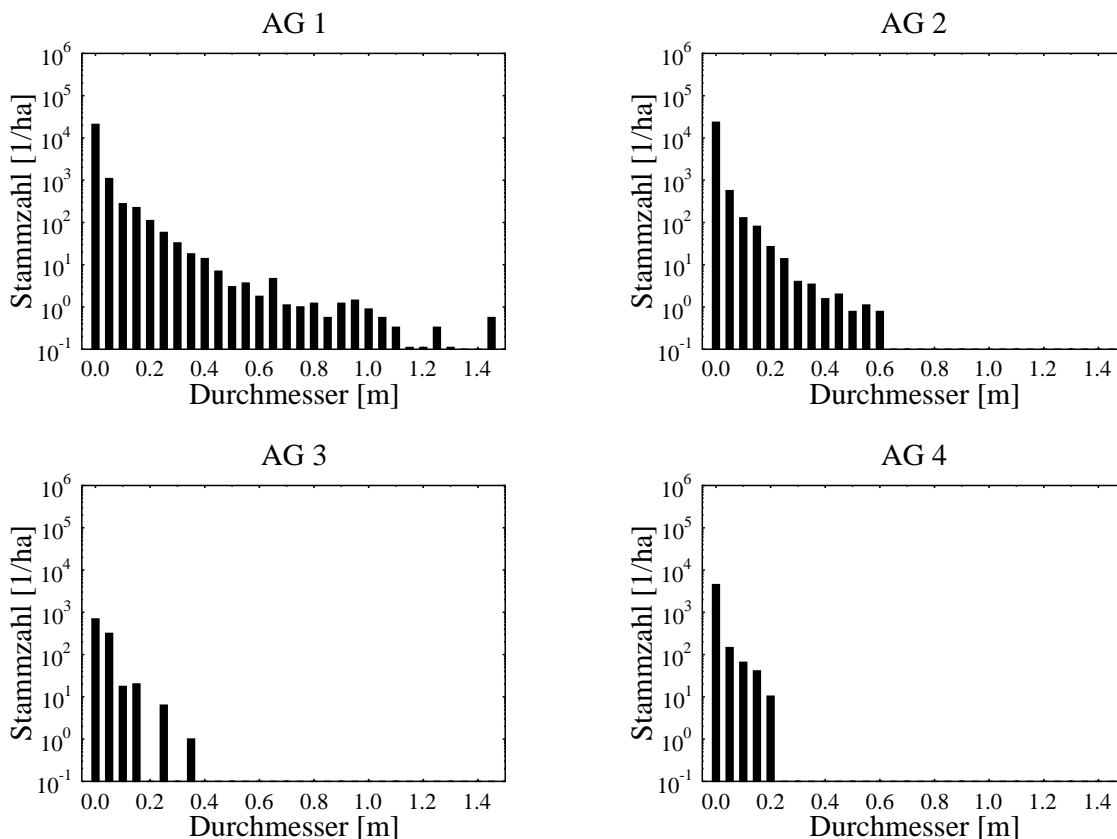


Abbildung 4.7: Stammzahl-Durchmesser-Verteilung des Gleichgewichtes. Simuliert wurde der Primärwaldbestand (P1). Hier dargestellt ist die Verteilung für 9 ha nach 1000 Jahren. AG bezeichnet die unterschiedlichen Artengruppen.

2 und 4 kann eine exponentiell abfallende Verteilung festgestellt werden, bei der die kleinen Durchmesserklassen eine größere Stammzahl enthalten als erwartet. Das Verhalten der Artengruppe 1 ist insofern von einem exponentiellen Abklingen divergierend, als da in den größeren Durchmesserklassen ein erneuter Anstieg der Stammzahlen zu verzeichnen ist. Rollet findet auch diesen Verlauf in der Natur. Er erklärt es mit dem Wuchsverhalten einzelner Arten und der Geschichte des Waldes. Es sei darauf hingewiesen, daß in den Durchmesserklassen oberhalb von 70 cm oft nur einige wenige oder gar ein Baum in der gesamten Simulationsfläche existieren und wenige statistische Aussagen zulassen. Der Zustand mag einige Jahrzehnte später in diesen Klassen ein anderer sein. Ein ähnlicher Verlauf ist in der Verteilung zu Beginn der Simulation nur bedingt zu beobachten. Für die Simulationsläufe wurden neun identische Hektar mit auf einen Hektar normierten Inventurdaten initialisiert. Eine Stammzahlverteilung von unter einem Baum je Durchmesserklasse und Hektar war somit anfangs nicht möglich.

Um neben der qualitativen Aussage der Verteilungen eine über die Quantität zu bekommen, müßten Vergleiche mit Inventurdaten eines großen Regenwaldgebietes mit einer Untersuchungsfläche über 10 ha gemacht werden.

4.4.2 Schichtstruktur

Für eine Analyse der vertikalen Kronenverteilung ist es sinnvoll, die Verteilung nach den Wachstadien der Transekte zu unterscheiden. So können Aussagen über die durchschnittliche Kronenbedeckung in ausgewachsenen Primärwaldgebiete bzw. hochwachsenden Sekundärwald gemacht werden.

Für den Primärwald¹¹ (Abbildung 4.8A) ergibt die Betrachtung der Kronenbedeckung in den unterschiedlichen Höhenschichten trotz des Anstiegs in den Stammzahlen eine Übereinstimmung für den Verlauf zu Beginn und nach 1000 Jahren der Simulation. Nur in den Höhenlagen um $h = 10$ m sowie bei den Überständern über 40 m ergibt sich ein Anstieg auf ca. 70 % bzw. 85 % geschlossener Kronenschicht. Die in der Literatur kontrovers diskutierte Frage, ob ein Regenwald einen 3-5 schichtigen Aufbau hat (Richards, 1952; Terborgh und Petren, 1991), kann hieran eingehender beleuchtet werden. Im Primärwald sind deutlich Maxima in der Kronenbedeckung bei 40 m und 10 m sowie zwei Nebenmaxima bei 21 m und 2 m zu erkennen.

Der Sekundärwald (Abbildung 4.8B) zeigt Bedeckungsmaxima in einer Höhe von 30 m, 21 m und 10 m, die jedoch nicht sehr ausgeprägt sind. Zu Simulationsbeginn befindet sich keines der Transekte im Wachstadium des hochwachsenden Waldes, der einem Sekundärwald gleichgesetzt werden kann.

Ein Vergleich mit Messungen von Terborgh und Petren (1991) ergibt in einigen Punkten Übereinstimmungen. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß die Feldmessungen in einem südamerikanischen Regenwald vorgenommen wurden und somit ein direkter Vergleich schwierig ist. Da der dortige Wald eine Maximalhöhe von 50 m hat, ist ein Vergleich durchaus legitim. Terborgh findet im Primärwald Bedeckungsmaxima bei 30 m, 6 m, 3 m und 0,5 m. Im Sekundärwald entdeckt er ein Maxima bei 25 m und eines bei 0,5 m.

Unter der Annahme, daß mit einem Maxima in der Kronenbedeckung eine Schichtbildung im Kronendach des Regenwaldes verknüpft ist, liefern die Simulationsergebnisse Hinweise auf einen 2 - 4 schichtigen Aufbau in malaysischen Dipterocarpaceen - Regenwäldern.

Rollet (1978) vertritt die These, daß die vertikale Kronenverteilung eine Abbildung der

¹¹Der ausgewachsene Wald kann hier im Kontext als Primärwald verstanden werden, der hochwachsende Wald als Sekundärwald.

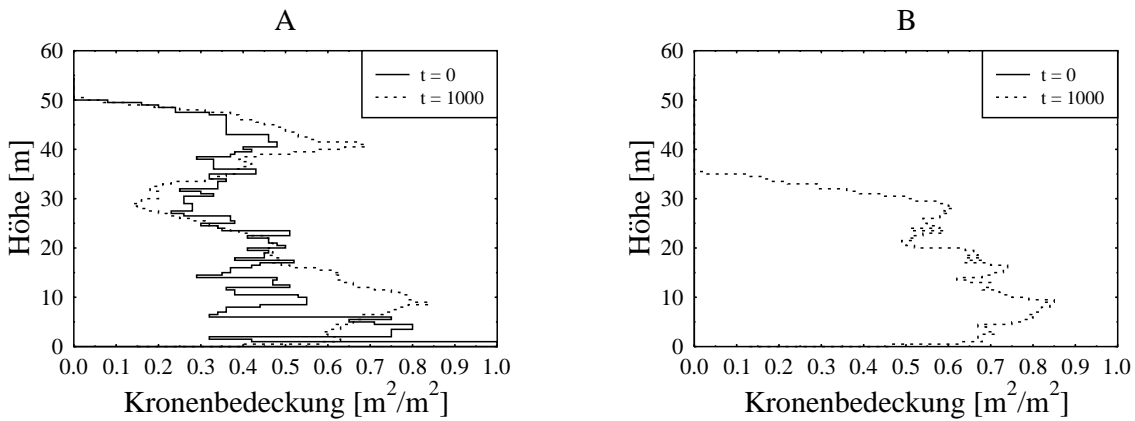


Abbildung 4.8: Kronenbedeckung im Gleichgewicht in unterschiedlichen Höhenlagen. Simuliert wurde der Primärwaldbestand (P1). Hier dargestellt ist die Verteilung für 9 ha nach 1000 Jahren. A: ausgewachsener Wald; B: hochwachsender Wald.

Stammzahl-Durchmesser-Verteilung ist, für die gewisse Verteilungsmuster entdeckt werden können. Das Baumgeometriemodell erklärt für die vorliegende Arbeit die Zusammenhänge zwischen Durchmesser- und Kronenverteilung. Es ist jedoch offen, welcher der beiden Selbstorganisationsmechanismen im Ökosystem Regenwald das Wuchsverhalten steuert.

Kapitel 5

Parametervariation

In diesem Kapitel werden Ergebnisse vorgestellt, die sich bei vom Standardlauf unterschiedlicher Parameterwahl ergeben. Es kann grob nach zwei Parameterarten unterschieden werden:

- Steuerparameter, die den Ablauf der Simulation beeinflussen, z. B. zeitliche und räumliche Diskretisierungen, und für deren Bestimmung die Qualität der erzielten Ergebnisse des Standardlaufs ausschlaggebend ist¹. Sie beeinflussen die Laufzeit der Simulation erheblich. Die unterschiedlichen Ergebnissen, die durch ihre Veränderungen auftreten, werden nachfolgend in Kapitel 5.1 zusammengefaßt.
- Biologische Parameter, deren Werte im Feld meßbar sind und direkt im Modell verarbeitet werden. Sie sind in Tabelle A.1 zusammengestellt. Das Modellverhalten auf ihre Variationen wird in Kapitel 5.2 beschrieben.

5.1 Variation der Steuerparameter

Im folgenden wird das Modellverhalten im Hinblick auf die Veränderung von vier Steuergrößen überprüft. Im einzelnen sind dies:

- Die zeitliche Diskretisierung Δt , deren Größe die Genauigkeit der numerischen Lösung der Differentialgleichungen bestimmt,
- die vertikale Diskretisierung Δz , die ein Maß für die Auflösung des Kronenraumes ist und maßgeblich die Lichtkonkurrenz mitbeeinflußt,
- die Größe der Simulationsfläche und
- die Klassifizierung der Inventurdaten in unterschiedliche Durchmesserklassen Δd .

Unterschiedliche Maschinenlaufzeiten für Simulationen mit den variablen Größen sind in Tabelle 5.1 dargestellt. Es wurde jeweils nur ein Parameter im Vergleich zum Standardlauf variiert.

¹Für die Bestimmung diskreter Schrittweiten bei der numerischen Lösung komplexer Differentialgleichungssysteme gibt es mathematische Vorschriften (Press et al. 1989), die sicherstellen, daß stabile Lösungen gefunden werden können.

	Δt [a]	Δz [m]	Fläche [ha]	Δd [cm]	Laufzeit [min.sec]
Standardlauf	0,1	0,5	9	5	290.18
Zeitvariation	0,5				56.22
	1,0				6.43
Vertikale Variation		1,0			249.15
		5,0			194.57
Flächenvariation			1		5.48
			4		44.32
			16		900.06
Durchmesser				10	260.49

Tabelle 5.1: Vergleich der Programmlaufzeiten für eine Simulationszeit von 400 Jahren auf einer SPARC Workstation 10 mit 50 MHz Taktfrequenz. Variiert wurden der Zeitschritt Δt , die vertikale Diskretisierung Δz , die Simulationsfläche und die Durchmesserdiskretisierung Δd .

5.1.1 Zeitliche Diskretisierung

Die zeitliche Diskretisierung übt entscheidenden Einfluß auf die Ergebnisse aus. Sie ist notwendig, um das Differentialgleichungssystem numerisch zu lösen. Die Gleichung 3.1 wird durch eine Euler-Cauchy Integration mit diskreter Schrittweite Δt numerisch gelöst. Das Verfahren zeichnet sich durch eine kurze Laufzeit aus. Der Rechenfehler, der durch die numerische Betrachtung entsteht, liegt in der Größenordnung $(\Delta t)^2$. Ein alternatives Verfahren wäre die Integration nach Runge und Kutta (in beliebiger Ordnung). Hierbei werden zwischen den Zeitschritten weitere Stützpunkte berechnet. Der numerische Fehler liegt in die Größenordnung von $(\Delta t)^{\text{Ordnung}+1}$. Die Laufzeit erhöht sich entsprechend der gewählten Ordnung.

In Abbildung 5.1 werden Ergebnisse dargestellt, bei denen die Schrittweite verändert wurde. Wichtig ist hierbei, daß durch die Variation der Schrittweite nicht nur die Genauigkeit der Lösungen der Differentialgleichungen beeinflußt wird. Vielmehr hat Δt einen erheblichen Einfluß auf die stochastisch gesteuerte Mortalität und die damit verbundene Lückenbildungsdynamik. Bei einem kleinen Zeitschritt ergeben sich gehäuft kleine Lücken, die leicht von Pionierarten besiedelt werden können. Wenn ein gröberer Zeitschritt gewählt wird, können Bäume, die in einem Zeitschritt umfallen, in gleiche Gebiete fallen und somit eine Gesamtlückenfläche pro Zeiteinheit erzeugen, die kleiner ist, als die sich mit kleiner Schrittweite ergebende. Ein Modell, daß unter gegebener Parametrisierung bei einer Schrittweite stabil wäre, müßte bei einer drastischen Änderung selbiger nicht in den gleichen Gleichgewichtszustand laufen. Das hier beschriebene Problem kann beseitigt werden, indem die Mortalität von der zeitlichen Diskretisierung entkoppelt wird. Im Modell bedeutet dies, daß Mortalität (und damit auch die Lückenbildung) und Sämlingseinwuchs unabhängig von der gewählten Schrittweite Δt jährlich einmal kalkuliert

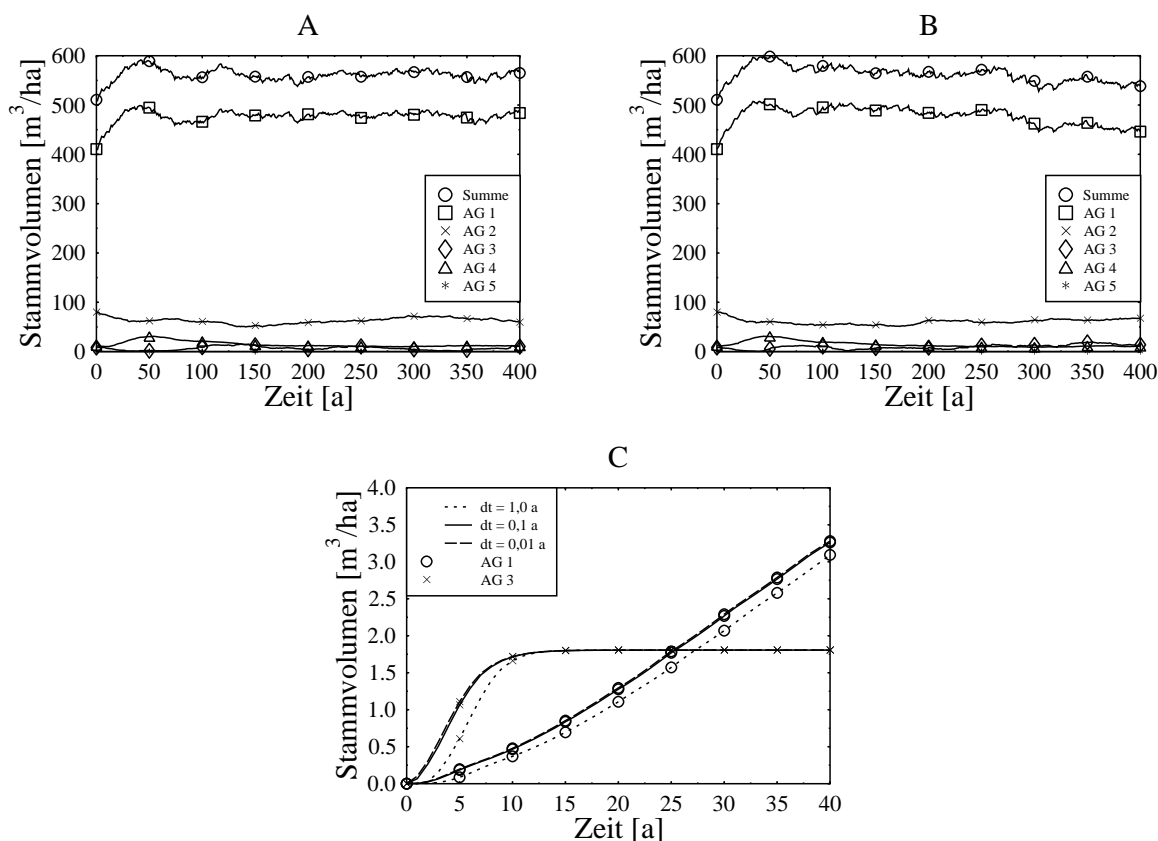


Abbildung 5.1: Ergebnisse mit unterschiedlicher zeitlicher Diskretisierung Δt . Dargestellt wird der Verlauf des Stammvolumens ($d \geq 10$ cm). A: $\Delta t = 0,1$ a (Standardlauf); B: $\Delta t = 1,0$ a; C: Wuchsverlauf eines Einzelbaumes der Artengruppe 1 und 3 ohne Beschattung, Δt variabel.

werden

Eine genauere Betrachtung der numerischen Integration erfolgt in Abbildung 5.1C. Dort wird das Wachstum eines Einzelbaumes betrachtet, der ohne Beschattung hochwächst. Abweichungen in der Integration gibt es offensichtlich besonders bei kleinen Bäumen. Während bei der Artengruppe 3 bei einer Diskretisierung von $\Delta t = 1,0$ a ein nennenswerter Anstieg des Stammvolumens erst nach zwei Jahren zu verzeichnen ist, ist der Baum bei $\Delta t = 0,01$ a zu dieser Zeit bereits auf $0,4 \text{ m}^3$ angewachsen. Im Bereich, in dem die Bäume ausgewachsen sind, gleichen sich die Werte völlig an. Unterschiede für den Bereich $\Delta t = 0,01$ a bis $0,1$ a sind vernachlässigbar gering, während sie bei $\Delta t = 1,0$ a zu geringfügigen Änderungen im Gesamtverhalten des Bestandes ergeben. Insbesondere das Wuchsverhalten der Pionierarten wird beeinflusst. Die gewonnenen Erkenntnisse führen dazu, daß der Standardlauf mit einer Diskretisierung von $\Delta t = 0,1$ a durchgeführt wird.

5.1.2 Räumliche Diskretisierung

Unter räumlicher Diskretisierung ist hier die vertikale Unterteilung des Kronenraums zu verstehen, wie sie für die Berechnung der Blattflächenverteilung benötigt wird. Je feiner die Diskretisierung ist, umso genauer wird die durch das Geometriemodell (Kapitel 3.6.1) bestimmte Baumkrone abgebildet. Es soll nicht untersucht werden, was für Auswirkungen eine andersartige

Einteilung der horizontalen Transekte ergibt. Es wird davon ausgegangen, daß die in Kapitel 3.4.2 motivierte Betrachtung hinreichend gut ist.

Abbildung 5.2 zeigt das unterschiedliche Verhalten, wenn die vertikale Diskretisierung verändert wird. Ein Anstieg des Stammvolumen zu Beginn der Simulation findet bei einer Diskretisierung von $\Delta z = 5$ m nicht statt. Vielmehr sinkt während der gesamten Simulationszeit ab und beläuft sich nach 400 Jahren auf nur noch $400 \text{ m}^3/\text{ha}$. Die Wuchsstadien ergeben bei einer größeren Diskretisierung einen Anstieg des Lückenanteils auf 10%. Es kann nun vermutet werden, daß eine gröbere Diskretisierung, bei der das Stammvolumen konstant bleibt, bessere Ergebnisse liefert. Das stimmt so keinesfalls. Es findet hier eine Kompensation zweier Fehler statt: Die schon in Kapitel 4 erwähnte ungenaue Kenntnis der Baumgeometrie kleiner Bäume wird von den mit der groben Diskretisierung verbundenen Fehler in der Verteilung der Blattfläche überlagert². Das Lichtkonkurrenzmodell ermöglicht es, daß alle Kronenschichten von Blattmasse gefüllt werden. Hierdurch stehen die Bäume im Bestand sehr eng. Die erreichten Stammzahlen (Kapitel 4) zeigen diese dichte Struktur. Durch eine gröbere Diskretisierung treten Rundungsfehler auf, die die Kronengröße prinzipiell überschätzen. Es können daher weniger Bäume im Bestand stehen. Diese dünnere Besetzung kann biologisch motiviert werden, wenn bedacht wird, daß in der Natur Baumkronen nicht dicht an dicht stehen. Es müßte dahingehend nur geklärt werden,

²Im Modell wird einem Intervall dz diskret Blattfläche zugeordnet. Es gibt keine Unterteilung in eine kontinuierliche, teilweise Zuordnung.

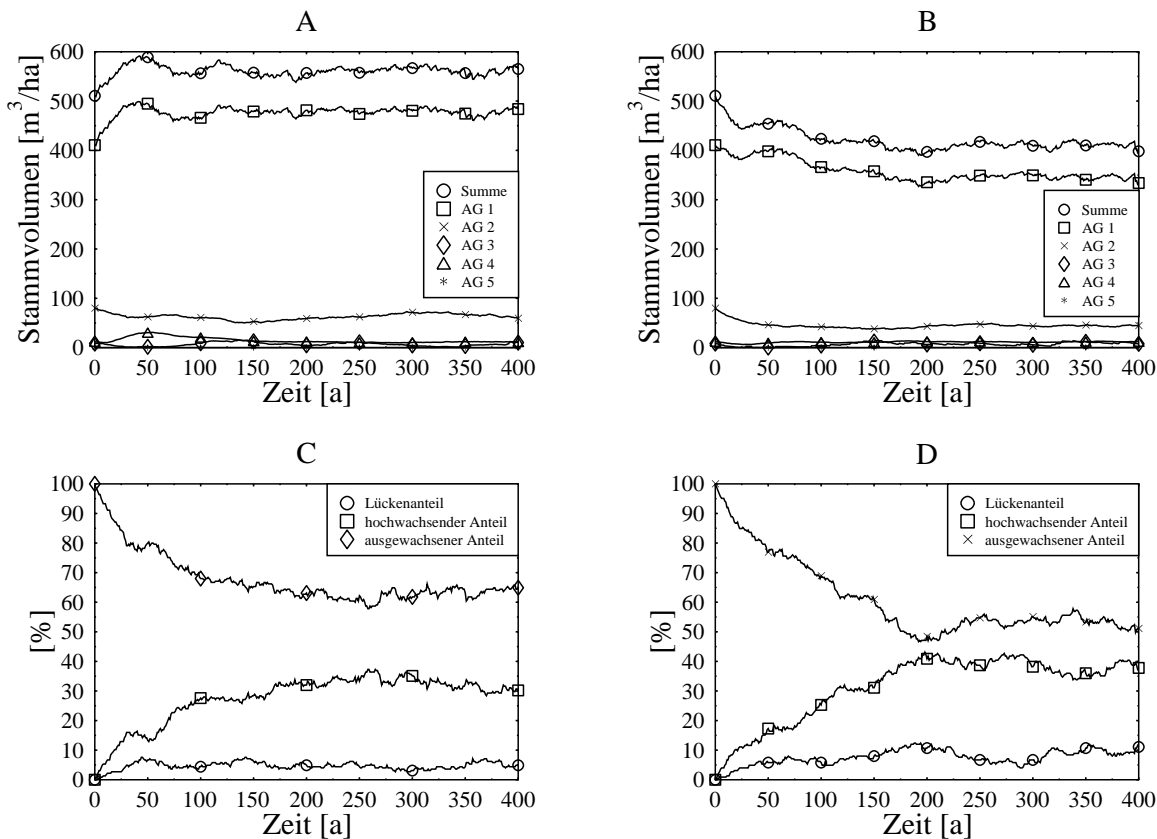


Abbildung 5.2: Ergebnisse mit unterschiedlicher vertikaler Diskretisierung Δz . Dargestellt wird der Verlauf des Stammvolumens (oben) mit $d \geq 10$ cm) und der Wuchsstadien (unten). A und C: $\Delta z = 0,5$ m (Standardlauf); B und D: $\Delta z = 5$ m.

welche Lücken in der Realität zwischen benachbarten Kronen vorzufinden sind.

Simulationen mit $\Delta z = 1$ m liefern aber immer noch annehmbare Ergebnisse, so daß auch mit dieser Diskretisierung gearbeitet werden kann. Eine gröbere Einteilung des Kronenraums liefert Ergebnisse, die deutlich von der feineren und genaueren Darstellung abweichen und kann nicht empfohlen werden.

5.1.3 Variation der Simulationsfläche

Die Größe der Simulationsfläche hat Auswirkungen auf die Stärke, mit der stochastische Prozesse die Ergebnisse beeinflussen. Bei kleiner Simulationsfläche führt der Tod eines großen Baumes zu deutlichen Auswirkungen in den Ergebnissen. Ebenso ist der Anteil der Transekte, die am Rand der simulierten Fläche größer, wenn die betrachtete Fläche klein ist. Die Probleme dieser Art wurden in Kapitel 3.4.2 bereits angesprochen.

In Abbildung 5.3 ist der dynamische Verlauf des Stammvolumens für unterschiedliche Simulationsflächen gegenübergestellt. Deutlich sichtbar sind in Abbildung A die markanteren Veränderungen im Stammvolumen, die durch den Tod großer Bäume verursacht werden. Das Umfallen eines Überständers im Jahr 40 verursacht beispielsweise einen Stammvolumenverlust von etwa 50 m^3 . Die Entwicklung der Pionierarten ist maßgeblich von derartigen Ereignissen abhängig.

Bei einer Simulation über eine größere Fläche (Abbildung B) werden stochastischen Ereignisse in den Ergebnissen fortgemittelt. Der Gleichgewichtszustand ist sehr stabil.

Eine weitere Vergrößerung auf 16 oder 25 Hektar setzt den hier dargestellten Trend fort. Die Genauigkeit ist aber mit einem erheblichen Anstieg der Laufzeit verbunden. So führt ein Anstieg der Simulationsfläche von 9 auf 16 Hektar zu einer Verdreifachung der Rechenzeit³.

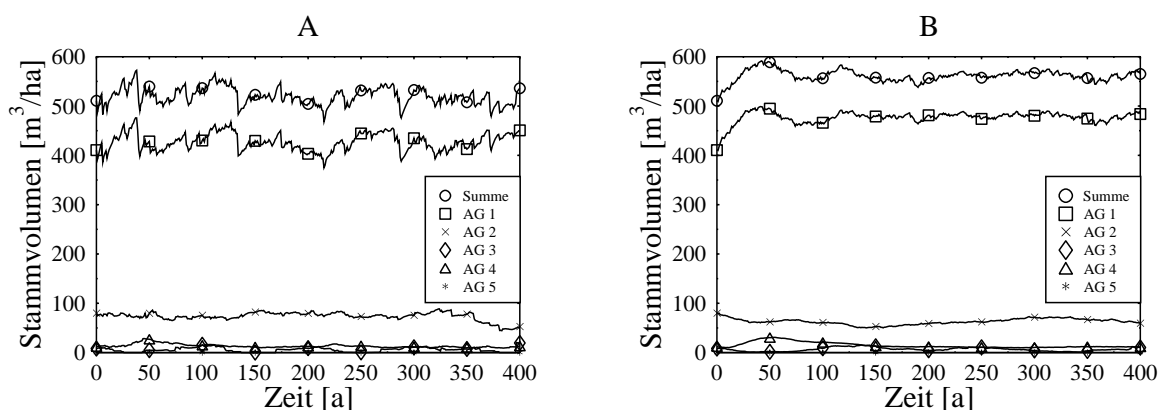


Abbildung 5.3: Ergebnisse mit unterschiedlicher Simulationsfläche. Dargestellt wird der Verlauf des Stammvolumens ($d \geq 10$ cm). A: Fläche: 1 ha; B: Fläche: 9 ha (Standardlauf).

5.1.4 Variation der Initialisierungsbreite der Durchmesserklassen

Zu Beginn der Simulation ist es notwendig, die gemessenen Inventurdaten auf eine Kohortenstruktur zu verteilen. Als Verteilungskriterium wird der Durchmesser gewählt. Hierbei werden

³Dieser überproportionale Anstieg ist durch die erhöhte Anzahl der Transekte zu erklären, aus denen bei jedem umfallenden Baum das Zielgebiet bestimmt werden muß.

die Inventurdaten in Durchmesserklassen der entsprechenden Breite unterteilt und auf die einzelnen Transekte verteilt. Verteilung auf eine Kohortenstruktur bedeutet, daß in jedem Transekt für jeder Durchmesserklasse eine Kohorte mit der entsprechenden Stammzahl gebildet wird. Bei einer Zuordnung in Kohorten, die jeweils einen 5 cm breiten Stammdurchmesserbereich überdecken, werden Bäume mit $d \geq 20$ cm in der Regel als Einzelbäume simuliert, d. h. in der sie repräsentierenden Kohorte stehen sie allein. Es ist daher nicht sinnvoll, eine feinere Unterteilung zu untersuchen, da hierdurch nur ein geringer Gewinn an Modellgenauigkeit erzielt werden kann. Ergebnisse, die mit einer größeren Diskretisierung in 10 cm - Intervalle erzielt wurden, sind in Abbildung 5.4 zu sehen. Das nach 400 Jahren erzielte Stammvolumen entspricht mit $550 \text{ m}^3/\text{ha}$ dem des Standardlaufes.

Erstaunlicherweise decken sich die Ergebnisse in allen Punkten sehr gut mit der Diskretisierung in 5 cm - Intervalle.

Aus dem Vergleich kann geschlossen werden, daß trotz der größeren Mittelungsfehler, die die anfänglich größere Kohortenzusammenfassung ergibt, mit einer 10 cm Diskretisierung gearbeitet werden kann. Das Erreichen eines von den Anfangsbedingungen unabhängigen Gleichgewichts ist der Hauptgrund hierfür.

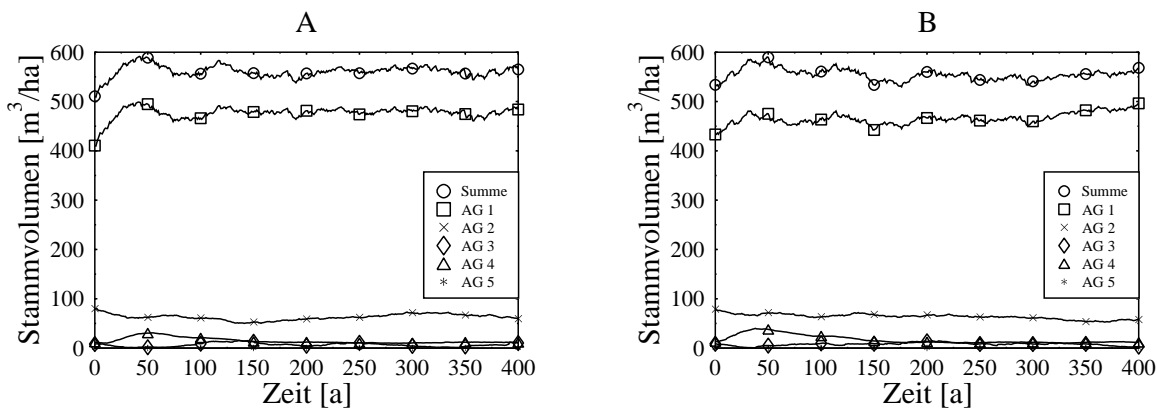


Abbildung 5.4: Ergebnisse mit unterschiedlicher anfänglicher Durchmesserdiskretisierung. Dargestellt wird der Verlauf des Stammvolumen ($d \geq 10$ cm). A: Diskretisierung in 5 cm - Intervalle (Standardlauf); B: Diskretisierung in 10 cm - Intervalle.

5.2 Variation der biologischen Parameter

Mit Hilfe einer Sensitivitätsanalyse soll untersucht werden, wie sich Veränderungen eines biologischen Parameters auf das Verhalten unterschiedlicher Ergebnisgrößen auswirken. Die Parametervariation beschränkt sich auf die Artengruppen 1 bis 4⁴.

Ergebnisgrößen können wie in Kapitel 4 dargelegt in drei unterschiedliche Kategorien eingeteilt werden:

- Größen, die grob das Bestandesverhalten beschreiben. Hierzu zählt der Blattflächenindex, die Verteilung der Wuchsstadien, Gesamtstammvolumen und Gesamtstammzahl.
- Größen, aus denen die Artenzusammensetzung hervorgeht. Im folgenden wird dies in der Verteilung der Stammvolumina verdeutlicht.
- Größen, die nach Durchmesserklassen gruppiert sind. Hier wird die Verteilung der Stammzahlen betrachtet.

Die Ergebnisgrößen werden somit in qualitativ unterschiedliche Bereiche eingeteilt. Je feiner im Ergebnis Details beleuchtet werden, um so sensibler werden die Größen auf Parameterveränderungen reagieren.

In Tabelle 5.2 sind neben den Standardwerten die Variationsbereiche der Parameter dokumentiert. Es macht keinen Sinn, jeden Parameter in gleichen Bereichen zu verändern (z. B. von $1/2$ bis $2 \times$ den Standardwert), da gewisse Bereiche mit Hilfe des Expertenwissens ausgeschlossen werden können. Die Biologie zeigt ebenfalls Grenzen auf, hinter denen Parameterwerte keinen Sinn ergeben.

Für die Sensitivitätsanalyse wurden die Steuerparameter wie folgt eingestellt: $\Delta t = 1,0$ a; $\Delta z = 0,5$ m; $\Delta d = 5$ cm und eine Simulationsfläche von 4 Hektar ausgehend von einem Primärwaldbestand (P1). Simuliert wurden 400 Jahre.

Jeder Parameter wurde ca. sieben Variationen unterzogen. Die größten Abweichungen der Ergebnisgrößen nach oben (E_+) und unten (E_-) wurden gemittelt, auf den Standardwert (ST) bezogen und in drei Bereiche eingeteilt ($V = |E_+ + E_-|/(2 \cdot ST)$). Die aufgeführten Symbole werden in Tabelle 5.2 verwendet:

1. leer: $V \leq 0,2$, d. h. die Ergebnisse weichen nicht mehr als 20 % vom Standardlauf ab.
2. ○: $V \in (0,2, 0,5]$, d. h. die Ergebnisse weichen zwischen 20 % und 50 % vom Standardlauf ab.
3. ●: $V > 0,5$, d. h. die Ergebnisse weichen mehr als 50 % vom Standardlauf ab.

Folgende Schlüsse können aus der Sensitivitätsanalyse gezogen werden:

Der Blattflächenindex ist eine sehr stabile Größe. Selbst bei starken Parameterschwankungen weicht er wenig von seinem Standardwert ab. Auch das Gesamtstammvolumen und die Stammzahl mit $d \geq 10$ cm sind nur geringen Schwankungen unterworfen. Bei der Zusammensetzung nach den Wuchsstadien ist der Lückenanteil häufigen Schwankungen unterworfen. Der Anteil hochwachsenden bzw. ausgewachsenen Waldes wird stark von Veränderung im Parametersatz der Artengruppe 1 betroffen. Die Artengruppe 2 übt noch einen geringen Einfluß hierauf aus.

⁴Auf eine Variation der Parameter der Artengruppe 5 wurde verzichtet, da ihr Einfluß auf das Gesamtverhalten des Modells vernachlässigbar gering ist.

In der Artenzusammensetzung ist zu erkennen, daß eine Hierarchie vorherrscht. Veränderungen im Parametersatz einer Artengruppe betreffen in der Regel diese selbst und Gruppen mit einer geringeren potentiellen Endhöhe. Eine Ausnahme bildet die Pionierartengruppe. Sie wird auch von Veränderungen im Parametersatz der weniger hoch wachsenden vierten Gruppe betroffen. Die Pioniere haben wenig Einfluß auf das Stammvolumen der Gruppen 1 und 2.

Bei der Aufschlüsselung nach Stammdurchmesser ergeben sich erwartungsgemäß hohe Schwankungen. Dies ist besonders der Fall bei den Durchmesserklassen zwischen 50 und 90 cm, da die dort vorhandene Baumzahl klein ist und geringe Schwankungen der Stammzahl hohe prozentuale Veränderungen mit sich bringen. Die Stammzahl der Bäume mit einem Durchmesser größer 90 cm sind stabiler. Verstanden werden kann das mit festgestellte Hierarchie in der Artenzusammensetzung. Denn nur Bäume der Artengruppe 1 können diese Größe erreichen.

Neben den drei globalen Parametern I_0 , k und W besteht der Parametersatz aus Größen, die vier unterschiedlichen Teilmodellen angehören:

- Zur *Baumgeometrie* gehören die Parameter s_j , ρ_j , τ_j und h_{Mj} ,
- zum *Sämlingseinwuchs*: B_{Sj} , N_{Sj} und I_{Sj} ,
- zur *Biomassenproduktion*: P_{Mj} , α_j , \widetilde{LAI}_j und R_{Pj} sowie
- zur *Mortalität*: M_{Wj} , M_{Yj} , M_{Cj} und M_{CYj} .

Die globalen Parameter I_0 , k und W beeinflussen nahezu alle Ergebnisgrößen stark. Insbesondere Veränderungen der produktionssteuernden Parameter I_0 und k wirken sich in den Ergebnissen deutlich aus. Die Parametrisierung der Lichtintensität I_0 und des Absorptionskoeffizienten k ist daher besonders wichtig für die Qualität der Ergebnisse.

Parameter der Teilmodelle *Sämlingseinwuchs* und *Mortalität* haben deutlich weniger Auswirkungen auf die Ergebnisgrößen als die Parameter, die die *Baumgeometrie* und die *Biomassenproduktion* bestimmen. Besonders bei den Artengruppen 1 und 2 ist dieser Unterschied deutlich zu erkennen. Die Beeinflussung der Artenzusammensetzung und der Wuchsstadien wird hiervon besonders betroffen.

Tabelle 5.2: Gegenüberliegende Seite. Sensitivitätsanalyse der Modellparameter. Die Symbole haben folgende Bedeutung: leer: Abweichungen $\leq 20\%$; \circ : Abweichungen $> 20\%$ und $\leq 50\%$; \bullet : Abweichungen $> 50\%$. Es sind: ST: Standardwert; L: LAI ; G: Lückenanteil; B: Anteil hochwachsender Wald; M: Anteil ausgewachsener Wald; S: Summe Stammvolumen $d \geq 10$ cm, folgende 1-4: Stammvolumen $d \geq 10$ cm der Artengruppen 1-4; N: Stammzahl $d \geq 10$ cm, folgende 0-9: Stammzahl in 10 cm-Klassen, beginnend mit 0: $d = 0 - 10$ cm bis 9: $d \geq 90$ cm. Einheiten und Beschreibung der Parameter finden sich im Symbolverzeichnis.

Kapitel 6

Holznutzung

Eine Anwendung, die hinter der Entwicklung von Waldwachstumsmodellen steht, ist die Analyse einer potentiellen Bewirtschaftung des betrachteten Waldes. Wenn das Modell die bei einem Eingriff in das Ökosystem entscheidenden Prozesse berücksichtigt, sollte es auch adequate Antworten auf Fragen der Waldnutzung liefern.

Es ist für tropische Regenwälder besonders schwierig, die Auswirkungen von Bewirtschaftung richtig zu erfassen. Unkontrollierter Holzschlag heimischer Waldbewohner (Whitmore, 1993) können getätigte Berechnungen ebenso zunichte machen wie ein erosierender Waldboden, auf dem nichts mehr gedeiht. Wanderfeldbau ist eine weitere Quelle der Waldschädigung, deren Auswirkungen aber prinzipiell mit erfaßt werden können. Schätzungen der Welternährungsorganisation (FAO) der UNO gehen davon aus, daß bis zu 49 % der Entwaldung in den tropischen Wäldern Asiens auf Wanderfeldbau zurückzuführen sind (Riswan und Hartanti, 1995).

In diesem Kapitel wird versucht, mit aus der Literatur geschätzten Schäden, die Wachstumsdynamik eines bewirtschafteten Regenwaldes sowie das erwirtschaftete Erntevolumen zu ermitteln. Es wird untersucht, welchen Einfluß unterschiedliche Nutzungsstrategien, angenommene Schadensprozente, sowie eine Erntelimitierung je Hektar haben.

Im Folgenden wird sowohl das im Bestand verbliebene Stammvolumen wie auch das geerntete bzw. geschädigte Volumen betrachtet. Es muß darauf hingewiesen werden, daß das Stammvolumen nicht dem nutzbaren Holzvolumen gleicht, sondern der Menge Stammvolumen, die dem Wald entnommen wird. Zur Berechnung der nutzbaren Holzvolumens ist das geerntete Stammvolumen mit einem Faktor von 0,4 zu multiplizieren (Huth et al., 1996).

6.1 Erläuterung der Nutzungsstrategien

Studien, die den Einfluß von Waldnutzung in den Tropen auf das Ökosystem untersuchen, kommen unabhängig voneinander zu qualitativ ähnlichen Ergebnissen. Hierbei wird meist unterschieden zwischen getöteten und beschädigten Bäumen, wobei über die Überlebenschance der letzteren keine Angaben zu finden sind. Quellen, die Schäden durch die Bewirtschaftung in Durchmesserklassen angeben (Nicholson, 1979; Johns, 1985; Hendrison, 1990) kommen zu Ergebnissen, die keine Trendaussagen zulassen. Es wurden dort nur Schäden der kommerziell nutzbaren Baumarten aufgeführt. Unter der Annahme, daß die Schäden bei den nichtkommerziellen Arten ähnlich sind, sind die prozentualen Verluste unabhängig von den Durchmesserklassen, oder

besitzen ein Maxima bei Bäumen mittleren Durchmessers¹. Abhängig von der Nutzungsart und -intensität ergeben sich durchschnittliche Schäden von 16 % bis 31 % (Johns, 1985; Hendrison, 1990) oder gar 30 % bis 62 % (Nicholson, 1979). Zählt man die leicht geschädigten Bäume zu den Schäden hinzu, so ergeben sich im letzten Fall Schäden von 53 % bis 85 %. Dies stimmt auch mit Angaben überein, die Whitmore (1993) zusammenfassend darstellt.

Howard und Valerio (1992) berichten von einer erhöhten Schädigung kleiner Bäume. Gleiches findet auch Crome et al. (1992), der zudem feststellt, daß kommerziell nutzbare Bäume ($d \geq 60$ cm) nahezu keinen Schaden erlitten haben. Strittig ist auch, inwieweit die Schädigung des Waldes von der Intensität der Nutzung abhängt. Jonkers (1987) findet keine Abhängigkeit von der Intensität, während Huth et al. (1994) von einer nahezu linearen Abhängigkeit der Schäden von der Nutzungsintensität ausgehen. Nicht zu vernachlässigen sind Schäden, die schwere Maschinen am Waldboden anrichten oder die durch das Anlegen von Wegen entstehen. Dieser Anteil liegt zwischen 5 % (Crome et al., 1992) und 18 % (Cannon et al., 1994)². Zudem entsteht durch die angelegten Waldwege ein weiteres Gefahrenpotential für das Fortbestehen des Regenwaldes. Über sie kommen oft Siedler in den nun schon geschädigten Wald und zerstören ihn durch private Holznutzung und Rodung weiter (Cannon et al., 1994). Schäden werden auch in Abhängigkeit der Nutzungsstrategie untersucht (Nicholson, 1979; Jonkers, 1987). Die Schäden liegen trotz unterschiedlicher Waldgebiete, Strategien und Größen der genutzten Flächen zwischen 20 % (Jonkers, 1987) und 62 % (Nicholson, 1979)³.

Im Modell werden für eine Bewirtschaftung folgende Annahmen getroffen:

- Es werden nur Bäume oberhalb eines Grenzdurchmessers von $d = 60$ cm gefällt.
- Pro Hektar dürfen maximal 30 Bäume je Bewirtschaftungszyklus entfernt werden.
- In festen Zyklen (zwischen 20 und 100 Jahren) wird der Wald inventarisiert. Er wird nur bewirtschaftet, wenn pro Hektar mindestens fünf kommerziell nutzbare Bäume vorhanden sind. Es wird weiterhin jeder Hektar einzeln auf diese fünf Stämme hin überprüft und ggf. nicht bewirtschaftet.
- Bäume, die gefällt werden, verursachen die gleichen Schäden wie ein umfallender Baum (Kapitel 3.6.4). Diese Schäden sind proportional zu ihrer Kronenprojektionsfläche f . Es wird davon ausgegangen, daß Bäume, die im gleichen Zyklus geerntet werden sollen, durch den Fallprozeß nicht geschädigt werden.
- In den Hektarflächen, die bewirtschaftet wurden, erleiden alle Durchmesserklassen eine zusätzliche Schädigung von 30 %, die u. a. der Schädigung durch Rückewege entspricht.

Es kann weiter unterschieden werden zwischen zwei unterschiedlichen Nutzungsstrategien. Bei der *konventionellen Nutzung* fallen die gefällten Bäume zufällig in ein Nachbartransekt und schädigen ihn. Bei der *schonenden Nutzung* wird versucht, den zu erntenden Baum in ein Gebiet fallen zu lassen, in das bereits eine Lücke geschlagen wurde. Dies ist eine Vorgehensweise, die Hendrison (1990) beschreibt.

¹In der vorliegenden Arbeit beziehen sich die prozentualen Angaben von Nutzungsschäden auf den Bestand nach der Holzentnahme. Auf gleiche Weise werden die Literaturangaben analysiert.

²Die Auswirkungen der Bodenschädigung werden in der Modellierung nicht ausreichend berücksichtigt, denn oftmals ist geschädigter Boden für das weitere Waldwachstum nutzlos (Terborgh, 1993).

³Unter einer Betrachtung, die auch geringfügige Baumschäden miteinbezieht, werden höhere Werte bis zu 85 % erreicht.

6.2 Auswirkungen der Nutzung

Es soll nun untersucht werden, welchen Einfluß die Bewirtschaftungsstrategie und die Länge eines Nutzungszyklus sowohl auf das Erntevolumen wie auch auf die Entwicklung des Ökosystems hat.

Damit die Ergebnisse unabhängig vom Einschwingverhalten der Simulation sind, wird die erste Holznutzung nach 200 Simulationsjahren durchgeführt. Zu diesem Zeitpunkt befindet sich der Primärwald in seinem Gleichgewicht und es findet keine Verschiebung mehr in der Artenzusammensetzung bzw. der Verteilung der Wuchsstadien statt (siehe Kapitel 4). Für die Auswirkungen des Holzschlages sind die ersten zweihundert Jahre Simulationszeit nicht von Interesse und werden daher nicht näher betrachtet.

Die Simulationen werden erneut mit dem Standardparametersatz sowie den schon zuvor gewählten Einstellungen der Steuerparameter ($\Delta t = 0,1$ a, $dz = 0,5$ m) durchgeführt. Die Simulation wird über 4 ha Regenwald durchgeführt.

Im Anhang C sind die unterschiedlichen Ergebnisse ausführlich dargestellt. Es finden sich dort in Abhängigkeit von der Nutzungszykluslänge und der Nutzungsstrategie der zeitliche Verlauf des Stammvolumens im Bestand und die Zahl der geernteten Bäume. Die aufsummierten Ernteträge sowie die bei der Ernte angerichteten Schäden sind dort ebenfalls verzeichnet.

In Abbildung 6.1 werden die zwei Extremfälle gegenübergestellt. Die Abbildungen der linken

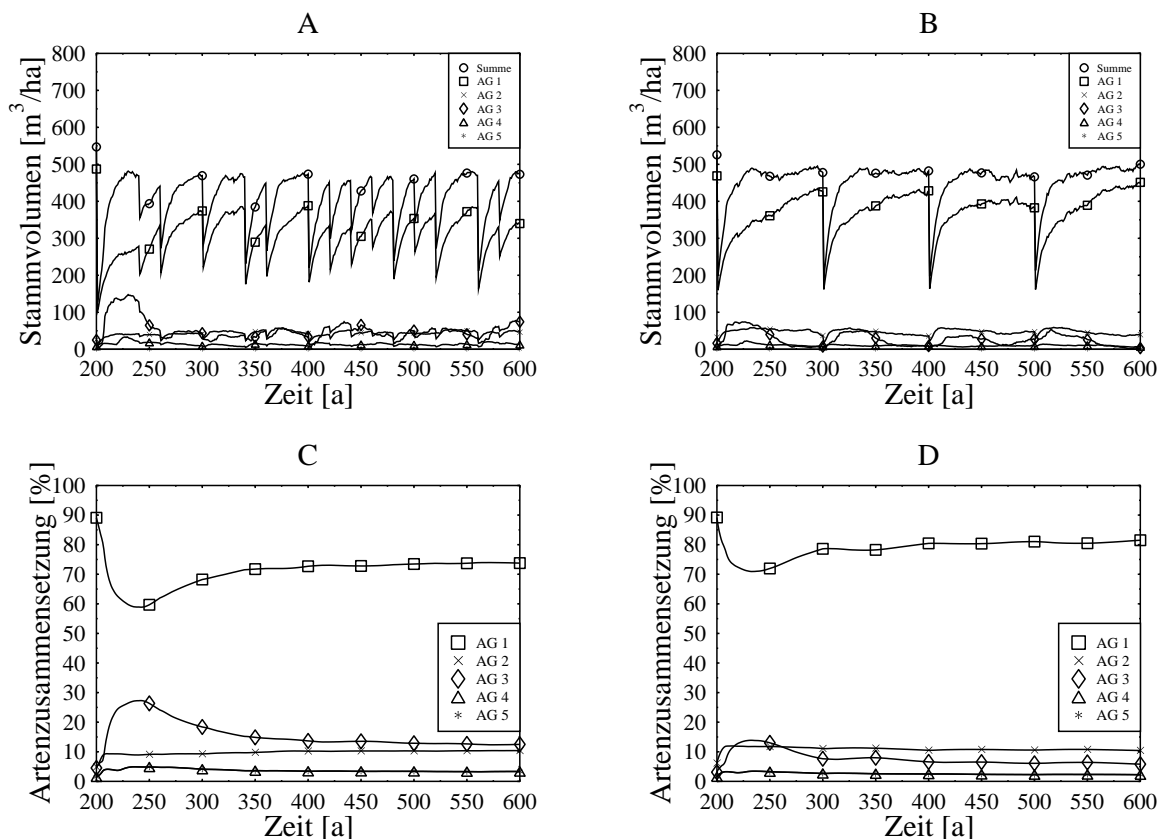


Abbildung 6.1: Zeitlicher Verlauf des Stammvolumens ($d \geq 10$ cm) (oben) und der Artenzusammensetzung (unten). A und C: konventionelle Nutzung mit einer Zykluslänge von 20 Jahren; B und D: schonende Nutzung mit einer Zykluslänge von 100 Jahren.

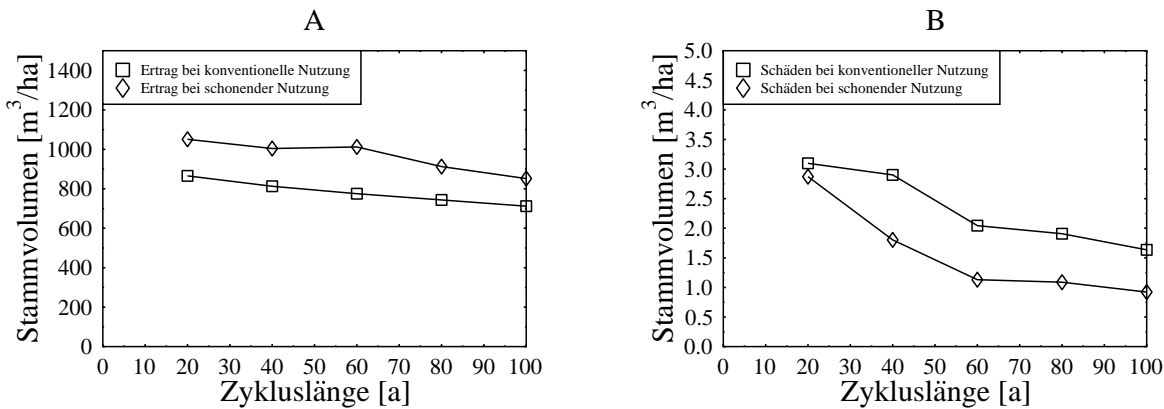


Abbildung 6.2: Aufsummierte Ernteerträge (A) und Ernteschäden (B) nach 400 bewirtschafteten Jahren in Abhängigkeit von der Nutzungsstrategie und der Zykluslänge. Bei den Ernteschäden (B) ist angegeben, welcher Schaden bei der Entnahme eines Kubikmeter Stammvolumens entstehen.

Seite zeigen den Verlauf des Stammvolumens und der Artenzusammensetzung⁴ bei konventioneller Nutzung mit einer sehr kurzen Zykluslänge von 20 Jahren, die rechte Seite beinhaltet Ergebnisse bei schonener Nutzung und eine Zykluslänge von 100 Jahren. Im ersten Fall ist deutlich zu sehen, daß trotz der Vorgabe, alle 20 Jahre Bäume zu fällen, sehr oft erst nach 40 Jahren erneut geerntet wird. Zuvor existierten noch keine fünf Bäume pro Hektar mit $d \geq 60$ cm, die geerntet werden können. Nach einem Holzschlag erfahren die Pionierarten einen Zuwachs im Stammvolumen, der das Hochwachsen der Klimaxarten verzögert. Der Regenwald erreicht seine anfängliche Kapazität von $550 \text{ m}^3/\text{ha}$ bei kurzen Nutzungszyklen nicht mehr. Bei der schonende Nutzung mit langer Zyklusdauer ergibt sich 70 bis 80 Jahre nach jedem Holzschlag die ursprüngliche Artenzusammensetzung, in der die Pionierarten mit einem vernachlässigbaren Anteil vorkommen.

Die Artenzusammensetzung verschiebt sich besonders in den 100 Jahren nach dem ersten Holzschlag zugunsten der Pionierarten. Dieser Trend ist auch bei längeren Zyklen zu erkennen. Bei kürzeren Zyklen ist die Artengruppe 3 stärker vertreten als die Artengruppe 2.

Eine Zusammenstellung der nach 400 bewirtschafteten Jahren erzielten Ernteerträgen sowie der dabei entstandenen Schäden findet sich in Abbildung 6.2. Hierbei wird bei einer Zykluslänge, die am Ende der Simulationszeit keine Nutzung vorsieht, das im Bestand stehende erntefähige Volumen berücksichtigt, um einen Vergleich mit den anderen Läufen zu ermöglichen. Das maximale Stammvolumen von $1050 \text{ m}^3/\text{ha}$, das in 400 Jahren insgesamt entnommen werden kann, ergibt sich bei einer schonenden Nutzung mit einer Zykluslänge von 20 Jahren. Es muß betont werden, daß trotz der Vorgabe, alle 20 Jahre zu ernten, eine Bewirtschaftung oft erst nach 40 Jahren stattfindet. Das Erntevolumen sinkt bei längeren Erholungspausen nur geringfügig ab. Andere Simulationsmodelle (Huth et al., 1996; Kaspar, 1996) tendieren zu einem Verlauf, der bei 40- bis 60-jähriger Zykluslänge ein Maximum hat. Der Unterschied im vorliegenden Modell kann mit den räumlich heterogenen Schadensannahmen begründet werden. Teilflächen, in die gefällte Bäume hereinfallen, benötigen etliche Jahrzehnte bis hundert Jahre, bis in ihnen wieder erntefähige Bäume stehen. In den Flächen, in denen lediglich eine Schädigung durch Rückwege entsteht, verbessert sich das Lichtangebot nur geringfügig, so daß die mittleren Zykluslängen

⁴Als Artenzusammensetzung ist der prozentuale Stammvolumenanteil aller Bäume am Gesamtstammvolumen über die Zeit gemittelt zu verstehen.

Strategie	Ernte [1/ha]	$d \leq 20$ cm	$20 \text{ cm} < d \leq 35$ cm	$35 \text{ cm} < d \leq 60$ cm	$d > 60$ cm
1	17,8	62,4%	62,4%	62,6%	64,6%
2	19,6	41,8%	41,8%	43,8%	43,4%

Tabelle 6.1: Nutzungsschäden nach Durchmesserklassen für die erste Holznutzung nach 400 simulierten Jahren. Strategie 1 entspricht dem konventionellen, Strategie 2 dem schonenden Holzschlag. Ernte sind die Anzahl der entnommenen Stämme je Hektar. Angegeben ist der prozentuale Stammzahlverlust bezogen auf den Bestand nach Entnahme der Holzernte.

nicht bevorzugt werden.

Eine Betrachtung der Schäden (schonende Nutzung) zeigt eine Abnahme von $2,9 \text{ m}^3$ geschädigtem Stammvolumen je entnommenen Kubikmeter Stammvolumen bei zwanzigjährigem Zyklus auf $1,2 \text{ m}^3$ bei und sechzigjährigem Zyklus und $1,0 \text{ m}^3$ bei hundertjährigem Zyklus. Bei konventioneller Nutzung sinken die Schäden von $3,1 \text{ m}^3$ (20 Jahreszyklus) auf $1,7 \text{ m}^3$ (100 Jahreszyklus) ab. Die Schadensreduzierung bei längeren Zyklen ergibt sich aus der höheren Stammzahlentnahme von bis zu 25 Stämmen je Hektar und Holzernte.

In Tabelle 6.1 werden prozentuale Schäden in unterschiedlichen Durchmesserklassen verglichen. Die Schäden entsprechen den prozentualen Stammzahlverlusten nach der Entnahme der Holzernte⁵. Hierfür wurde nur der erste Holzschlag nach 200 simulierten Jahren herangezogen, da die Höhe der Schäden von der entnommenen Stammzahl abhängt. Bei der ersten Nutzung werden unabhängig von der Strategie gleichviel Bäume geerntet und die Ergebnisse der Läufe mit unterschiedlicher Zykluslänge können ohne große Fehler gemittelt werden. Es ist zu erkennen, daß bei der mit ca. 19 Bäumen je Hektar intensiven Nutzung, die Schäden je nach Strategie unterschiedlich ausfallen. Sie sind unabhängig von den Durchmesserklassen und bewegen sich bei 63 % (konventionelle Nutzung) bzw. 43 % (schonende Nutzung). Diese Ergebnisse stimmen gut mit Angaben überein, die sich in der Literatur finden (Nicholson, 1979; Jonkers, 1987).

Wenn neben dem erzielbaren Ernteertrag die im Wald angerichteten Schäden als grobes Maß für die Auswirkungen auf Tier- und Pflanzenwelt betrachtet werden, erscheint eine Holznutzung mit einer schonenden Strategie und einer Regenerationsphase für das bewirtschaftete Waldgebiet von mindestens 60 Jahren empfehlenswert. Die Schäden liegen mit $1,2 \text{ m}^3$ je Erntekubikmeter tiefer als bei kurzen Zyklen (Abbildung 6.2B). Der Ernteertrag erreicht $1012 \text{ m}^3/\text{ha}$. Die Regeneration des Waldes ist zum Zeitpunkt des Holzschlagen jedoch noch nicht soweit fortgeschritten, daß die Pionierarten ihr auf ihren ursprünglichen Anteil abgesunken wären. Hierfür wäre eine Nutzungslänge von 80 oder mehr Jahren notwendig. Das Gesamtstammvolumen wird bei Zykluslängen bis 100 Jahre $500 \text{ m}^3/\text{ha}$ nicht überschreiten.

Es bleibt zu erwähnen, daß diese Ergebnisse sehr empfindlich auf angenommene Ernteschäden reagieren und nur als qualitative Richtlinien zu verstehen sind.

⁵Bsp: Von 20 Bäumen ($d \geq 60$ cm) werden 10 geerntet und 5 geschädigt. Der prozentuale Schaden bezogen auf den Bestand nach der Nutzung beträgt dann in dieser Durchmesserklasse 50 %.

Kapitel 7

Modellerweiterung auf 22 Artengruppen

Die bisherigen Untersuchungen wurden mit der in Kapitel 3.3 dargestellten Aggregation in fünf Artengruppen durchgeführt. Es ist durchaus erstrebenswert, eine feinere Unterteilung durchzuführen, um Konkurrenzprozessen zwischen unterschiedlichen Artengruppen besser abbilden zu können.

Das Vorgehen der neuen Aggregation und die damit verbundene Parametrisierung wird in Kapitel 7.1 vorgestellt. Simulationsergebnisse mit der neuartigen Klassifikation werden im Anschluß in Kapitel 7.2 erläutert.

Es sei erwähnt, daß die Parametrisierung derart vieler Arten nicht leicht zu bewältigen ist.

7.1 Aggregation der Artengruppen

Die Aggregation der unterschiedlichen Arten in die bisherigen fünf Gruppen wurde in zwei Stufen durchgeführt. Nach einer ersten Zusammenfassung zu 22 Gruppen, erfolgte eine weitere Aggregation zu den fünf Artengruppen. Die Kriterien hierfür wurden in Kapitel 3.3 erläutert. Nachfolgend werden Ergebnisse gezeigt, die sich mit der ersten Gruppierung zu 22 Artengruppen ergeben. Die dominierenden Spezies der jeweiligen Gruppe sind der Tabelle 3.1 zu entnehmen.

Die Parametrisierung dieser Gruppen kann auf Grund vorhandener Meßwerte zunächst nur bei der Holzdichte ρ , den Parametern der Lichtantwortkurve P_M und α und den Einwuchsraten vorgenommen werden (Ditzer und Huth, 1995; Eschenbach, 1994). Die maximale Photosyntheseleistung P_M sowie die Anfangssteigung der Lichtantwortkurve α werden für die Artengruppen, für die keine Meßwerte vorliegen, in der Form abgeschätzt, daß natürliche Konkurrenz ein Gleichgewicht unter den Artengruppen erhält¹. Es werden weiterhin die fünf Höhendurchmessercurven der bisherigen Aggregation verwendet. Der bisherige Sameneintrag wird gleichmäßig unter den beteiligten Gruppen aufgeteilt².

Der verwendete Parametersatz findet sich in Tabelle A.2 im Anhang A.

¹Schlecht gewählte Parametersätze können bewirken, daß eine Artengruppe bis zu 90% des Stammvolumens ausfüllt. Ein derartiges Verhalten wird in der Natur nicht beobachtet (Whitmore, 1993) und darf durch das Modell nicht abgebildet werden.

²Z. B. haben die vier Gruppen der FORMIX- Gruppe 2 (Sämlingsrate: $4000 \text{ 1}/(\text{a} \cdot 400 \text{ m}^2)$) einen Einwuchs von je 1000 Sämlingen $1/(\text{a} \cdot 400 \text{ m}^2)$

7.2 Ergebnisse mit neuer Aggregation

Bei der Simulation wurden die Steuerparameter wie in Kapitel 4 zu $\Delta t = 0,1$ a und $\Delta z = 0,5$ m eingestellt. Die Simulation erfolgte vorerst über einen Hektar Fläche des inventarisierten Primärwaldbestandes (P1) in Sabah, Malaysia. Das Konkurrenzverhalten unter den Artengruppen ist auf einer kleinen Fläche gut beobachtbar. Die anfängliche Verteilung erfolgte in Durchmesserklassen mit $\Delta d = 5$ cm.

In Abbildung 7.1 sind die Ergebnisse zusammengefaßt. Um einen Vergleich mit den bisherigen Simulationsergebnissen zu ermöglichen, werden die Stammvolumina zu den bekannten fünf Artengruppen zusammengefaßt. Eine detaillierte Darstellung der Artenzusammensetzung erfolgt weiter unten. Es ist zu erkennen, daß auch hier das Gleichgewichtsniveau des Gesamtstammvolumens bei ca. $550 \text{ m}^3/\text{ha}$ liegt. Die Zusammensetzung in den FORMIX-Gruppen ist den ursprünglichen Ergebnissen sehr ähnlich. Artengruppe 1 überwiegt mit etwa $450 \text{ m}^3/\text{ha}$ deutlich, während Gruppe 2 noch etwa $80 \text{ m}^3/\text{ha}$ Stammvolumen enthält. Letztere steht in starker Konkurrenz mit den Pionieren (Gruppe 3).

Auch bei der Stammzahl-Durchmesser-Verteilung und der Kronenbedeckung sind die Ergebnisse gut mit denen aus Kapitel 4 vergleichbar. Der schichtartige Aufbau ist ebenso ausgeprägt wie in den Ergebnissen mit fünf Artengruppen, der Anstieg der Stammzahlen in den kleinen Durch-

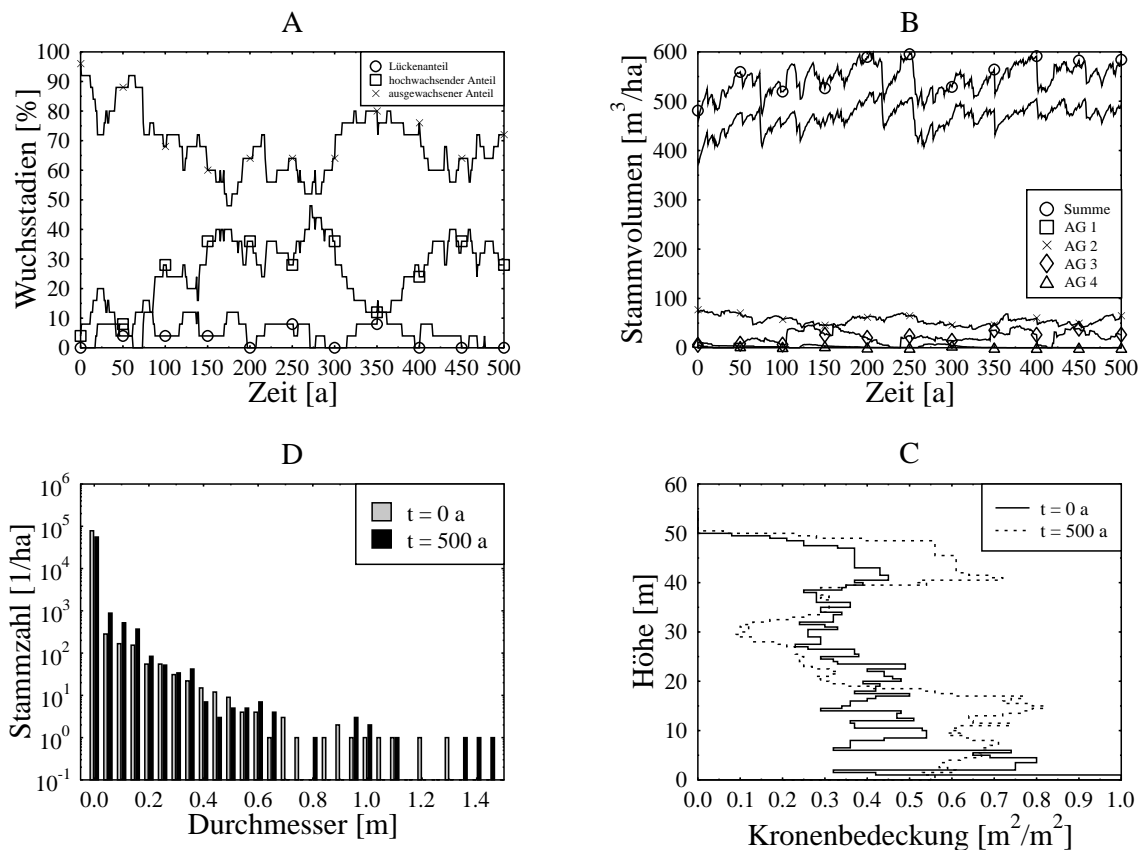


Abbildung 7.1: Simulationsergebnisse mit 22 Artengruppen: A: Anteilige Zusammensetzung der Wuchsstadien; B: Dynamisches Verhalten des Stammvolumens ($d \geq 10$ cm); C: Stammzahl-Durchmesser-Verteilung; D: Kronenbedeckung im Primärwald. Nähere Erläuterungen sind im Text zu finden.

messerklassen bis 40 cm kann ebenfalls beobachtet werden. In der anteiligen Zusammensetzung der Wuchsstadien ergeben sich die gleichen Größenordnungen wie bei den bisherigen Ergebnissen (65 % / 30 % / 5 % für ausgewachsenen / hochwachenden / mit Lücken versehender Wald). Die relativ großen Schwankungen von bis zu 30 % werden durch die geringe Simulationsfläche von einem Hektar verursacht, bei der ein Transekt 4 % der Fläche entspricht.

In den beiden folgenden Abbildungen 7.2 und 7.3 ist der zeitliche Verlauf der Stammvolumina der 22 Artengruppen dargestellt. Man erkennt in beinahe allen Artengruppen starke Fluktuationen. Sie erklären sich durch die Konkurrenzprozesse, die auf der Fläche eines Hektars stattfinden und sind so durchaus zu erwarten (Whitmore, 1993). Die Artenzusammensetzung ist keineswegs statisch oder gleichverteilt, sondern verändert sich ständig. Einige Gruppe (1, 3, 14 und 20) tendieren dazu, den Bestand zu dominieren, andere (9, 11, 12, 18) sind nur sehr in geringem Ausmaß vertreten. Die Pionierart (Gruppe 13) zeigt ihr typisches Verhalten, d. h. einen plötzlichen Anstieg im Stammvolumen nach dem Entstehen einer Lücke (z. B. in den Jahren 240 und 345) sowie einer anschließenden Reduzierung des Stammvolumens.

Erstaulich ist, daß trotz dieser Schwankungen die Artenzusammensetzungen der fünf FORMIX-Gruppen (Abbildung 7.1B) stabil bleibt.

Durch die auftretenden Fluktuationen in der Artenzusammensetzung wäre in dieser Modellvariante eine Kopplung des Einwuchses an den aktuellen Bestand besonders interessant. Mit einer derartigen Modellerweiterung könnte die Verdrängung einzelner Artengruppen auf unterschiedlich großen Flächen nachvollzogen werden.

In der Natur werden langfristige Verdrängungen einzelner Baumarten auf Flächen in der Größenordnung eines Hektars durchaus beobachtet (Whitmore, 1993). Selbst bei größeren Fläche sind Verschiebungen in der Artenzusammensetzung nicht ausgeschlossen (Condit, 1995).

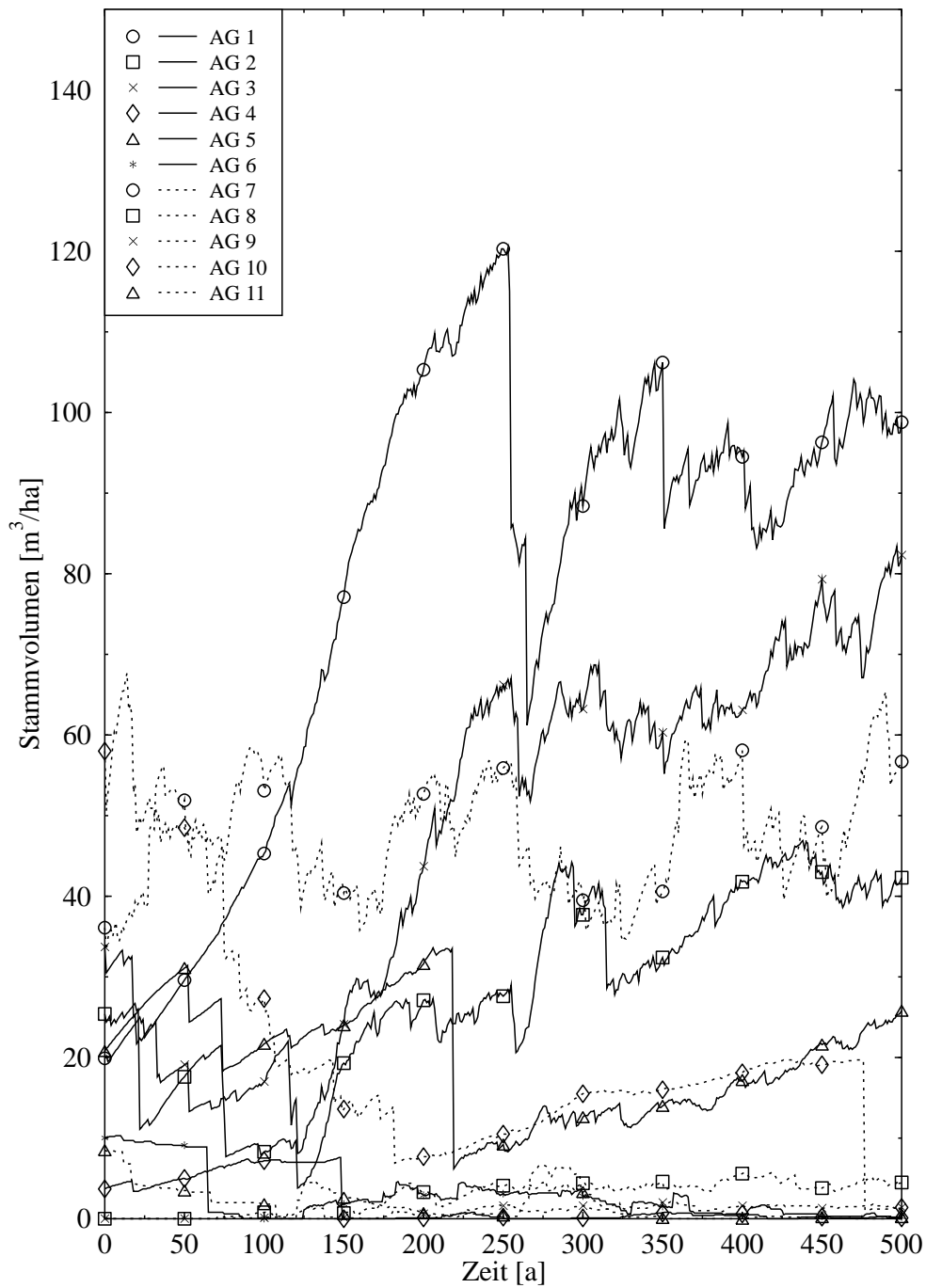


Abbildung 7.2: Artenzusammensetzung bei 22 Artengruppen (Gruppen 1-11). Dargestellt ist das Stammvolumen ($d \geq 10$ cm) einzelner Artengruppen.

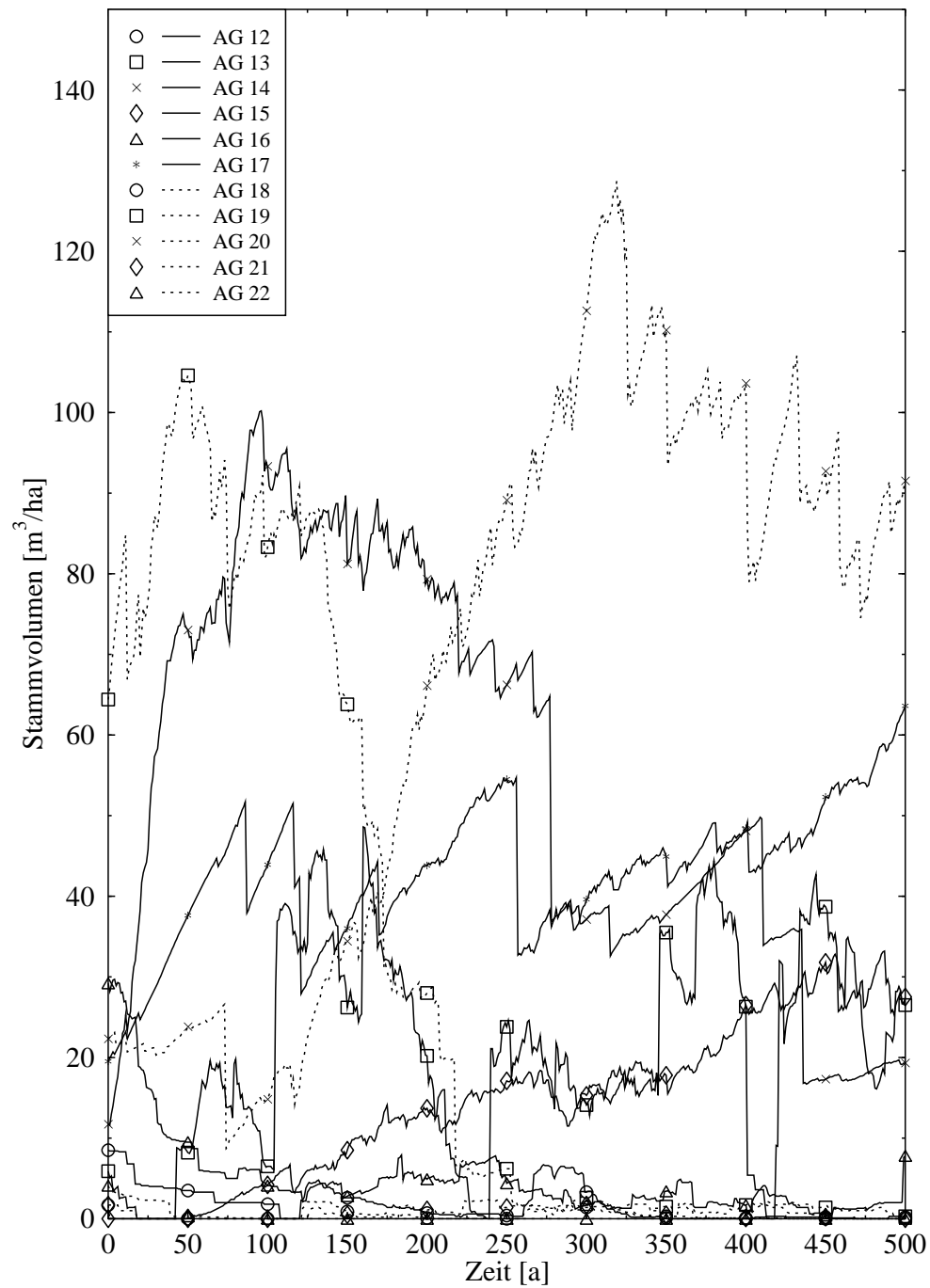


Abbildung 7.3: Artenzusammensetzung bei 22 Artengruppen (Gruppen 12-22). Dargestellt ist das Stammvolumen ($d \geq 10$ cm) einzelner Artengruppen.

Kapitel 8

Zusammenfassung, Diskussion, Ausblick

Nach einer Zusammenfassung des Modells und der wichtigsten Ergebnisse, werden in einer Diskussion einige Punkte kritisch hinterfragt. Ein Ausblick über zukünftige Untersuchungen mit dem entwickelten Modell bildet den Abschluß.

8.1 Zusammenfassung

Aufbauend auf einigen Strukturen des FORMIX 3 - Modells (Huth et al., 1996) wurde ein Wachstumsmodell für tropischen Regenwald entwickelt. Die wesentliche Neuerung des Modells ist ein individuenbasierter Modellansatz, der eine einfache Erweiterung der Artenzahl und eine feinere Auflösung des Kronenraumes ermöglicht. Es ist möglich, eine beliebig große Fläche zu simulieren. Die Vielfalt tropischer Baumarten wird für die Modellierung der Wachstumsdynamik zu fünf sogenannte Artengruppen zusammengefaßt, die durch ihre potentiellen Endhöhen und ihre Lichtbedürftigkeit charakterisiert sind. Kern des Modells ist die Bilanzierung eines Kohlenstoffkreislaufs in jährlicher Auflösung auf Basis der Photosyntheseproduktion. Hierbei werden nur oberirdische Prozesse und Biomassen berücksichtigt. Über ein Geometriemodell wird die akkumulierte Biomasse eines Baumes in unterschiedliche geometrische Größen, wie Stammdurchmesser und Höhe, umgerechnet. Lichtkonkurrenz findet durch Beschattung benachbarter Bäume innerhalb eines Transektes (20 m × 20 m) statt, wobei die Kronenverteilung in unterschiedlichen diskreten Höhenschichten betrachtet wird. Der Mortalitätsprozeß wird maßgeblich durch umfallende Bäume und den dabei entstehenden Bestandeslücken bestimmt, in denen in einem Sukzessionsprozeß junge Bäume hochwachsen.

Eine Parametrisierung für einen Dipterocarpaceen-Tieflandregenwald des Deramakot Forest Reservats, Sabah (Borneo), Malaysia wurde vorgenommen. Daten aus Feldmessungen vor Ort sowie eine intensive Literaturrecherche ermöglichten eine qualitativ gut abgesicherte Parametrisierung.

In dieser Arbeit wurden Ergebnisse vorgestellt, die sich mittels Simulationsläufen für drei unterschiedliche Bestände (ausgewachsener Primärwaldbestand; Sekundärwaldbestand mit einer Lichtung; Kahlschlag) ergaben. Es wurde gezeigt, daß sich alle Bestände in ihrer langfristigen Entwicklung in den gleichen Gleichgewichtszustand hineinentwickeln. In diesem befinden sich 65 % der Teilflächen im Stadium eines ausgewachsenen Waldes, 30 % im Stadium eines hochwachsenden Waldes und in 5 % befindet sich eine Bestandeslücke. Das Gesamtstammvolumen

aller Bäume mit $d \geq 10$ cm erreicht eine Größenordnung von $550 \text{ m}^3/\text{ha}$. Der Blattflächenindex des ausgewachsenen Primärwaldes liegt bei $LAI = 10$. Eine Analyse des Durchmesserzuwachses zeigt, daß die Wuchsgeschwindigkeit der Bäume gut mit Meßwerten übereinstimmt. Aus der vertikalen Kronenverteilung kann geschlossen werden, daß der von Richards (1952) erstmalig erwähnte schichtartige Aufbau tropischer Wälder durchaus berechtigt ist. Das Modell läßt die Existenz von 2 bis 4 Schichten vermuten. In den Simulationen des Sekundärwaldbestandes und des Kahlschlages ist die zu erwartende Sukzession und die damit verbundene Artenverschiebung gut erkennbar.

Parametervariationen haben gezeigt, welchen Einfluß gewisse Steuerparameter auf den Modellverlauf haben. Für die numerische Lösung der aufgestellten Differentialgleichungen ist ein Zeitschritt von $\Delta t = 0,1$ a ausreichend genau. Eine vertikale Diskretisierung in Schritten von 1 m ist für qualitativ gute Ergebnisse ebenso akzeptabel wie eine anfängliche Durchmesserdiskretisierung von $\Delta d = 10$ cm. Die Größe der Simulationsfläche entscheidet, inwieweit in den Ergebnissen die stochastischen Mortalitätsprozesse erkennbar sind. Es wird eine Simulation über mindestens 4, besser 9 Hektar empfohlen.

Eine Sensitivitätsanalyse der biologischen Parameter hat gezeigt, daß insbesondere die für das Photosynthese- und das Baumgeometriemodell notwendigen Parameter entscheidenden Einfluß auf die Ergebnisse haben. Weiterhin werden Ausgabegrößen anderer Artengruppen in der Regel nur betroffen, wenn diese einer Gruppe mit geringerer potentieller Endhöhe angehören. Die Pionierartengruppe bildet eine Ausnahme. Ihr Anteil an der Artenzusammensetzung wird durch die Variation jedes Parameters beeinflusst. Der Blattflächenindex, das Gesamtstammvolumen sowie die Stammzahl aller Bäume mit $d \geq 10$ cm zeigen nur geringe Veränderungen bei Parametervariationen.

Als eine Anwendung des Modells wurden die Auswirkungen einer Waldbewirtschaftung untersucht. Es wurde unterschieden zwischen zwei Nutzungsstrategien mit unterschiedlichen Schadensannahmen. Der Zeitraum, der dem Wald zwischen zwei Holzernten zur Regeneration zur Verfügung steht, war eine weitere variable Größe. Es ergibt sich, daß eine schonendere Nutzung sowohl die Artenzusammensetzung erhält als auch einen höheren Ernteertrag sichert.

Der maximale Ernteertrag nach vierhundertjähriger Nutzung sind $1050 \text{ m}^3/\text{ha}$ Stammvolumen bei schonender Nutzung und einem Nutzungszyklus von 20 Jahren. Pro geerntetem Kubikmeter Stammvolumen werden zwischen einem (lange Nutzungszyklen) und drei (kurze Nutzungszyklen) weitere Kubikmeter Stammvolumen geschädigt. Die Schäden sind abhängig von der Ernteintensität und liegen bei 19 geernteten Stämmen pro Hektar je nach Nutzungsstrategie bei 43 % (schonende Nutzung) bzw. 63 % (konventionelle Nutzung) der Stammzahl nach dem Holzschlag.

Die Erweiterung des Modells auf 22 Artengruppe hat die Vorteile des individuenbasierten Ansatz nutzen können. Neben der notwendigen neuen Aggregation der Artenvielfalt in andere Artengruppen, muß lediglich deren Parametrisierung ausgearbeitet werden, am Modell selbst werden keine Veränderungen vorgenommen. Der sich ergebende Gleichgewichtszustand stimmt in allen Punkten (z. B. Kronenbedeckung, Wuchsstadien, Stammzahl-Durchmesser-Verteilung, Gesamtstammvolumen) mit bisherigen Ergebnissen überein. Eine Zusammenfassung der Stammvolumina der 22 Artengruppen zu den bekannten fünf Gruppen, ergibt die gleiche Zusammensetzung wie Simulationen mit geringer Artenzahl. Konkurrenz unter den 22 Gruppen führt zu einer zeitlich variablen Artenzusammensetzung.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß das entwickelte Modell ein mächtiges Werkzeug darstellt, mit dem detaillierte Untersuchungen der Wachstumsdynamik tropischer Regenwälder durchgeführt werden können.

8.2 Diskussion

In der folgenden Diskussion werden einige wenige Punkte aufgegriffen und genauer analysiert. Sie hat nicht den Anspruch, detailliert alle Modellansätze und Ergebnisse kritisch zu hinterfragen.

Die Simulation verschiedener Bestände hat erfolgreich gezeigt, daß mit der gewählten Formulierung, daß Modell einen Gleichgewichtszustand anstrebt, der unabhängig von den Ausgangsbedingungen ist. Dieses Gleichgewicht stimmt in vielen Punkten mit Ergebnissen überein, die das FORMIX 3 - Modell erzielt. Sowohl die Artenzusammensetzung als auch das Gesamtstammvolumen erreichen in beiden Modellen gleiche Werte. Das bestätigt, daß die Modellierung eines tropischen Regenwaldes nicht von der Formulierung abhängt und der in FORMIX 3 gewählte Ansatz ernstzunehmende Ergebnisse erzielt.

Über die Resultate des FORMIX- Modells hinaus, können mit dem vorliegenden Modell Aussagen über die Blattverteilung im Kronenraum getroffen werden. Im Gleichgewichtszustand ist in der Kronenbedeckung im Primärwald eine Lücke in 30 m Höhe sowie zwei ausgeprägte Maxima in 40 m und 10 m Höhe auszumachen. Feldmessungen (Terborgh und Petren, 1991) ergeben eine ähnliche Schichtstruktur. Im Modell ergibt sich die Schichtstruktur sehr wahrscheinlich aus unterschiedlichen Gründen. Das Maximum bei 40 m und die abfallende Bedeckung bis in eine Höhe von 50 m sind sicher ein Produkt des logistischen Ansatzes bei der Respiration, die eine erhöhte Veratmung beinhaltet, wenn ein Baum seinen maximalen Durchmesser erreicht. Da die Artengruppe 1 mit ca. 67 % an der Stammzahl ($d \geq 10$ cm) den Bestand dominiert, sollten die anderen Konturen in der Kronenbedeckung auch von ihr mitbestimmt werden. Einen ähnlichen Grund kann es daher für das Maximum auf 10 m Höhe nicht geben. Es wäre denkbar, daß Bäume mit einer Krone in jener Höhe durch die existierende Beschattung nicht genug Biomasse produzieren können, um weiter zu wachsen und auf das Entstehen von Lücken im Kronendach über ihnen angewiesen sind.

Die Simulationsergebnisse haben ergeben, daß im Bereich kleiner Bäume ($d < 40$ cm) ein signifikanter Anstieg der Stammzahlen zu verzeichnen ist. Dieser Anstieg ist abhängig von der vertikalen Diskretisierung Δz . Er kann so verstanden werden, daß das Modell eine möglichst dichte Ausfüllung des Kronenraums anstrebt. Die Kronenbedeckung zeigt im unteren Bereich eine Ausfüllung bis zu 85 %. Es müßte untersucht werden, inwieweit in der Natur eine derart engstehende Pflanzengemeinschaft vorzufinden ist, oder ob es Kriterien gibt, die eine weniger enge Bedeckung bevorzugen. Vorstellbar wäre hier eine Differenzierung dichtstehender Bestände nach der Individuengröße und bei kleineren Pflanzen einen stärkere Mortalität in dichten Beständen anzusetzen.

Die Ergebnisse der Holznutzung zeigen bei den erzielten Ernteerträgen einen qualitativ anderen Verlauf als beispielsweise Simulationsergebnisse des FORMIX 3 - Modells. Die maximal erzielbaren Erträge liegen dort bei einer mittlerer Zykluslänge von 40 bis 60 Jahren, während die vorliegende Arbeit einen monoton abfallenden Ertrag zu größeren Zykluslängen erhält. Diese Differenz ist vermutlich mit den unterschiedlichen Schadensannahmen zu erklären. Während bei FORMIX 3 die Schädigung vom Durchmesser der Bäume abhängt, beruhen die hier angenommenen Schäden maßgeblich auf neusten Erkenntnissen über umfallende Bäume (Van der Meer und Bongers, 1996). Die Schädigung ist räumlich heterogen. In manchen Teilflächen werden teilweise alle Bäume vernichtet, während in den anderen Gebieten nur eine Schädigung durch Rückewege (Stammzahlverlust von 30 %) vorkommen wird. Der verbleibende Wald besitzt daher nicht das Potential, bei mittellangen Nutzungszyklen schnell hochzuwachsen. In den stark geschädigten Teilflächen muß sich der Jungwuchs erst etablieren. In den anderen Flächen verbessert sich das Lichtangebot durch die wenigen geschädigten Bäumen nur geringfügig. Die Annahmen des

FORMIX 3 -Modells bewirken eine Verbesserung des Lichtklimas in allen Teilflächen, die besonders den Wuchs der mittleren Bäumen zu erntefähigen Individuen beschleunigt. Es gibt dort keine starkgeschädigten Teilflächen, die für ihre Regeneration sehr lange Zeitspannen benötigen. Der Unterschied der Modellergebnisse kann daher verstanden werden. Die Realität liegt sicherlich zwischen den beiden Ansätzen. Es wird stark geschädigte Flächen geben, ebenso wie der Nutzer daran interessiert sein wird, das Nachwachsen des Bestandes zu beschleunigen und die mittelgroßen Bäume möglichst verschont werden.

Die ersten Versuche, mit einer höheren Artengruppenanzahl zu simulieren, haben gezeigt, daß einige in ihrem Wuchsverhalten bevorzugte Baumarten versuchen werden, den Bestand langfristig zu dominieren. Andere Arten sind in geringer Anzahl vertreten, können aber durch das gewählte Samenbankmodell nicht aussterben. In der Natur wird eine Artenvielfalt beobachtet, bei der oft nur ein Baum einer Art auf einem Hektar Fläche zu finden ist. Mittel- oder langfristig verschiebt sich die Artenzusammensetzung auf einer kleinen Fläche sicherlich (Whitmore, 1993). Selbst bei großflächigen Bestandsaufnahmen bis zu 50 ha (Condit, 1996) sind Verschiebungen in der Artenzusammensetzung nicht ausgeschlossen. Daher wäre es für die Modellvariante mit 22 Artengruppen wichtig, ein Einwuchsmodell zu realisieren, daß an den aktuellen Bestand gekoppelt ist. Die Parametrisierung müßte dahingehend verbessert werden, daß die physiologischen Unterschiede der Arten deutlich zu erkennen sind. Gegebenenfalls müssen für die 22 Artengruppen Messungen vorgenommen werden, die insbesondere die Parametrisierung der Photosynthese absichern. Es ist bei der hohen Artenzahl auch sinnvoll, Unterschiede in der Baumgeometrie, der Blattgesamtfläche und den Kronenformen genauer zu betrachten. Mit diesen Verbesserungen sollte es möglich sein, Konkurrenzverhalten für eine große Artenzahl gut zu beschreiben.

8.3 Ausblick

Mit zukünftigen Untersuchungen können eine Vielzahl interessanter Fragen beantwortet werden. Das Modell und die sich ergebende Artenzusammensetzung kann als Grundstruktur für die Analyse von Biodiversität in tropischen Wäldern in Abhängigkeit von der Größe des zusammenhängenden Waldgebietes und Störungen durch Bewirtschaftung dienen. Hieraus kann abgeschätzt werden, welcher Größenordnung unberührte Primärwaldflächen sein müssen, um eine größtmögliche Artenvielfalt erhalten zu können.

Durch die Möglichkeit, beliebig große Flächen zu simulieren, ist eine räumliche Analyse der Lückenbildungsprozesse möglich und von Interesse. Solé und Manrubia (1995) haben dahingehend bei der Analyse eines 50 Hektar großen Regenwaldgebietes fraktale Strukturen entdeckt und versucht, diese mit einem einfachen zellulären Automaten nachzubilden. Sie diskutieren ihre Ergebnisse als eine Art Selbstorganisation. Interessant wäre es, der Frage nachzugehen, ob ein komplexes Waldwachstumsmodell, wie das hier vorliegende, diese Ergebnisse bestätigen kann, und wovon sie maßgeblich abhängen.

Eine Aggregation des Modells mit Hilfe effektiver Variablen (nach Wirtz und Eckhardt, 1996) auf ein einfaches, reduziertes Konkurrenzmodell und dessen Analyse kann beleuchten, inwieweit der individuenbasierte Ansatz berechtigt ist, oder ob viele der Modellaussagen sich mit einfacheren Ansätzen ergeben. Dies ist unter dem Gesichtspunkt interessant, daß eine Rechenzeitverringerung wünschenswert wäre. Die Aussagen, die sich gerade durch die detaillierte Modellierung ergeben (z. B. Kronenbedeckung), sind mit einem einfacheren Modell jedoch nicht möglich.

Literaturverzeichnis

- Alcamo, J. (ed.) (1994)** *IMAGE 2.0: Integrated modeling of global climate change*. Kluwer Academic Publisher (Dordrecht, Bosten, London)
- Barden, L. S. (1989)** *Repeatability in forest gap research*. Ecology, Vol. 70, S. 558-559
- Bossel, H. (1991)** *Modelling forest dynamics: Moving from description to explanation*. Forest Ecology and Management, Vol. 42, S. 129-142
- Bossel, H. (1992)** *Modellbildung und Simulation. Konzepte, Verfahren und Modelle zum Verhalten dynamischer Systeme*. Vieweg Verlag (Braunschweig, Wiesbaden)
- Bossel, H. (1994)** *TREEDYN3 Forest simulation model, mathematical model, program documentation, and simulation results*. Bericht des Forschungszentrums Waldökosysteme (Göttingen), Reihe B, Band 35
- Bossel, H.; Krieger, H. (1991)** *Simulation model of natural tropical forest dynamics*. Ecological Modelling, Vol. 59, S. 37-71
- Bossel, H.; Krieger, H. (1994)** *Simulation of multi-species tropical forest dynamics using a vertically and horizontally structured model*. Forest Ecology and Management, Vol. 69, S. 123-144
- Botkin, D. B. (1993)** *Forest dynamics: An ecological model*. Oxford University Press (Oxford)
- Botkin, D. B.; Janak, J. F.; Wallis, J. R. (1972)** *Some ecological consequences of a computer model of forest growth*. Journal of Ecology, Vol. 60, S. 849-872
- Brokaw, N. V. L. (1982)** *The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics*. Biotropica, Vol. 14(2), S. 158-160
- Brokaw, N. V. L. (1985)** *Gap-Phase regeneration in a tropical forest*. Ecology, Vol. 66, S. 682-687
- Burgess, P. F. (1961)** *The structure and composition of lowland tropical rain forest in North Borneo*. Malaysian Forestry 1, Vol. 24, S. 66-80
- Busing, R. T. (1991)** *A spatial model of forest dynamics*. Vegetatio, Vol. 92, S. 167-179
- Cannon, C. H.; Peart, D. R.; Leighton, M.; Kartawinata, K. (1994)** *The structure of lowland rainforest after selective logging in West Kalimantan, Indonesia*. Forest Ecology and Management, Vol. 67, S. 49-68

- Condit, R. (1995)** *Research in large, long-term tropical forest plots*. Trends in Ecology and Evolution, Vol. 10(1), S. 18-21
- Condit, R.; Hubbell, S. P.; Foster, R. B. (1995)** *Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought*. Ecological Monograph, Vol. 65(4), S. 419-439
- Crome, F. H. J.; Moore, L. A.; Richards, G. C. (1992)** *A study of logging damage in upland rainforest in North Queensland*. Forest Ecology and Management, Vol. 49, S. 1-29
- Cushing, J. M. (1994)** *Structured population dynamics*. in: Levin, S. A. (eds.) *Frontiers in mathematical biology (Lecture notes in biomathematics; 100)*. Springer Verlag (Berlin, Heidelberg, New York)
- DeAngelis, D. L.; Gross, L. J. (1992)** *Individual-based models and approaches in ecology; populations, communities and ecosystems*. Chapman and Hall (London)
- Deutscher Bundestag (Hrsg.) (1990)** *Enquete-Kommission „Vorsorge zum Schutz der Erdatmosphäre“: Schutz der Tropenwälder*. Economica Verlag (Bonn)
- Deutscher Bundestag (Hrsg.) (1994)** *Enquete-Kommission „Schutz der Erdatmosphäre“: Schutz der Grünen Erde. Klimaschutz durch umweltgerechte Landwirtschaft und Erhalt der Wälder*. Economica Verlag (Bonn)
- Deutscher Forstverein (1986)** *Erhaltung und nachhaltige Nutzung tropischer Regenwälder*. Forschungsbericht des Bundesministeriums für wirtschaftliche Zusammenarbeit, Band 74, Weltforum-Verlag (Köln)
- Ditzer, T.; Huth, A. (1995)** *Simulation of structural dynamics in Dipterocarp rain forest*. Environmental Systems Research Center, University of Kassel
- Eschenbach, C. (1994)** *Photosynthesis rates of selected tree species*. Malaysian-German Sustainable Forest Management Project, Sabah, Malaysia
- Friend, A. D. (1993)** *The prediction and physiological significance of tree height* in: Solomon, A. M.; Shugart, H. H. (eds.): *Vegetation dynamics and global change*. Chapman and Hall (London)
- Gerthsen, C.; Kneser, H. O.; Vogel, H. (1989)** *Physik*. Springer Verlag (Berlin)
- Hendrison, J. (1990)** *Damage-controlled logging in managed rain forest in Suriname*. Agricultural University Wageningen, Netherlands
- Howard, A. F.; Valerio, J. (1992)** *A diameter class growth model for assessing the sustainability of silvicultural prescriptions in natural tropical forests*. Commonwealth Forestry Review, Vol. 71(314), S. 171-177
- Hubbell, S. P.; Foster, R. B. (1986)** *Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest*. in: Crawley, M. J. *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications (Oxford, London, Edinburgh)
- Huston, M.; DeAngelis, D.; Post, W. (1988)** *New computer models unify ecological theory*. BioScience 10, Vol. 38, S. 682-691

- Huth, A. (1996)** *Persönliche Mitteilung.*
- Huth, A.; Ditzer, T.; Bossel, H. (1996)** *Simulation of the growth of tropical rain forests: FORMIX 3.* Environmental Systems Research Center, Report P9602, University of Kassel
- Huth, A.; Hahn-Schilling, B.; Bossel, H. (1994)** *Untersuchung der Auswirkungen von verschiedenen Nutzungsstrategien auf das Wachstum von Moorregenwald - Simulationen mit FORMIX.* Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz, Vol. 3, S. 217-225
- Johns, A. D. (1985)** *Selective logging and wildlife conservation in tropical rain-forest: Problems and recommendations.* Biological Conservation, Vol. 6, S. 355-375
- Jonkers, W. B. J. (1987)** *Vegetation structure, logging damage and silviculture in tropical rain forest in Suriname.* Agricultural University Wageningen, Netherlands
- Judson, O. P. (1994)** *The rise of the individual-based model in ecology.* Trends in Ecology and Evolution, Vol. 9, S. 9-14
- Kaspar, F. (1996)** *Untersuchungen zur Koexistenz von Baumarten in malaysischen Regenwäldern mit einem Waldwachstumsmodell,* Diplomarbeit am Wissenschaftlichen Zentrum für Umweltsystemanalyse, Universität Kassel
- Kato, R.; Tadaki, Y.; Ogawa, H. (1978)** *Plant biomass and growth increment studies in Pasoh Forest.* Malaysian National Journal, Vol. 30, S. 211-224
- Kira, T. (1975)** *Primary production of forests.* in: Cooper, J. P. *Photosynthesis and productivity in different environments.* Cambridge University Press (Cambridge)
- Kira, T. (1978)** *Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West-Malaysia.* in: Tomlinson, P. B.; Zimmermann, M. H. *Tropical Trees as Living Systems.* Proceedings, 4th Cabot Symposium, Harvard Forest, University Press (Cambridge, Mass.)
- Kira, T.; Yoda, K. (1989)** *Vertical stratification in microclimate.* in: Lieth, H.; Weger, M. J. A. (eds.) *Ecosystems of the world 14b: Tropical rain forest ecosystems.* Elsevier (Amsterdam)
- Lamprecht, H. (1986)** *Waldbau in den Tropen.* Verlag Paul Parey (Hamburg, Berlin)
- Liu, J.; Ashton, P. S. (1995)** *Individual-based simulation models for forest succession and management.* Forest Ecology and Management, Vol. 73, S. 157-175
- Monsi, M.; Saeki, T. (1953)** *Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.* Japanese Journal of Botany, Vol. 14, S. 22-52
- Newbery, D. McC.; Campbell, E. J. F.; Lee, Y. F.; Ridsdale, C. E.; Still, M. J. (1992)** *Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia: structure, relative abundance and family composition.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, Vol 335, S. 341-356
- Nicholson, D. I. (1979)** *The effects of logging and treatment on the mixed dipterocarp forests of South East Asia.* Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (Rom)

- Ong, R. C.; Kleine, M. (1995)** *DIPSIM: A dipterocarp forest growth simulation model for Sabah*. FRC Research Papers, No. 2, Forest Research Centre, Forestry Department, Sabah, Malaysia
- Phillips, O. L.; Gentry, A. H. (1994)** *Increasing turnover through time in tropical forests*. Science, Vol. 263, S. 954-958
- Poker, J. (1993)** *Struktur und Dynamik des Bestandesmosaik tropischer Regenwälder* Mitteilungen der Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Bericht Nr. 174, Wiedebusch Verlag (Hamburg)
- Press, W. H.; Flannery, B. P.; Teukolsky, S. A.; Vetterling, W. T. (1989)** *Numerical recipes in pascal*. Cambridge University Press (Cambridge)
- Richards, P. W. (1936)** *Ecological observations on the rain forest of Mount Dulit, Sarawak, Part I and II*. Journal of Ecology, Vol. 24, S. 1-37, S. 340-360
- Richards, P. W. (1952)** *Tropical rain forest*. Cambridge University Press (Cambridge)
- Riswan, S.; Hartanti, L. (1995)** *Human impacts on tropical forest dynamics*. Vegetatio, Vol. 121, S. 41-52
- Rollet, B. (1978)** *Organisation*. in: *Tropical forest ecosystems. A state of knowledge report*. prepared by UNESCO, UNEP, FAO
- Runkle, J. R. (1989)** *Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity*. Ecology, Vol. 70(3), S. 546-547
- Schlenzog, M. (1995)** *Experimentelle Untersuchung des Lichtklimas in Urwaldparzellen Nordborneos*. Diplomarbeit an der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts Universität Kiel
- Shugart, H.H. (1984)** *A theory of forest dynamics*. Springer Verlag (New York)
- Solé, R. V.; Manrubia, S. C. (1995)** *Are rainforests self-organized in a critical state?* Journal of Theoretical Biology, Vol. 173, S. 31-40
- Swaine, M. D. (1989)** *Population dynamics of tree species in tropical forests*. in: Holm-Nielsen, L. B.; Nielsen, I. B.; Balslev, H. *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press (London)
- Terborgh, J. (1993)** *Lebensraum Regenwald - Zentrum biologischer Vielfalt*. Spektrum Akademischer Verlag (Heidelberg)
- Terborgh, J.; Petren, K. (1991)** *Development of habitat structure through succession in an Amazonian floorplain forest*. in: Bell, S. S.; McCoy, E. D.; Mushinsky, H. R. *Habitat structures: The physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall (London)
- Thornley, J. H. M. (1976)** *Mathematical models in plant physiology*. Academic Press (New York)
- Vanclay, J. K. (1991)** *Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rain forest*. Forest Ecology and Management, Vol. 42, S. 143-168
- Vanclay, J. K. (1994)** *Modelling forest growth and yield: Applications to mixed tropical Forests*. CAB International (Wallingford)

-
- Van der Meer, P. J.; Bongers F. (1996)** *Patterns of tree-fall and branchfall in a tropical rain forest in French Guiana*. Journal of Ecology, Vol. 84, S. 19-29
- Weidelt, H.-J. (1993)** *Some effects of selective logging on forest productivity and ecology*. in: Lieth, H.; Lohmann, M. *Restoration of tropical forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers (Amsterdam)
- Whitmore, T. C. (1984)** *Tropical rain forests of the far east*. Oxford Science Publications (Oxford)
- Whitmore, T. C. (1993)** *Tropische Regenwalder: Eine Einfuhrung*. Spektrum Akademischer Verlag (Heidelberg, Berlin, New York)
- Wirtz, K. W., Eckhardt, B. (1996)** *Effective variables in ecosystem models with an application to phytoplankton succession*. Ecological Modelling, Vol. 92, S. 33-53
- Yoda, K. (1983)** *Community respiration in a lowland rain forest in Pasoh, Peninsula Malaysia*. Japanese Journal of Ecology, Vol. 33, S. 183-197
- Yoda, K. (1974)** *Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest in West Malaysia*. Japanese Journal of Ecology, Vol. 24, S. 247-254

Anhang A

Parametrisierung des Standardlaufes

Die im folgenden dokumentierte Parametrisierung des Modells erfolgt für das Deramakot Forest Reservat in Sabah (Borneo), Malaysia. Es handelt sich um einen Dipterocarpaceen-Tieflandregenwald. Für die Adaption des Waldwachstumsmodells auf andere Standorte muß nur der Parametersatz überarbeitet werden. Die Werte konnten weitgehend aus dem FORMIX 3-Modell übernommen werden. Für weitere Quellenangaben siehe Huth et al. (1996). Einzige Neuerung ist der Blattflächenindex eines Einzelbaumes (Rollet, 1978; Huth, 1996).

Die Parametergrößen sind im einzelnen:

- a_{0j} , a_{1j} , a_{2j} sind die Koeffizienten des Polynoms 2. Grades für die Berechnung der Baumhöhe h aus dem Durchmesser d nach Gleichung 3.4.
- s_j entspricht dem Verhältnis von Kronendurchmesser zu Stammdurchmesser.
- ρ_j steht für die Holzdichte.
- τ_j ist der Stammholzanteil an der gesamten oberirdischen Biomasse.
- h_{Mj} sind die maximalen Baumhöhen.
- Die Biomasse der Sämlinge entspricht B_{Sj} . Pro Plot und Jahr wachsen N_{Sj} Sämlinge ein, wenn die für die Keimung notwendige minimale Lichtintensität I_{Sj} auf dem Waldboden erreicht wird.
- P_{Mj} entspricht dem Photosyntheseproduktion in der Sättigung und α_j der Anfangssteigung der Lichtantwortkurve.
- \widetilde{LAI}_j entspricht dem Blattflächenindex eines Einzelbaumes.
- Die spezifische Respiration ist R_{Pj} .
- M_{Wj} entspricht dem Wichtungsfaktor für normale Mortalität, M_{Yj} der spezifischen Mortalitätsrate des Jungwuchses, M_{Cj} der bei dichtstehenden Beständen und M_{CYj} der des Jungwuchses in dichtstehenden Beständen.
- Der Lichteinfall über dem Bestand ist I_0 .
- k ist der Lichtabsorptionskoeffizient.
- W entspricht der Fallwahrscheinlichkeit abgestorbener Bäume mit $d \geq 10$ cm.

Parameter	Einheit	AG 1	AG 2	AG 3	AG 4	AG 5
Baumgeometrie						
a_{0j}	m	2,94	2,30	1,97	3,11	3,11
a_{1j}	m/cm	0,42	0,42	0,39	30	0,30
a_{2j}	m/cm ²	-0,002	-0,002	-0,002	-0,001	-0,001
s_j	-	25	25	25	25	25
ρ_j	t _{odm} /m ³	0,62	0,57	0,37	0,71	0,62
τ_j	-	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7
h_{Mj}	m	55,0	36,0	25,0	15,0	1,3
Sameneinwuchs						
B_{Sj}	g _{odm}	10	10	10	10	10
N_{Sj}	1/a · 400 m ²	2500	4000	6000	700	700
I_{Sj}	W/m ²	1	1	50	1	1
Produktion						
P_{Mj}	mg _{CO₂} /(dm ² · h)	10,9	11,6	29,1	18,8	10,9
α_j	mg _{CO₂} · m ² /(dm ² · h · W)	0,36	0,20	0,20	0,30	0,36
LAI_j	-	2	2	2	2	2
R_{Pj}	1/a	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16
Mortalität						
M_{Wj}	-	1	1	8	1	1
M_{Yj}	1/a	0,08	0,08	0,16	0,08	0,08
M_{Cj}	1/a	0,04	0,04	0,08	0,04	0,04
M_{CYj}	1/a	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32
Artenunabhängige Parameter						
I_0	W/m ²	335				
k	-	0,7				
W	-	0,4				

Tabelle A.1: Parametrisierung für das Deramakot Forest Reservat, Sabah (Borneo), Malaysia. AG entspricht der Artengruppe im Modell.

Zusätzlich gibt es noch einige graphische Zusammenhänge, die in den Abbildungen A.1 bis A.7 gezeigt werden.

Parameter Einheit	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
FORMIX Gruppe	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1
Baumgeometrie											
s_j -	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
ρ_j t_{odm}/m^3	0,55	0,48	0,55	0,72	0,67	0,54	0,60	0,60	0,50	0,94	0,47
τ_j -	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7
h_{Mj} m	55,0	55,0	55,0	55,0	55,0	36,0	36,0	55,0	55,0	55,0	55,0
Sameneinwuchs											
B_{Sj} g_{odm}	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
N_{Sj} $1/a \cdot 400 m^2$	180	180	180	180	180	1000	1000	180	180	180	180
I_{Sj} W/m^2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Produktion											
P_{Mj} $mgCO_2/(dm^2 \cdot h)$	9,7	8,4	9,7	12,6	11,8	11,0	12,2	10,5	8,8	16,5	8,3
α_j $mgCO_2 \cdot m^2/(dm^2 \cdot h \cdot W)$	0,36	0,31	0,36	0,36	0,41	0,20	0,30	0,36	0,28	0,41	0,26
\widetilde{LAI}_j -	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
R_{Pj} $1/a$	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16
Mortalität											
M_{Wj} -	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
M_{Yj} $1/a$	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08
M_{Cj} $1/a$	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04
M_{CYj} $1/a$	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
	4	3	1	1	2	1	4	1	1	2	5
Baumgeometrie											
s_j -	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
ρ_j t_{odm}/m^3	0,68	0,37	0,63	0,56	0,48	0,65	0,737	0,65	0,70	0,67	0,62
τ_j -	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7
h_{Mj} m	15,0	25,0	55,0	55,0	36,0	55,0	15,0	55,0	55,0	36,0	1,3
Sameneinwuchs											
B_{Sj} g_{odm}	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
N_{Sj} $1/a \cdot 400 m^2$	350	6000	180	180	1000	180	350	180	180	1000	700
I_{Sj} W/m^2	1	50	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Produktion											
P_{Mj} $mgCO_2/(dm^2 \cdot h)$	18,0	29,1	11,1	9,8	9,3	11,4	19,5	11,4	12,2	13,6	10,9
α_j $mgCO_2 \cdot m^2/(dm^2 \cdot h \cdot W)$	0,31	0,20	0,36	0,36	0,20	0,41	0,30	0,36	0,46	0,2	0,41
\widetilde{LAI}_j -	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
R_{Pj} $1/a$	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16
Mortalität											
M_{Wj} -	1	8	1	1	1	1	1	1	1	1	1
M_{Yj} $1/a$	0,08	0,16	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08
M_{Cj} $1/a$	0,04	0,08	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04
M_{CYj} $1/a$	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32	0,32
Artenunabhängige Parameter											
I_0 W/m^2	335										
k -	0,7										
W -	0,4										

Tabelle A.2: Parametrisierung (22 Artengruppen) für das Deramakot Forest Reservat, Sabah (Borneo), Malaysia.

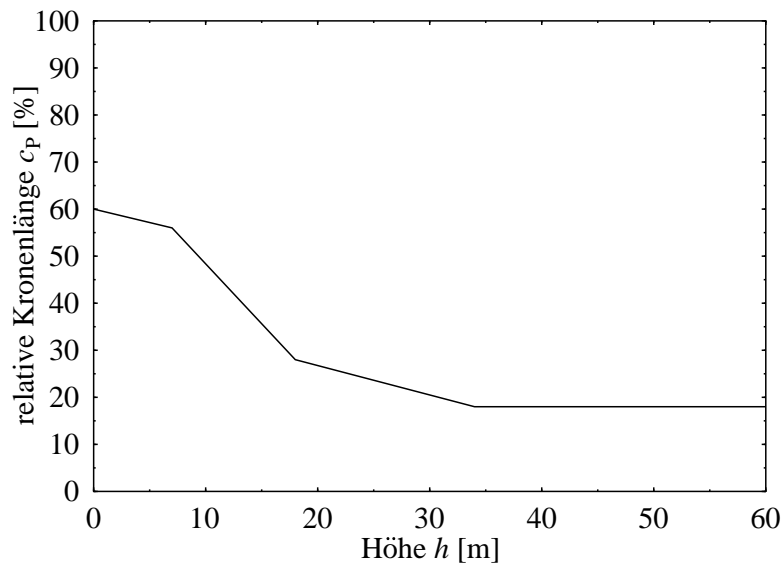


Abbildung A.1: Die Abhängigkeit der relativen Kronenlänge c_P von der Baumhöhe h (nach Richards, 1936; Burgess, 1961; Poker, 1993).

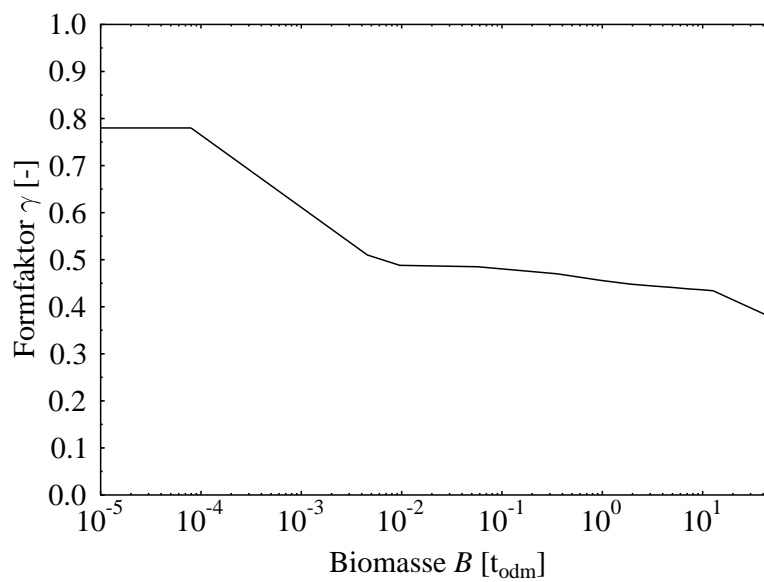


Abbildung A.2: Der Formfaktor γ_j als Funktion der Biomasse B (nach Huth et al., 1996).

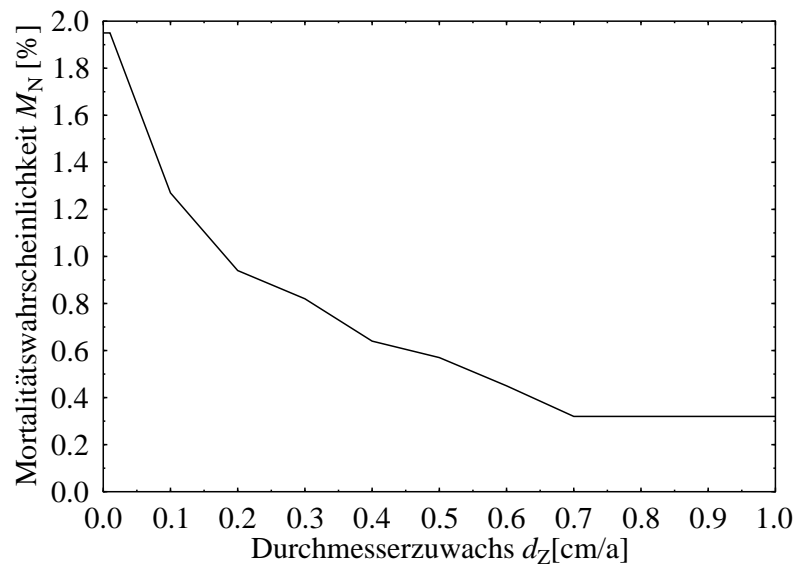


Abbildung A.3: Die Mortalitätswahrscheinlichkeit M_n in Abhängigkeit vom Durchmesserzuwachs d_Z (nach Swaine, 1989).

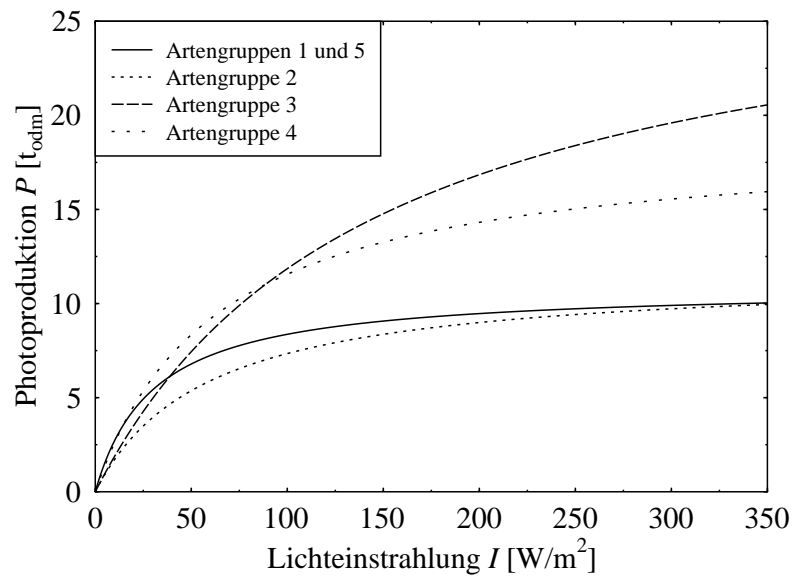


Abbildung A.4: Lichtantwortkurve $P(I)$ der Photosynthese, Gleichung 3.8 (nach dem Ansatz von Monsi und Saeki, 1953).

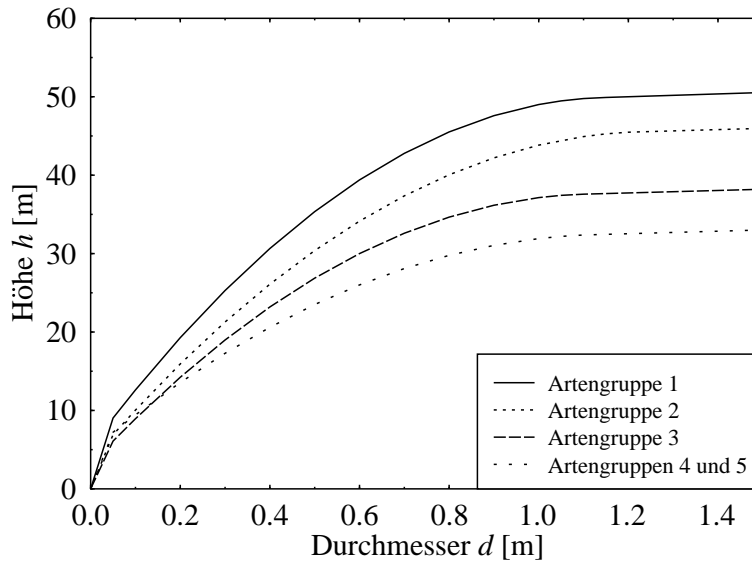


Abbildung A.5: Das Höhen-Durchmesser-Verhältnisses $h(d)$, Gleichung 3.4, das sich aus den drei Koeffizienten a_{0_j} , a_{1_j} und a_{2_j} ergibt.

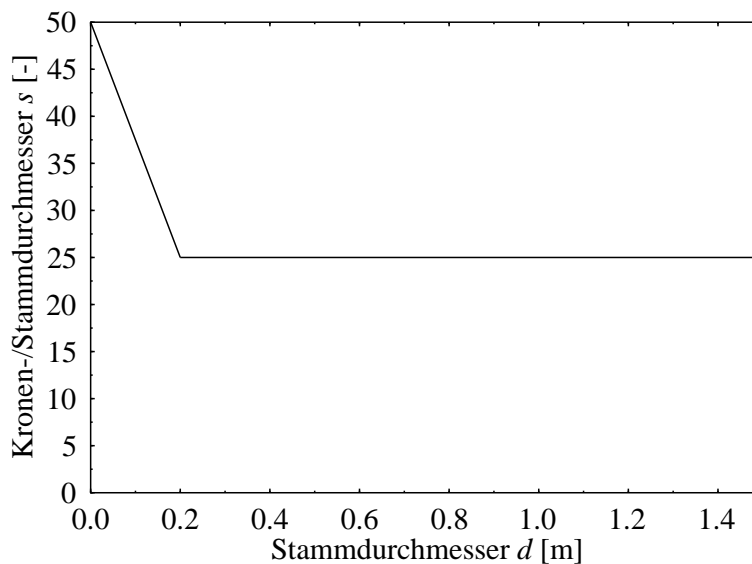


Abbildung A.6: Modifiziertes Kronen-/Stammdurchmesserverhältnis $s(d)$.

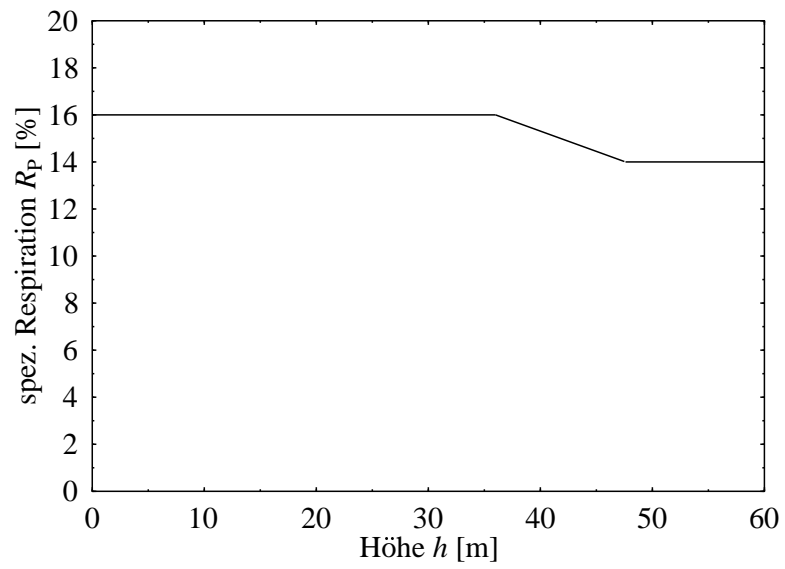


Abbildung A.7: Modifizierte spezifische Respiration $R_P(h)$ für Überstände.

Anhang B

Inventurdaten des Deramakot Forest Reservats

Im folgenden finden sich die Inventurdaten verschiedener Probestflächen aus dem Deramakot Forest Reservat in Sabah (Borneo), Malaysia. Bei der Inventur der Bestände wurden auf unterschiedlich großen Probestflächen Bäume einzeln bestimmt und vermessen (Schlensog, 1995). Es wurden alle Bäume oberhalb eines Grenzdurchmessers, bzw. beim Jungwuchses ($h \leq 1,5$ m) alle Pflanzen bestimmt. Durch Normierung auf eine Einheitsfläche (einen Hektar) ist es möglich, die unterschiedlichen Messungen in einer Verteilung zusammenzufassen. Durch dieses Vorgehen erhält man eine Klasse 0, in der sich alle Bäume unterhalb von 1,5 m Höhe befinden. In der darauffolgenden Klasse finden sich alle Individuen wieder, deren Höhe 1,5 m überschreitet, und die die Durchmesserkriterien der Klasse erfüllen.

Sollte der Durchmesser eines Baumes genau einem Grenzdurchmesser entsprechen, so wird der Baum der niedrigeren Klasse zugeteilt.

Die Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen ergeben sich, wenn die Baumarten nach den in Kapitel 3.3 genannten Kriterien zu den fünf Wuchsgruppen aggregiert werden.

Die Bestände wurden zu Vergleichszwecken in Durchmesserklassen mit 5 cm bzw. 10 cm Abstand eingeteilt. Vergleichende Untersuchungen zu diesen unterschiedlichen Ausgangssituationen finden sich in Kapitel 5.

Die verschiedenen Bestände sind im einzelnen:

- Ausgewachsene Primärwaldbestände am Hang (P1), auf der Kuppe (P2) und mit einer natürlichen Bestandeslücke (P3),
- Sekundärwaldbestände mit geringem Pionierwuchs am Hang (S1) und auf der Kuppe (S2),
- Sekundärwaldbestände mit Unterholz (M1), bzw. Bambus (M2) als dominierendem Pionierbewuchs,,
- Lichtung eines Sekundärwaldes (L1), die durch schonende Holznutzung entstand.

Näheres zu den Beständen findet sich in Schlensog (1995).

Da in dieser Arbeit nur Simulationen mit den Beständen P1 und L1 diskutiert werden, sind im folgenden nur deren Inventurdaten zu finden.

Klasse	Durchmesser [cm]	Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 3	Gruppe 4	Gruppe 5
0	Höhe < 1,5 m	22542	38983	0	6271	6780
1	0-10	2349	600	0	1067	0
2	10-20	168	122	22	11	0
3	20-30	67	44	0	0	0
4	30-40	31	17	5	2	0
5	40-50	16	7	1	5	0
6	50-60	12	2	0	1	0
7	60-70	6	0	0	0	0
8	70-80	4	1	0	0	0
9	80-90	1	0	0	0	0
10	90-100	4	0	0	0	0
11	100-110	2	0	0	0	0
12	110-120	1	0	0	0	0
13	120-130	1	0	0	0	0
14	130-140	1	0	0	0	0
15	140-150	0	0	0	0	0
0	Höhe < 1,5 m	22542	38983	0	6271	6780
1	0-5	2133	533	0	1067	0
2	5-10	216	67	0	0	0
3	10-15	90	67	11	0	0
4	15-20	78	56	11	11	0
5	20-25	22	33	0	0	0
6	25-30	44	11	0	0	0
7	30-35	21	7	2	1	0
8	35-40	10	10	2	1	0
9	40-45	10	4	0	2	0
10	45-50	6	4	1	2	0
11	50-55	7	2	0	1	0
12	55-60	5	0	0	0	0
13	60-65	5	0	0	0	0
14	65-70	1	0	0	0	0
15	70-75	4	0	0	0	0
16	75-80	0	1	0	0	0
17	80-85	0	0	0	0	0
18	85-90	1	0	0	0	0
19	90-95	2	0	0	0	0
20	95-100	1	0	0	0	0
21	100-105	1	0	0	0	0
22	105-110	1	0	0	0	0
23	110-115	1	0	0	0	0
24	115-120	0	0	0	0	0
25	120-125	1	0	0	0	0
26	125-130	0	0	0	0	0
27	130-135	1	0	0	0	0
28	135-140	0	0	0	0	0
29	140-145	0	0	0	0	0
30	145-150	0	0	0	0	0

Tabelle B.1: Bestand P1: Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen eines Primärwaldes am Hang.

Klasse	max. Durchmesser [cm]	Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 3	Gruppe 4	Gruppe 5
0	Höhe < 1,5 m	14407	0	1356	9492	12881
1	0-10	3133	0	67	267	67
2	10-20	22	33	33	0	0
3	20-30	0	11	67	0	0
4	30-40	22	4	10	0	0
5	40-50	17	2	2	1	0
6	50-60	5	0	1	0	0
7	60-70	5	0	0	2	0
8	70-80	4	0	0	0	0
9	80-90	1	1	0	1	0
10	90-100	0	0	0	0	0
11	100-110	0	0	0	0	0
12	110-120	0	0	0	0	0
13	120-130	1	0	0	0	0
14	130-140	0	0	0	0	0
15	140-150	1	0	0	0	0
0	Höhe < 1,5 m	14407	0	1356	9492	12881
1	0-5	3133	0	67	267	67
2	5-10	0	0	0	0	0
3	10-15	11	11	22	0	0
4	15-20	11	22	11	0	0
5	20-25	0	11	44	0	0
6	25-30	0	0	22	0	0
7	30-35	10	1	5	0	0
8	35-40	12	2	5	0	0
9	40-45	10	1	2	1	0
10	45-50	7	1	0	0	0
11	50-55	2	0	1	0	0
12	55-60	2	0	0	0	0
13	60-65	2	0	0	2	0
14	65-70	2	0	0	0	0
15	70-75	4	0	0	0	0
16	75-80	0	0	0	0	0
17	80-85	1	0	0	1	0
18	85-90	0	1	0	0	0
19	90-95	0	0	0	0	0
20	95-100	0	0	0	0	0
21	100-105	0	0	0	0	0
22	105-110	0	0	0	0	0
23	110-115	0	0	0	0	0
24	115-120	0	0	0	0	0
25	120-125	1	0	0	0	0
26	125-130	0	0	0	0	0
27	130-135	0	0	0	0	0
28	135-140	0	0	0	0	0
29	140-145	0	0	0	0	0
30	145-150	1	0	0	0	0

Tabelle B.2: Bestand L1: Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen eines bewirtschafteten Sekundärwaldes mit Lichtung.

Anhang C

Simulationen zur Holznutzung

Simulationen, die mit den in Kapitel 6 dargelegten Annahmen gemacht wurden, werden im folgenden dargestellt. Im wesentlichen wird zwischen den zwei Nutzungsstrategien (der konventionellen und der schonenden Nutzung) sowie der Länge des Nutzungszyklus unterschieden.

In diesem Anhang sind die Ergebnisse von Simulationsläufen einer bestimmten Zykluslänge auf einer Seite dargestellt. Im einzelnen finden sich dort das dynamische Verhalten des im Bestand verbleibenden Stammvolumens, die Zahl der geernteten Bäume je Hektar und Nutzungszyklus sowie eine Gegenüberstellung der über der Zeit aufsummierten geernteten Stammvolumina¹ und die angerichteten Ernteschäden.

Bei allen Läufen wurden der gleiche Bestand (P1) simuliert. Die Simulationen wurden mit dem Standardparametersatz sowie den schon zuvor gewählten Einstellungen durchgeführt ($dt = 1a$, $dz = 0,5 m$). Die Simulationsfläche beträgt 4 ha Regenwald. Die Nutzung beginnt erst ab dem Simulationsjahr 200, wenn der Regenwald sich in seinem dynamischen Gleichgewicht befindet.

Weitere Erläuterungen und Diskussion der Ergebnisse finden sich im Kapitel 6.

¹Sollte eine Zykluslänge gewählt werden, bei der zum Ende des simulierten Zeitraums keine Holznutzung mehr stattfindet, wird das dann im Bestand stehende nutzbare Stammvolumen zum Erntevolumen hinzugezählt, um einen Vergleich mit den anderen Läufen zu ermöglichen. Im vorliegenden Fall wurde so bei einer Zykluslänge von 60 Jahren vorgegangen.

Zykluslänge: 20 Jahre

konventionelle Nutzung

schonende Nutzung

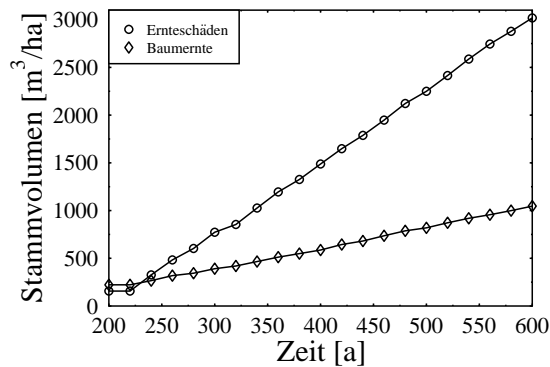
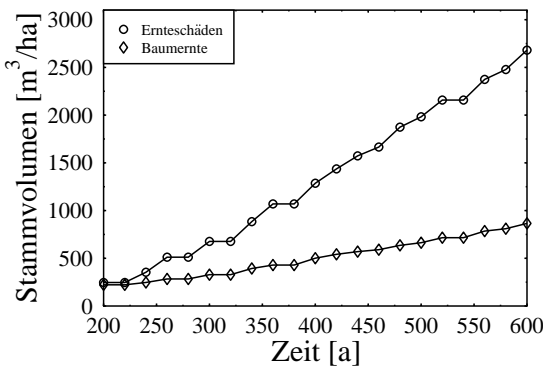
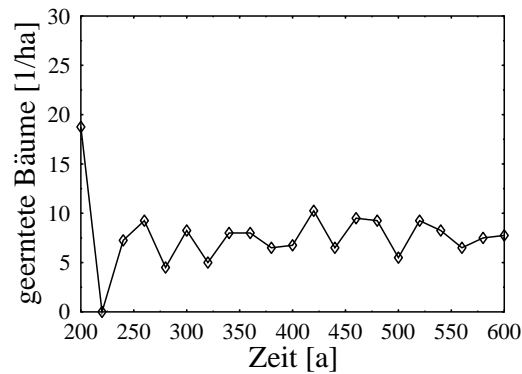
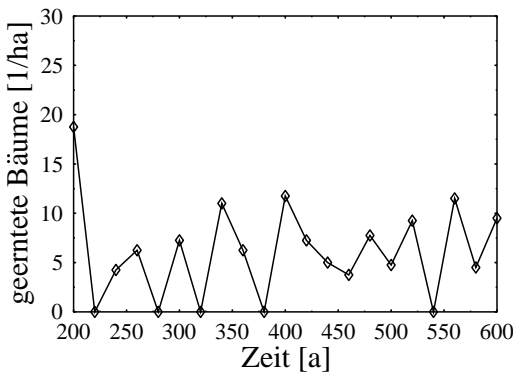
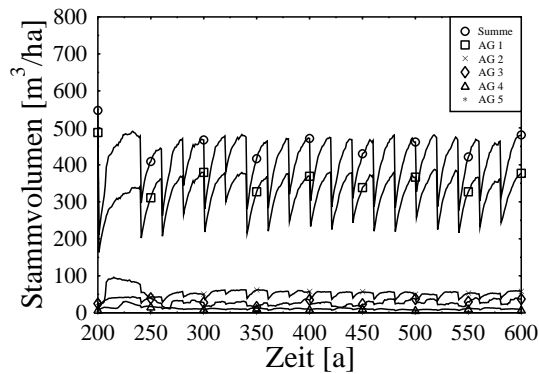
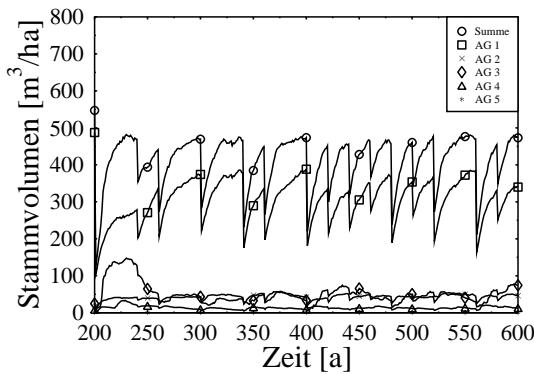
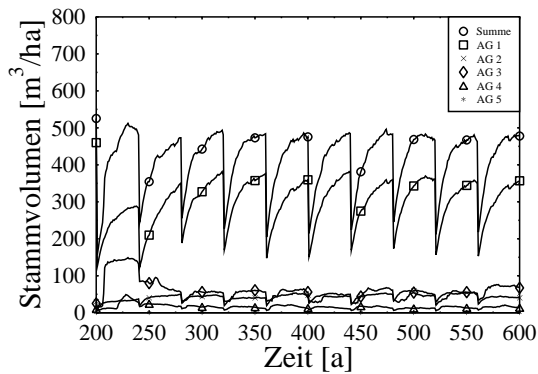


Abbildung C.1: Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 20 Jahren; oben: zeitlicher Verlauf des Stammvolumen ($d \geq 10$ cm) im Bestand; mitte: Anzahl der geernteten Stämme je Nutzung; unten: aufsummiertes Erntevolumen bzw. geschädigtes Volumen.

Zykluslänge: 40 Jahre

konventionelle Nutzung



schonende Nutzung

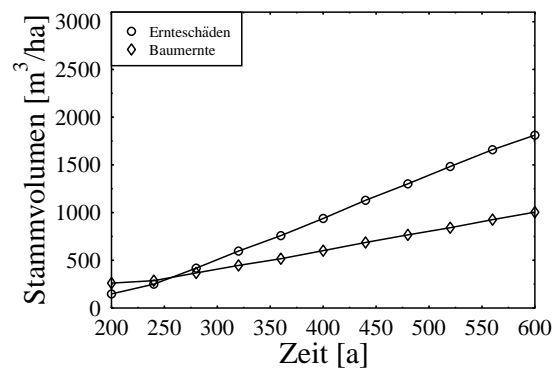
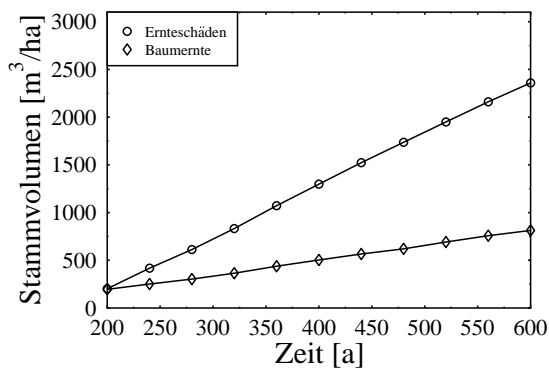
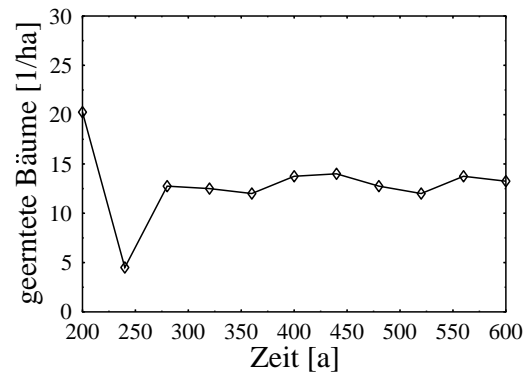
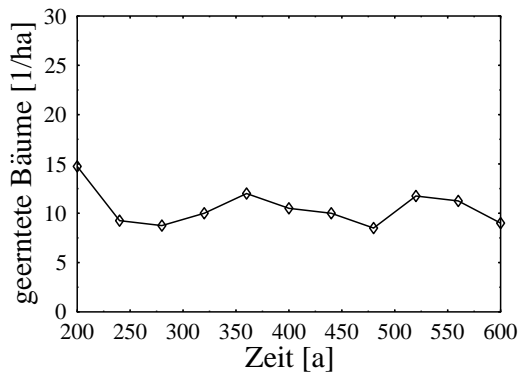
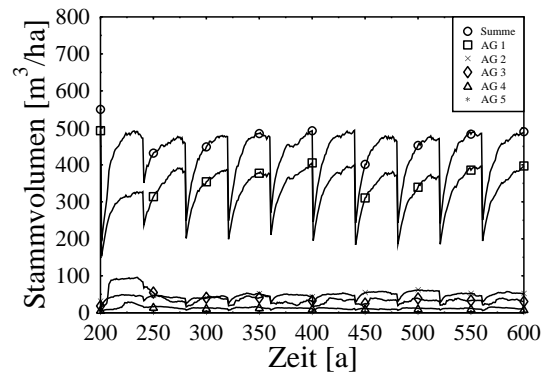
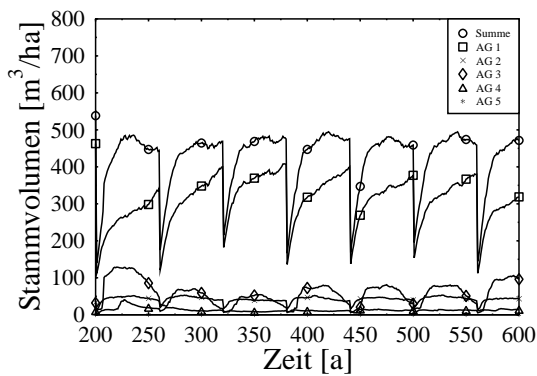


Abbildung C.2: Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 40 Jahren; oben: zeitlicher Verlauf des Stammvolumen ($d \geq 10$ cm) im Bestand; mitte: Anzahl der geernteten Stämme je Nutzung; unten: aufsummiertes Erntevolumen bzw. geschädigtes Volumen.

Zykluslänge: 60 Jahre

konventionelle Nutzung



schonende Nutzung

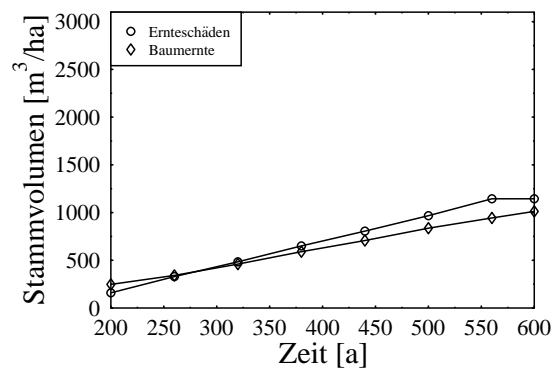
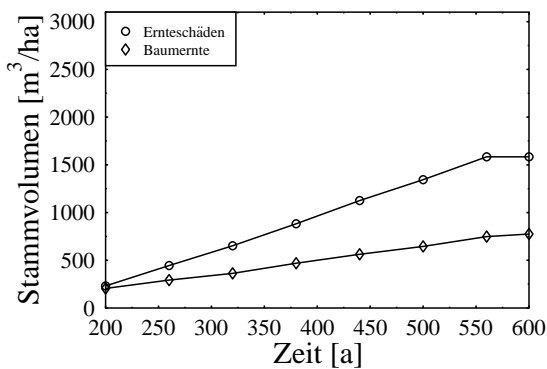
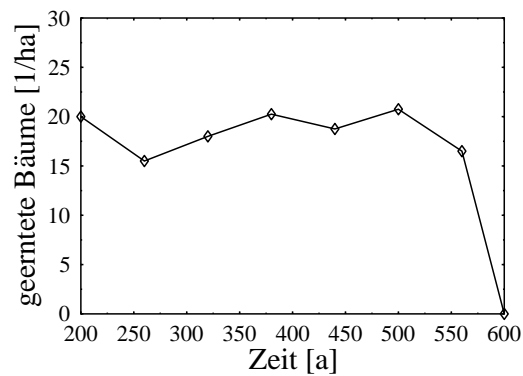
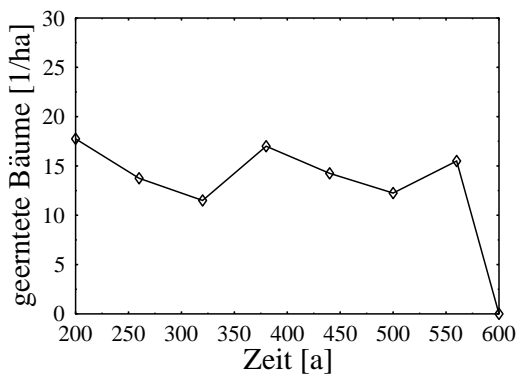
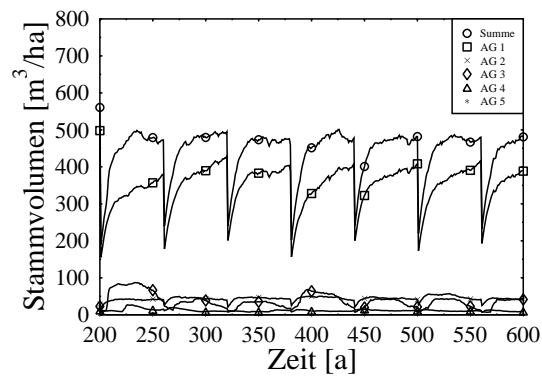


Abbildung C.3: Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 60 Jahren; oben: zeitlicher Verlauf des Stammvolumen ($d \geq 10$ cm) im Bestand; mitte: Anzahl der geernteten Stämme je Nutzung; unten: aufsummiertes Erntevolumen bzw. geschädigtes Volumen.

Zykluslänge: 80 Jahre

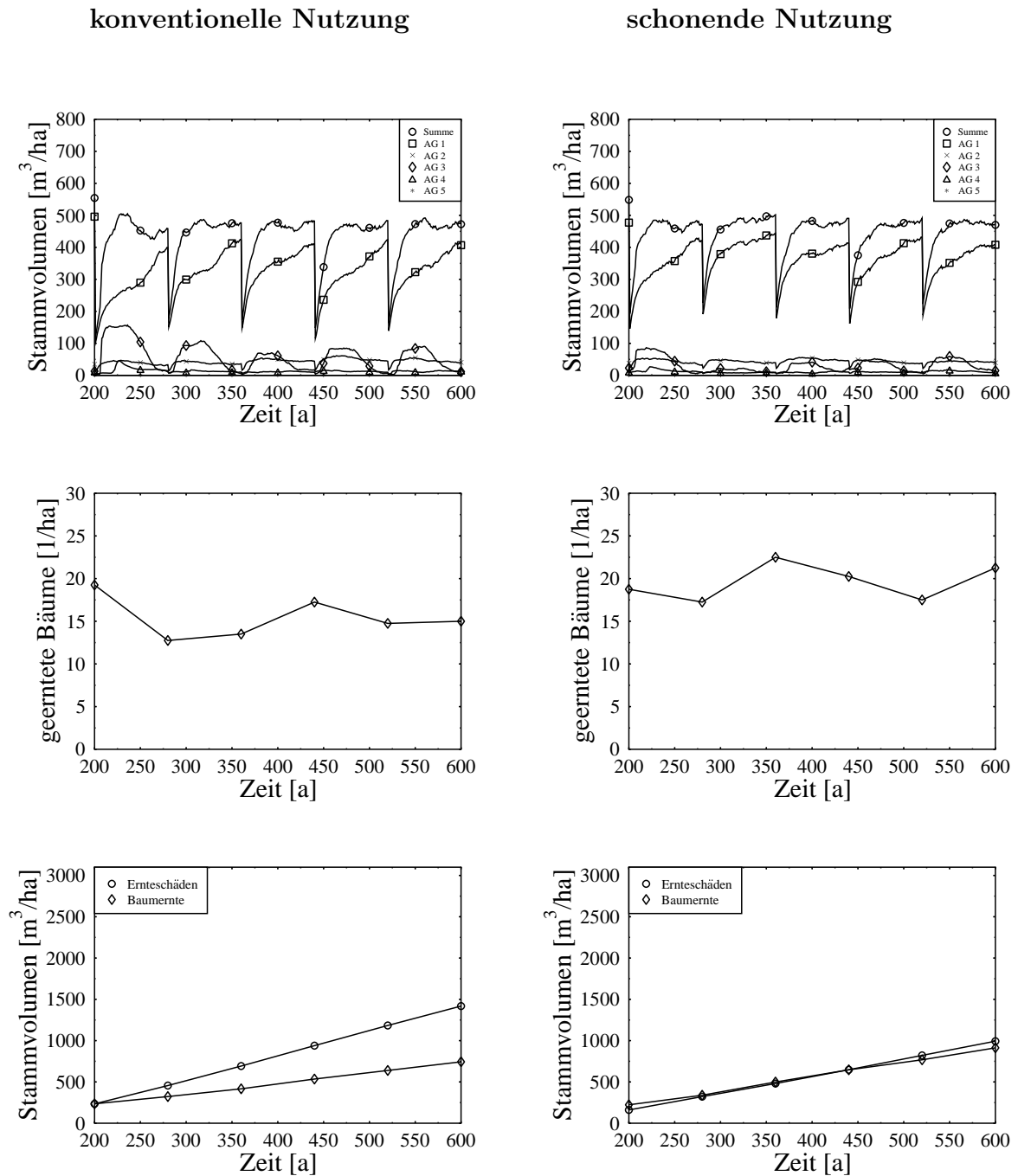
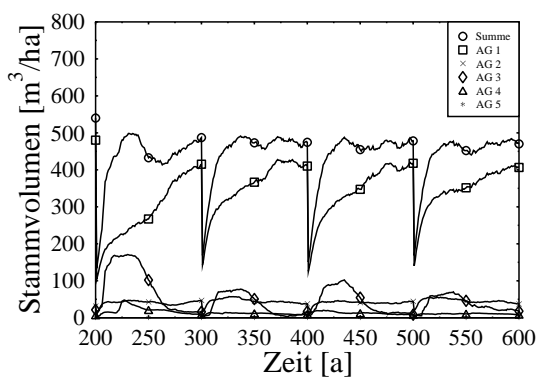


Abbildung C.4: Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 80 Jahren; oben: zeitlicher Verlauf des Stammvolumen ($d \geq 10$ cm) im Bestand; mitte: Anzahl der geernteten Stämme je Nutzung; unten: aufsummiertes Erntevolumen bzw. geschädigtes Volumen.

Zykluslänge: 100 Jahre

konventionelle Nutzung



schonende Nutzung

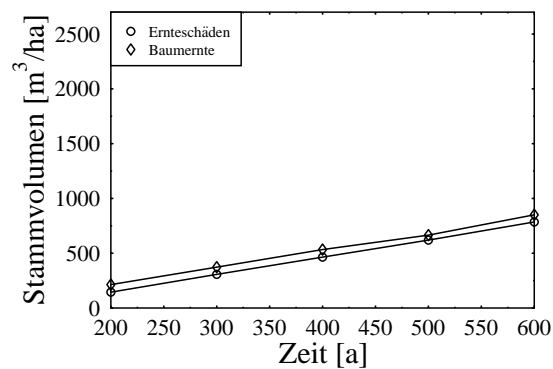
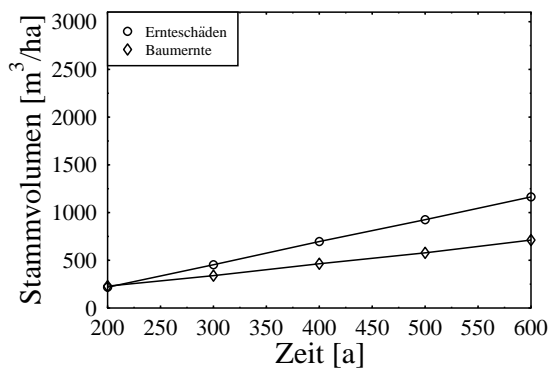
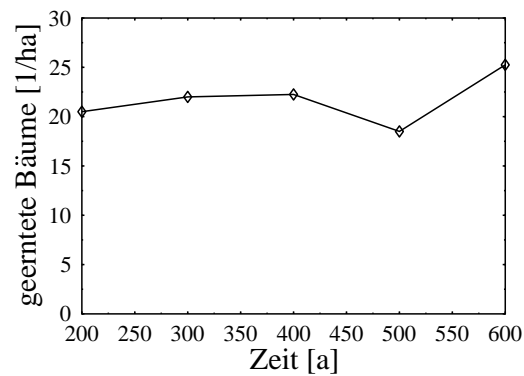
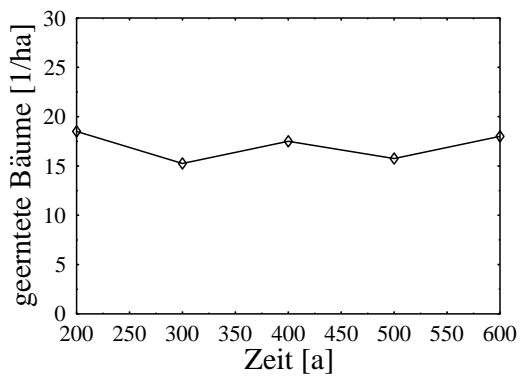
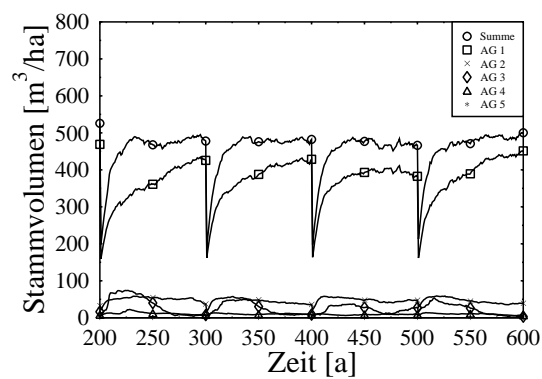


Abbildung C.5: Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 100 Jahren; oben: zeitlicher Verlauf des Stammvolumen ($d \geq 10$ cm) im Bestand; mitte: Anzahl der geernteten Stämme je Nutzung; unten: aufsummiertes Erntevolumen bzw. geschädigtes Volumen.

Anhang D

Messungen zur Lückenbildungsdynamik

P. J. Van der Meer und F. Bongers (1996) haben in ihren ausführlichen Messungen die Lückenbildungsdynamik eines zwölf Hektar großen Waldgebietes beschrieben. Die Messungen wurden in einem tropischen Regenwald in Französisch-Guayana, Südamerika, vorgenommen. Da es sich um eine andere Regenwaldformation handelt, ist die Übertragbarkeit auf einen malaysischen Regenwald nicht selbstverständlich. Es hat sich jedoch gezeigt, daß die Lückenbildung in unterschiedlichen Regenwaldformationen ähnlich verläuft (Whitmore, 1993; Terborgh, 1993).

Im Hauptteil der angesprochenen Arbeit wird die Anzahl umfallender, bzw. geschädigter Bäume in Abhängigkeit ihres Durchmessers *dbh* dargestellt. Wichtige Ergebnisse von Van der Meer und Bongers, die für die Modellierung von Interesse sind:

- Bäume, die beim Umfallen andere Individuen mitreißen, haben einen signifikant größeren Durchmesser *dbh* als ihre Opfer.
- Pro Hektar und Jahr entstehen 132 m^2 neue Gapfläche, wenn als Gap eine Lücke im Kronendach auf 20m Höhe betrachtet wird.
- Es fallen pro Hektar und Jahr 3 Bäume selbst um, bzw. große Äste fallen ab; 12 Bäume pro Hektar und Jahr werden durch die Fallprozesse geschädigt oder erschlagen.
- Der qualitative Verlauf der durch umfallende Bäume beschädigten oder erschlagenen Bäume entspricht der Stammzahl-Durchmesser-Verteilung des Bestandes, d. h. die Wahrscheinlichkeit ein Opfer umfallender Bäume zu werden ist unabhängig vom Stammdurchmesser.
- Der qualitative Verlauf der umfallenden Bäume entspricht nicht der Stammzahl-Durchmesser-Verteilung des Bestandes, vielmehr fallen große Bäume leichter um als kleine.

Diese Ergebnisse wurden im Kapitel 3.6.4 *Mortalität und Lückenbildungsdynamik* berücksichtigt.

Die relativen Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen sind im einzelnen:

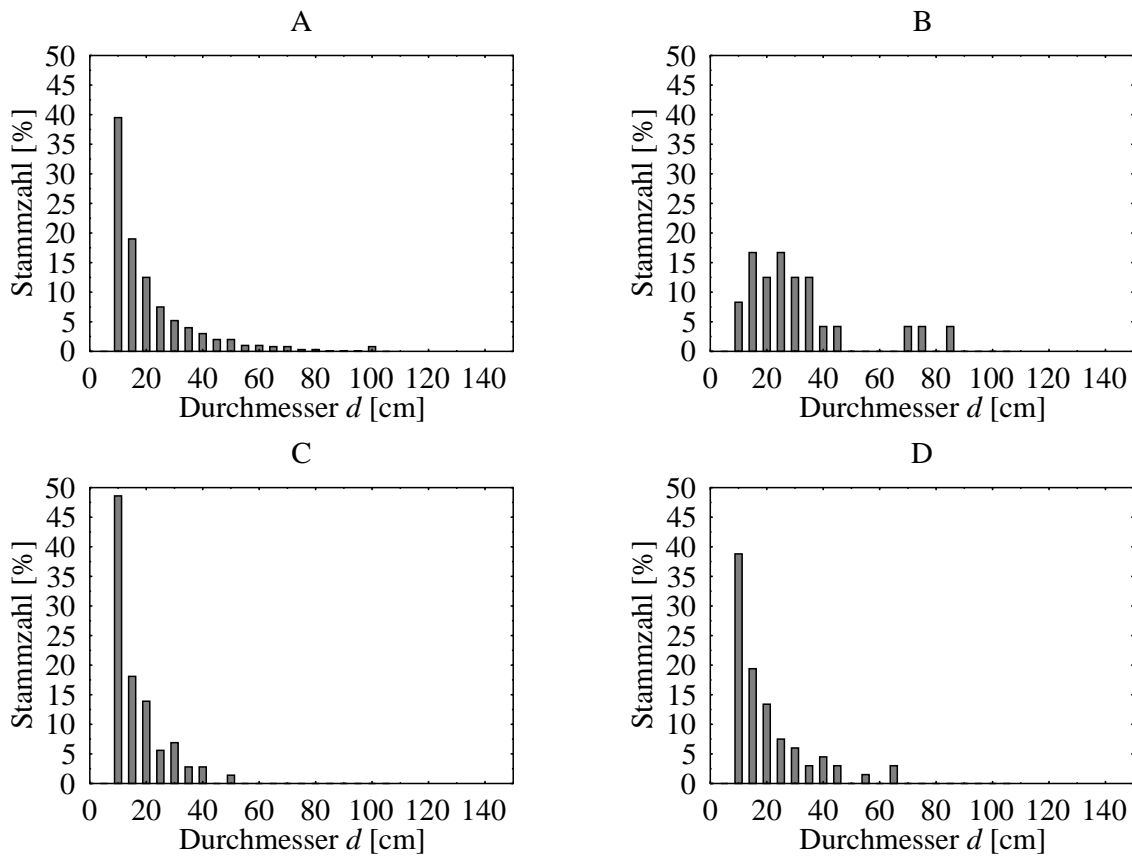


Abbildung D.1: Messungen zur Lückenbildung nach Van der Meer und Bongers (1996); A: Unbeeinträchtigte Bäume; B: Selbstumfallende Bäume; C: Erschlagene Bäume; D: Beschädigte Bäume. Die Prozentangaben spiegeln die Verteilung in den Durchmesserklassen wieder, d. h. 100 % entsprechen immer der am betrachteten Prozeß beteiligten Baumzahl.

Abbildungsverzeichnis

3.1	Räumliche Diskretisierung eines Simulationsgebietes.	23
3.2	Schematische Darstellung der Verknüpfung der Teilmodelle.	26
3.3	Zusammenhänge zwischen einzelnen geometrischen Größen.	27
3.4	Darstellung eines Modellbaumes.	28
3.5	Lichtantwortkurve $P(I)$ der Photosynthese.	30
3.6	Modifizierte spezifische Respiration $R_P(h)$ für Überständler.	31
3.7	Lichtabschattung innerhalb eines Transekts.	32
3.8	Durchmesserzuwachsabhängige Mortalität $M_N(d_Z)$	34
4.1	Simulationsergebnisse eines ausgewachsenen Primärwalds (Bestand P1), Teil 1. . .	37
4.2	Simulationsergebnisse eines ausgewachsenen Primärwalds (Bestand P1), Teil 2. .	37
4.3	Bestand P1: Verlauf des aufsummierten Blattflächenindex in Abhängigkeit von der Höhe.	39
4.4	Bestand P1: Durchmesserzuwachs d_Z in Abhängigkeit vom Durchmesser d	40
4.5	Simulationsergebnisse eines Sekundärwalds mit Lichtung (Bestand L1)	42
4.6	Simulationsergebnisse eines Kahlschlags	43
4.7	Stammzahl-Durchmesser-Verteilung des Gleichgewichtes.	44
4.8	Kronenbedeckung im Gleichgewicht in unterschiedlichen Höhenlagen.	46
5.1	Ergebnisse mit unterschiedlicher zeitlicher Diskretisierung dt	49
5.2	Ergebnisse mit unterschiedlicher vertikaler Diskretisierung Δz	50
5.3	Ergebnisse mit unterschiedlicher Simulationsfläche.	51
5.4	Ergebnisse mit unterschiedlicher anfänglicher Durchmesserdiskretisierung. . . .	52
6.1	Zeitlicher Verlauf des Stammvolumens und der Artenzusammensetzung bei un- terschiedlicher Nutzung.	59
6.2	Aufsummierte Ernteerträge und Ernteschäden nach 400 bewirtschafteten Jahren.	60
7.1	Simulationsergebnisse mit 22 Artengruppen.	64
7.2	Artenzusammensetzung bei 22 Artengruppen. Teil 1.	66
7.3	Artenzusammensetzung bei 22 Artengruppen. Teil 2.	67

A.1	Höhenabhängige relative Kronenlänge $c_P(h)$	82
A.2	Biomassenabhängiger Formfaktor $\gamma(B)$	82
A.3	Durchmesserzuwachsabhängige Mortalität $M_N(d_Z)$	83
A.4	Lichtantwortkurve $P(I)$ der Photosynthese	83
A.5	Höhen-Durchmesser-Verhältnisses $h(d)$	84
A.6	Modifiziertes Kronen-/Stammdurchmesser Verhältnis $s(d)$	84
A.7	Modifizierte spezifische Respiration $R_P(h)$ für Überständer.	85
C.1	Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 20 Jahren. . . .	92
C.2	Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 40 Jahren. . . .	93
C.3	Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 60 Jahren. . . .	94
C.4	Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 80 Jahren. . . .	95
C.5	Simulationsergebnisse der Holznutzung bei einer Zykluslänge von 100 Jahren. . . .	96
D.1	Messungen zur Lückenbildung nach Van der Meer und Bongers (1996).	98

Tabellenverzeichnis

2.1	Klassifikation tropischer Feuchtwälder.	14
2.2	Eigenschaften von Pionier- und Klimaxbaumarten.	15
3.1	Aggregation der FORMIX-Artengruppen.	21
3.2	Charakteristika der aggregierten Artengruppen.	21
5.1	Vergleich der Programmlaufzeiten.	48
5.2	Sensitivitätsanalyse der Modellparameter.	54
6.1	Nutzungsschäden nach Durchmesserklassen.	61
A.1	Parametrisierung für das Deramakot Forest Reservat, Sabah (Borneo), Malaysia.	80
A.2	Parametrisierung (22 Artengruppen) für das Deramakot Forest Reservat, Sabah (Borneo), Malaysia.	81
B.1	Bestand P1: Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen eines Primärwaldes am Hang.	88
B.2	Bestand L1: Stammzahl-Durchmesser-Verteilungen eines bewirtschafteten Sekundärwaldes mit Lichtung.	89

Symbolverzeichnis

Symbol	Einheit	Beschreibung
α_j	$[\text{mgCO}_2\text{m}^2/(\text{dm}^2\cdot\text{h}\cdot\text{W})]$	Anfangssteigung der Lichtantwortkurve
γ_i	[-]	Formfaktor der zylindrischen Baumstammapproximation
δ_i	[-]	Reduktionsfaktor für übervolle Kronenschichten
κ	[-]	2,389: Umrechnungsfaktor von $\text{mgCO}_2/(\text{dm}^2\cdot\text{h})$ zu $t_{\text{odm}}/(\text{ha}\cdot\text{a})$
ρ_j	$[\text{t}_{\text{odm}}/\text{m}^3]$	Holzdichte
τ_j	[-]	Stammholzanteil an der oberirdischen Biomasse
A	$[\text{m}^2]$	Grundfläche eines Transekts (typ. 400 m^2)
a_{0j}	[-]	Koeffizient des Polynoms der Höhen-Durchmesser-Beziehung
a_{1j}	[-]	Koeffizient des Polynoms der Höhen-Durchmesser-Beziehung
a_{2j}	[-]	Koeffizient des Polynoms der Höhen-Durchmesser-Beziehung
B_i	$[\text{t}_{\text{odm}}]$	oberirdische Biomasse pro Baum der Kohorte i
B_{Si}	$[\text{t}_{\text{odm}}]$	Biomasse pro Sämling
B_{Ti}	$[\text{g}_{\text{odm}}]$	Stamm biomasse pro Baum
c_i	[-]	Kronenlänge
c_{Pi}	[-]	Anteil Kronenlänge an Gesamthöhe
d_i	[m]	Stammdurchmesser in Brusthöhe, auch <i>dbh</i> genannt
d_{Mj}	[m]	maximaler Stammdurchmesser
d_{Zi}	$[\text{mm}/\text{a}]$	Durchmesserzuwachs in Brusthöhe
dbh_i	[m]	Stammdurchmesser in Brusthöhe, im Modell durch d repräsentiert
E_+	[div.]	maximale Abweichung einer Ergebnisgröße der Sensitivitätsanalyse nach oben
E_-	[div.]	maximale Abweichung einer Ergebnisgröße der Sensitivitätsanalyse nach unten
f_i	$[\text{m}^2]$	Kronenprojektionsfläche
$F(z)$	$[\text{m}^2/\text{m}^2]$	Kronenbedeckung
gbh_i	[m]	Stammumfang in Brusthöhe
h_i	[m]	Baumhöhe
h_{Mj}	[m]	maximale Baumhöhe
i	[-]	Kohortenindex
I_0	$[\text{W}/\text{m}^2]$	Lichteinfall über Kronendach
I_i	$[\text{W}/\text{m}^2]$	Lichteinfall über der Krone eines Einzelbaumes
I_F	$[\text{W}/\text{m}^2]$	Lichteinstrahlung auf Waldboden
I_{Sj}	$[\text{W}/\text{m}^2]$	minimale Einstrahlung für Samenkeimung
j	[-]	Artengruppe
k	[-]	Lichtabsorptionskoeffizient
l	[-]	Plotindex

Symbol	Einheit	Beschreibung
L_i	[-]	aufsummierter Blattflächenindex oberhalb einer Baumkrone
LAD	[m ² /m ³]	Blattflächendichte
$LAI(z)$	[-]	Blattflächenindex einer Kronenschicht
\widetilde{LAI}_j	[-]	Blattflächenindex je Baum
m	[-]	Anzahl der Transekte
M_i	[1/a]	abgestorbene Bäume
M_{Cj}	[1/a]	Mortalitätsrate in übervollen Beständen
M_{CYj}	[1/a]	Mortalitätsrate in übervollen Beständen des Jungwuchses
M_{Ni}	[1/a]	normale Mortalitätsrate
M_{Yj}	[1/a]	Mortalitätsrate des Jungwuchses
M_{Wj}	[1/a]	artenspezifischer Wichtungsfaktor der Mortalität
$n(l, t)$	[-]	Anzahl der Kohorten in Plot l zur Zeit t
N_i	[1/ha]	Baumzahl der Kohorte i
N_{Sj}	[1/(a·400m ²)]	Sämlingseintrag
OBA_i	[m ² /ha]	aufsummierte Basalfläche der den Baum i überragenden Bäume
P_i	[mgCO ₂ /(dm ² ·h)]	Photosyntheseproduktion pro Zeit und Blattfläche
P_{Mj}	[mgCO ₂ /(dm ² ·h)]	maximale Photosyntheseproduktion pro Zeit und Blattfläche
\tilde{P}_i	[t _{odm} /(ha · a)]	Biomassenproduktion pro Zeit und Hektar
\hat{P}_i	[t _{odm} /a]	Biomassenproduktion pro Zeit und Baum
R_i	[t _{odm} /a]	Respiration eines Einzelbaumes (inkl. Totholz)
R_{Pj}	[1/a]	spezifische Respirationsrate an der oberirdischen Biomasse
s_j	[-]	Durchmesser Verhältnis Krone/Stamm
ST	[div.]	Standardwert eines Parameters
SV_i	[m ³]	Stammvolumen eines Einzelbaumes
V	[-]	Variationsergebnis der Sensitivitätsanalyse
W	[1/a]	Fallwahrscheinlichkeit für abgestorbene Bäume
t	[a]	Simulationszeit
z	[m]	Höhe der jeweiligen Kronenschicht

Einheitenverzeichnis

Einheit	Erläuterung
a	Jahr
cm	Zentimeter
dm	Dezimeter
g _{odm}	Gramm organischer Trockenmasse
h	Stunde
ha	Hektar (= 10 000 m ²)
m	Meter
mgCO ₂	Milligramm Kohlendioxid
t _{odm}	Tonne organischer Trockenmasse
W	Watt