

Globale Modellierung der Erdenverteilung und der Leguminosendichte zur Verwendung in globalen N₂ Fixierungsmodellen

Inaugural Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

in den Naturwissenschaften

(Fachrichtung Biologie)

der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von

Abdulla Sakalli

2012

Dekan: Prof. Dr. Holger Zorn

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Gerd Esser

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Christoph Müller

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich, die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen Hilfsmittel als die angegebenen verwendet zu haben. Alle Textstellen, die ich wörtlich oder sinngemäß aus Publikationen entnommen habe und alle Textstellen, die ich auf der Basis mündlicher Auskünfte verfasst habe, sind in der Arbeit kenntlich gemacht.

Göteborg, Schweden 20.06.2012

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	15
1.1	Vorkommen der Erlen	15
1.2	Vorkommen der Leguminosen	16
1.3	Der Einfluss von ökologischen Faktoren auf die Verbreitung und das Wachstum von Pflanzen	17
1.3.1	Klima	17
1.3.2	Vegetation	17
1.3.3	Boden	18
1.4	Anwendung der Informationen über das Vorkommen der Erlen und die Dichte der Leguminosen bei der Modellierung der Stickstofffixierung	19
2	Fragestellung, Ziele und Arbeitsschritte	20
3	Stand des Wissens	21
3.1	Der Kreislauf des Kohlenstoffs in der terrestrischen Biosphäre	21
3.1.1	Bedeutung des Kohlenstoffs für das Ökosystem	22
3.1.2	Quellen	22
3.1.3	Senken	23
3.2	Stickstoffkreislauf in der terrestrischen Biosphäre	24
3.2.1	Stickstoffeinträge in das Ökosystem	25
3.2.1.1	Anthropogene und industrielle Stickstofffixierung	25
3.2.1.2	Stickstoff-Input durch Blitze	26
3.2.1.3	Biologische Stickstofffixierung	26
3.2.2	Stickstoff-Verluste aus dem Ökosystem	28
3.2.2.1	Denitrifikation	28
3.2.2.2	Nitrifikation	28
3.2.2.3	Leaching	28
3.3	Bedeutung des Stickstoffs für das Verständnis des Kohlenstoffhaushalts	29
3.4	Einfluss der stickstofffixierenden Pflanzen auf den Kohlenstoff- und den Stickstoffkreislauf	30
3.5	Modellierung der Stickstofffixierung und Modellbeispiele	30
3.5.1	Mechanistische Modellierung der biologischen N ₂ Fixierung bei Leguminosen	31
3.5.2	CENTURY Modell	31
3.5.3	Ein Modell für die biologische Stickstofffixierung in natürlichen Ökosystemen auf globaler Ebene	31

3.5.4	Ein empirisches Modell für die Quantifizierung der symbiotischen N ₂ Fixierung	32
3.5.5	Globales dynamisches Stickstoffmodell (DyN)	32
3.5.6	Ein Modell für die Stickstofffixierung bei Leguminosen	32
3.5.7	Modellierung der Wechselwirkungen zwischen Stickstoff und Kohlenstoff in der Biosphäre (NCIM)	32
3.5.8	Schwächen bisheriger Modelle der Stickstofffixierung	33
3.6	Bisher verfügbare Ansätze zur Modellierung der Verbreitung von Stickstofffixierenden Pflanzen	34
4	Material und Methode	35
4.1	Datenbasis und Entwicklung des Alnus Distribution Modells (ADM)	35
4.1.1	Datengrundlage für die Konstruktion, Anwendung und Überprüfung des Modells	35
4.1.1.1	Liste der relevanten Erlenarten	35
4.1.1.2	Datenquellen für die Verbreitung der Erlen	36
4.1.1.3	Gitterbezogene Datensätze	37
4.1.2	Entwicklung des Alnus-Distribution-Modells (ADM)	39
4.1.2.1	Komplettierung der in den Datenquellen fehlenden Daten aus gitterbezogenen Datensätzen	39
4.1.2.2	Erster Entwicklungsschritt: Klimagetriebenes Modell	39
4.1.2.3	Zweiter Entwicklungsschritt: Einbezug weiterer Daten als mögliche Prädiktoren	40
4.1.2.4	Grafische Darstellung der Modellergebnisse als thematische Karten	41
4.1.3	Validierung des Modells	41
4.2	Modellierung der Leguminosendichte auf globaler Ebene durch das Modell GDL (Global Density of Legumes)	42
4.2.1	Datengrundlage für die Konstruktion, Anwendung und Validierung des GDL Modells	42
4.2.1.1	Leguminosendichte	42
4.2.1.2	Klimadaten der Messorte	43
4.2.1.3	Daten für die Bodenparameter der Messorte	43
4.2.2	Entwicklungsschritte des GDL Modells	44
4.2.2.1	Vervollständigung der Daten	44
4.2.2.2	Konstruktion des GDL Modells	44
4.2.2.3	Anwendung des GDL Modells	44
4.2.2.4	Weiterentwicklung des GDL Modells	45
4.2.3	Validierung des GDL Modells	45
5	Ergebnisse	46
5.1	Ergebnisse des Alnus–Distribution–Modells	46
5.1.1	Ergebnisse der Datensammlung und Analyse	46
5.1.1.1	Erlenarten	46

Inhaltsverzeichnis

5.1.1.2	Ergebnisse der Datensuche in den sieben Pflanzendatenbanken	46
5.1.1.3	Das Klima an den Erlenstandorten	48
5.1.1.4	Potentielle natürliche Vegetation der Erlenstandorte	50
5.1.1.5	Bodentypen an den Erlenstandorten	53
5.1.2	Alnus-Distribution-Modell auf Klimabasis	54
5.1.3	Ergebnisse der globalen Anwendung des Alnus-Distribution-Modell	56
5.1.3.1	Vorhergesagte Erlenstandorte auf Klimabasis	56
5.1.3.2	Einfluss des Einbezugs der Vegetation als Prädiktor	57
5.1.3.3	Einfluss des Einbezugs von Bodentypen als Prädiktoren	58
5.1.3.4	Ergebnisse des kombinierten Einflusses aller Prädiktoren	58
5.1.4	Überprüfung der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modell auf globaler Basis	59
5.1.4.1	Klimagetriebenes Modell	60
5.1.4.2	Einfluss der Vegetation	61
5.1.4.3	Einfluss der Bodentypen	61
5.1.4.4	Kombiniertes Modell	62
5.1.5	Regionale Überprüfung der Modellergebnisse	63
5.1.5.1	USA	63
5.1.5.2	Ländervergleich	68
5.2	Die Ergebnisse für das Global Density of Legumes (GDL) Modell	71
5.2.1	Ergebnisse der Datensuche	71
5.2.2	Zusammenhang zwischen Leguminosendichte und Klimadaten	75
5.2.2.1	Die Klimadaten der Messorte zur Leguminosendichte	75
5.2.2.2	Ergebnisse zum Zusammenhang der Leguminosendichte mit den Klimadaten	78
5.2.3	Validierung des klimagetriebenen GDL Modells	81
5.2.3.1	Daten für die Validierung	82
5.2.3.2	Überprüfung der Modellergebnisse	83
5.2.4	Ergebnisse zum Zusammenhang der Leguminosendichte mit Bodendaten	87
5.2.4.1	AWC (verfügbare Wasserkapazität)	91
5.2.4.2	TOT-N (mittlerer Gesamtstickstoff des Bodens)	91
5.2.4.3	pH (mittlerer Boden pH-Wert für zwei Tiefen)	92
5.2.4.4	OC (mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff des Bodens)	92
5.2.4.5	CEC (mittlere Kationenaustauschkapazität des Bodens)	93
5.2.4.6	CMK (mittlerer austauschbarer Gehalt an Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , und K ⁺)	94
5.2.4.7	ESP (mittlerer austauschbarer Natriumgehalt)	94
5.2.4.8	Bulk (mittlere Lagerungsdichte des Bodens)	95
5.2.4.9	Pore (Mittleres Porenvolumen des Bodens)	95
5.2.4.10	Vergleich der Bodendaten mit Residuals aus dem klimagetriebenen GDL	96
5.2.4.11	Ergebnis der Korrelationsanalysen in Gesamtansicht	98

Inhaltsverzeichnis

5.2.5	Globale Anwendung des GDL Modells	98
6	Diskussion	100
6.1	Alnus-Distribution-Modell	100
6.1.1	Modellgrundlagen	100
6.1.2	Ergebnisse und Validierung	101
6.1.2.1	Klimagetriebenes Modell	101
6.1.2.2	Die Rolle des Bodens	105
6.1.2.3	Die Rolle der Vegetation	105
6.1.3	Das integrierte Modell	108
6.2	Leguminosen-Dichte-Modell	111
6.2.1	Leguminosendichte und Klimawerte	111
6.2.2	Validierung des klimagetriebenen Modells	113
6.2.3	Einfluss der Bodenparameter	114
6.2.4	Globale Anwendung des GDL Modells	118
7	Zusammenfassung	120
8	Anhang	121
8.1	Benutzte Erlenstandorte	121
9	Danksagung	155

Abbildungsverzeichnis

5.1	Die 295 0.5 Grad Gitterelemente, die die Datensätze für die Erlenverbreitung in 410 Standorten enthalten, wurden in der Abbildung in schwarz markiert.	48
5.2	Die Temperatur- und Niederschlagswerte der 295 Gitterelemente mit dokumentierten Vorkommen von Erlen. Die Punkte P_1, \dots, P_6 zeigen die Grenzlinien der Verteilung der Erlen in diesem Klimafeld. Die drei linearen Funktionen 5.1 bis 5.3 wurden bei dem Entwurf und der Konstruktion des Alnus-Distribution-Modells verwendet, um entsprechende Gitterelemente als Vorkommensgebiete der Erlen von einer globalen halbgrad Klimadatenbank auszuwählen [39].	55
5.3	Darstellung der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modells für den alleinigen Antrieb über das Klima durch Anwendung der Gleichungen (5.1), (5.2), (5.3) auf ein globales Klimaarchiv (Cramer und Leemans [39]). Dargestellt sind die Gitterelemente des Halbgradgitters, die innerhalb des durch die drei Gleichungen begrenzten Klimafeldes liegen, und somit nach diesem Modell potentielle Erlenstandorte darstellen (türkis). Zusätzlich sind die 295 Gitterelemente markiert (schwarz), die die Daten für das Klimadatenfeld lieferten (Abbildung 5.2).	56
5.4	Die durch das Alnus-Distribution-Modell vorhergesagten potentiellen Erlengebiete (türkis), nachdem die Anzahl der erlengeeigneten Gitterelemente, wie sie das klimagetriebene Modell vorhersagte, durch eine weitere Voraussetzung eingeschränkt worden war: Es wurden nur diejenigen Gitterelemente aus dem klimagetriebenen Modell berücksichtigt, deren potentielle natürliche Vegetation übereinstimmt mit einer Vegetationsgruppe der Tabelle 5.3, wie sie an den hier eingetragenen 295 Gitterelementen der dokumentierten Erlenstandorte vorkommt (schwarz).	57
5.5	Die als erlengeeignet durch das Alnus-Distribution-Modell vorhergesagten Gitterelemente (türkis), nachdem das klimagetriebene Modell durch Einbezug der Bodentypen, die an Erlenstandorten vorherrschen (Tabelle 5.4), weiter eingeschränkt worden war.	58
5.6	Hier wurde die durch das klimagetriebene Alnus-Distribution-Modell vorhergesagte Menge an erlengeeigneten Gitterelementen weiter eingeschränkt sowohl durch Einbezug der potentiellen natürlichen Vegetation (Tabelle 5.3), als auch der Bodentypen (Tabelle 5.4). Die danach noch ausgewiesenen Gitterelemente sind dargestellt (türkis). Die 295 Gitterelemente, die die Daten für die Konstruktion des Modells lieferten, sind wiederum eingezeichnet (schwarz).	59

Abbildungsverzeichnis

5.7	Globale Verteilung der Erlenarten aufgrund einer Auswertung von 101 777 Datensätzen der GBIF Datenbank [70] Gitterelemente mit dort nachgewiesenen Erlenvorkommen sind hell eingetragen. Eine geringe Dichte von Nachweisen (weiß) und eine hohe Dichte (grau) von Nachweisen je Gitterelement sind gekennzeichnet. Diese Karte dient in dieser Arbeit als Referenzkarte für die Überprüfung der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modells.	60
5.8	Referenzkarte der USA (ohne Alaska und Hawaii, grün). Eingetragen sind diejenigen Gitterelemente, für welche Nachweise für Erlen aus der GBIF Datenbank [70] vorlagen (schwarz).	63
5.9	In dieser Karte sind die Ergebnisse des ausschließlich klimagetriebenen Alnus-Distribution-Modell mit der Referenzkarte überlagert worden, um Übereinstimmungen und Abweichungen zu zeigen. hellblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell dunkelblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF schwarz: erlengeeignet nach GBIF	64
5.10	Überlagerung der Ergebnisse des klima- und bodengetriebenen Alnus-Distribution-Modell mit der Referenzkarte. hellblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell dunkelblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF schwarz: erlengeeignet nach GBIF	65
5.11	Überlagerung der Ergebnisse des klima- und vegetationsgetriebenen Alnus-Distribution-Modells mit der Referenzkarte hellblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell dunkelblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF schwarz: erlengeeignet nach GBIF	66
5.12	Überlagerung der Ergebnisse des kombinierten Modells (klima- boden- und vegetationsgetrieben) mit der auf der GBIF Datenbank basierenden Referenzkarte. hellblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell dunkelblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF schwarz: erlengeeignet nach GBIF	67
5.13	Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahrestemperatur (a), der mittleren Temperatur des kältesten Monats (b), der mittleren Temperatur des wärmsten Monats (c), sowie der mittleren Anzahl der Trockenmonate (d) für die in 42 Gitterelemente des Halbgradgitters fallenden Leguminosenstandorte aus Tabelle 5.7. Das Bestimmungsmaß r^2 bezieht sich jeweils auf das zugrundeliegende lineare Modell, dessen Gleichungen in den einzelnen Teilgrafiken dargestellt sind.	79
5.14	Der Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahressumme der Niederschläge (a, c) sowie der mittleren Niederschlagsmenge des feuchtesten Monats (b, d). Die Bestimmungsmaße r^2 sind jeweils für ein lineares (a, b) und für ein nichtlineares Modell (c, d) dargestellt. Die Leguminosenstandorte sind die gleichen wie in Abbildung 5.13.	80
5.15	Der Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahressumme der Niederschläge wie in Abbildung 5.14 (a, c), jetzt beschrieben durch eine schiefe Maximumfunktion (Gleichung 5.6).	81

Abbildungsverzeichnis

5.16	Vergleich der 30 Validierungsdaten für die Leguminosendichte aus Tabelle 5.9 mit der mittels Gleichung (5.4) aus der mittleren Jahressumme der Niederschläge für diese Orte berechneten Leguminosendichte. Das Modell unterschätzt die Werte stark, denn die Steigung der Geraden liegt bei 6.38. Sie sollte 1.0 betragen.	84
5.17	Vergleich der 30 Validierungsdaten für die Leguminosendichte aus Tabelle 5.9 mit der mittels Gleichung (5.5) aus der mittleren Niederschlagssumme des feuchtesten Monats für diese Orte berechneten Leguminosendichte. Auch dieses Modell unterschätzt die Werte stark, denn die Steigung der Geraden liegt bei 4.5. Sie sollte 1.0 betragen.	85
5.18	Vergleich der 30 Validierungsdaten für die Leguminosendichte aus Tabelle 5.9 mit der mittels Gleichung (5.6) aus der mittleren Jahressumme der Niederschläge für diese Orte berechneten Leguminosendichte. Die Steigung der Vergleichsgeraden von 0.73 liegt nur wenig unter dem Idealwert von 1.0. . . .	87
5.19	Leguminosendichte aufgetragen gegen vier Eigenschaften der jeweiligen Böden am Standort: (a) Verfügbare Wasserkapazität bis 100 cm Tiefe; (b) Gesamtstickstoff bis 100 cm Tiefe; (c) Boden-pH 0–30 cm Tiefe (pH _T); (d) Boden-pH 30–100 cm Tiefe (pH _S). Es sind jeweils lineare Funktionen und die darauf bezogenen Bestimmungsmaße r^2 angegeben. Die kleine Abbildung in Teilbild (a) verwendet zusätzlich eine alternative Funktion, die die sehr hohen Werte von AWC nicht berücksichtigt.	91
5.20	Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und den Bodeneigenschaften Mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff (OC) sowie mittlere Kationenaustauschkapazität (CEC), jeweils für die Bodenschicht 0–30 cm (Subskript T) bzw. 30–100 cm (Subskript S). In den kleinen Bildern wird der Zusammenhang jeweils ohne die stark abweichenden hohen Werte (Histosols) dargestellt.	92
5.21	Hier sind die Ergebnisse für die Bodeneigenschaft mittlerer austauschbarer Gehalt an den Ionen Ca ²⁺ , Mg ²⁺ und K ⁺ (CMK) für die Bodenschicht 0–30 cm (Subskript T) sowie 30–100 cm (Subskript S) gegen die Leguminosendichte aufgetragen (a, b). In den Teilabbildungen c und d der mittlere austauschbare Natriumgehalt. Bestimmungsmaß r^2 und die benutzte lineare Funktion sind in die Grafiken eingetragen.	94
5.22	Hier ist die Leguminosendichte gegen die beiden Bodeneigenschaften mittlere Lagerungsdichte (Bulk Density, Bulk, a) und mittleres Porenvolumen (Pore, b) aufgetragen. Für die kleinen eingesetzten Grafiken wurden die jeweils extremen Datenwerte für die Analyse weggelassen.	95
5.23	Vergleich der Abweichungen (Residuals) der gemessenen Dichtedaten (Tabelle 5.7 auf Seite 72) von den berechneten (Gleichung (5.6)) mit den Bodeneigenschaften (vgl. Abschnitt 4.2.1.3 auf Seite 43).	97
5.24	Weltkarte der Leguminosendichte für ein 0.5 Grad Gitter auf der Basis der mittleren Jahressumme der Niederschläge. Als GDL Modell wurde Gleichung (5.6), siehe Seite 81, benutzt.	99

Abbildungsverzeichnis

6.1	Lage der Klimawerte derjenigen Gitterelemente in den USA, für welche die Vergleichsdatenbank GBIF Erlenvorkommen nachweist, nicht jedoch das Modell, im durch die Gleichungen (5.1), (5.2) und (5.3) definierten Klimafeld. Die meisten dieser Klimawerte liegen im trockenen Bereich außerhalb der umschriebenen Fläche.	102
6.2	Verbreitung der Erlenart <i>Alnus nepalensis</i> D. DON in Ost- und Südostasien nach der Agroforestree Datenbank [171] (oberes Bild) und nach der ICIMOD Datenbank [106] (unteres Bild).	104
6.3	Die Verteilung der Erlenarten in Europa in 1° Gitterelementen in der GBIF Datenbank (Quelle http://data.gbif.org/species/2876099 , Zugriff 10.06.2008). Die Anzahl der Beobachtungsdaten in den Gitterelementen wurden in verschiedenen Farben dargestellt (siehe Legende).	107

Tabellenverzeichnis

5.1	Die weltweit vorkommenden 34 Erlenarten, die zur weiteren Analyse ihrer Standorte und der ökologischen Bedingungen an diesen Standorten benutzt wurden. Die Liste beruht im Wesentlichen auf Untersuchungen von Chen und Li (2004) [30].	47
5.2	Temperatur – und Niederschlagsbereiche des Vorkommens jeder für die Modellkonstruktion benutzten Erlenart. In Klammern hinter dem Artnamen die Anzahl der gefundenen Nachweise. Angegeben sind jeweils die Spannen der mittleren Jahrestemperatur und der mittleren Jahressumme der Niederschläge, die in denjenigen Gitterelementen der gitterbezogenen Datensätze auftreten, in welche die jeweiligen Erlennachweise fallen. Falls nur ein Nachweis existiert wird jeweils nur ein Klimawert angegeben. Klimadatenbank von Leemans und Cramer (1991) [39].	49
5.3	Die potentielle natürliche Vegetation der 295 Gitterelemente, welchen die 410 aus den Datenbanken entnommenen Erlenstandorte zugeordnet werden konnten. Die jeweilige Vegetationsgruppe ist die im Gitterelement dominierende Vegetation. Die erste Spalte gibt die Anzahl der Gitterelemente mit der jeweiligen Vegetation an. Der besseren Übersicht wegen wurden ökologisch ähnliche Vegetationsgruppen unter den fett gedruckten Oberbegriffen zusammengefasst. Die Namen der Einheiten der potentiellen natürlichen Vegetation beziehen sich auf Schmithüsen [193].	51
5.4	Die Bodentypen nach FAO-UNESCO [61] die in denjenigen Gitterelementen als dominierender Bodentyp auftreten, die nach Auswertung der sechs Datenbanken Erlenstandorte enthalten. Spalte eins gibt die Anzahl der Gitterelemente aus der Gesamtzahl von 295 an, die diesen Bodentyp ausweisen. . . .	53
5.5	15 willkürlich ausgewählte Nachweise von Erlen aus der GBIF Datenbank für den Südwesten der USA, die in Gitterelemente des Modells fallen, für welche das Modell keine Erlen vorkommen vorhersagt. Alle diese Vorkommen liegen an Gewässern.	68

Tabellenverzeichnis

5.6	Vergleich der Modellergebnisse des Alnus-Distribution-Modells auf den verschiedenen Stufen des Ausbaus mit Daten aus der GBIF Datenbank [70] für acht Länder mit hoher und drei Länder mit geringer relativer Anzahl Nachweise für Erlen in der Datenbank. Die Bedeutung der einzelnen Säulen: b: Anzahl von Nachweisen für Erlen in der GBIF Datenbank für das Land c: Gesamtzahl der Gitterelemente (0.5 Grad Gitter) des Landes d: Anzahl der Gitterelemente, für die Erlennachweise in GBIF vorliegen e: Anzahl der Gitterelemente, für die das Alnus-Distribution-Modell Erlenvorkommen modelliert e ₁ : klimagetriebenes Alnus-Distribution-Modell e ₂ : klima- und bodengetriebenes Alnus-Distribution-Modell e ₃ : klima- und vegetationsgetriebenes Alnus-Distribution-Modell e ₄ : kombiniertes Alnus-Distribution-Modell (klima-boden- und vegetationsgetrieben)	69
5.7	70 Standorte von Leguminosen, die für den Entwurf und die Konstruktion des GDL Modells verwendet wurden. Land: Das Land, in dem sich die Standorte befinden. Die Zahlen in Klammern sind die Anzahl Standorte im jeweiligen Land. Lat.: Geografische Breite. Lon.: Geografische Länge. Höhe: Die Höhe des jeweiligen Standortes (msm). Veg. Potentielle natürliche Vegetation am Standort. Abkürzung wie "Dipt." steht für Dipterocarp und "Trop." für tropical. Art: Art der Leguminosendichte: relative Dichte (Art-1) oder der Anteil der Leguminosen an der gesamten Biomasse (Art-2). D: Die Dichte der Leguminosen (%). Quelle: Literatur.	72
5.8	Koordinaten, Leguminosendichte und Klimadaten der 70 Standorte, die für den Entwurf und die Konstruktion des GDL Modells verwendet wurden. Die Klimadaten der jeweiligen Standort wurden aus der Klimadatenbank von Cramer und Leemans [39] entnommen. Land: Das Land, in dem sich die Leguminosenstandorte befinden. Die verwendeten Abkürzungen entsprechen dem ISO Standard 639. Lat.: Geografische Breite, Lon.: Geografische Länge. L _c : Leguminosendichte am jeweiligen Standort (%). P _y : Mittlere Jahressumme der Niederschläge (mm). P _{M_x} : Mittlere Niederschlagsmenge des feuchtesten Monats (mm). T _y : Mittlere Jahrestemperatur (°C). T _{M_n} : Temperatur des kältesten Monats (°C). T _{M_x} : Temperatur des wärmsten Monats (°C). D _m : Anzahl der Trockenmonate.	76
5.9	Ergebnis der Datensammlung unabhängiger Bestimmungen der Leguminosendichte an einigen Standorten Südamerikas. Die Symbole im Tabellenkopf bedeuten: Nr. laufende Nummer, Az. Anzahl der Messpunkte am Standort, Lat. Lon. geographische Breiten/Längen, D Dichte der Leguminosen als Anteil der Leguminosenbiomasse an der Gesamtbioasse in Prozent (Mittelwert der Anzahl Bestimmungen), Vegetation Vegetationsangabe in der zitierten Literatur, Quelle Literaturstelle.	83

5.10	Die Leguminosendichten aus Tabelle 5.9 an 30 Standorten in Südamerika im Vergleich zu den zugehörigen, aus dem entsprechenden Gitterelement entnommenen Klimadaten sowie den daraus berechneten Leguminosendichten nach den drei Modellansätzen (Gleichung (5.4) bis (5.6)). Die Symbole im Tabellenkopf bedeuten: Nr. laufende Nummer wie in Tabelle 5.9, P_{ann} mittlere jährliche Niederschlagssumme (mm), PFM Niederschlagssumme des feuchtesten Monats (mm), D die am Standort bestimmte Leguminosendichte (Anteil Leguminosenbiomasse in Prozent). Die aus den drei Modellen berechneten Dichten in Prozent.	86
5.11	Bodenwerte nach Batjes (1995, 2002) der 70 Leguminosenstandorte, die für die Konstruktion des GDL Modells verwendet wurden. Oberboden bedeutet hier die Schicht 0–30 cm, Unterboden entsprechend 30–100 cm. Die Symbole im Tabellenkopf bedeuten: Land: Das Land, in dem sich die Leguminosenstandorte befinden. Die Abkürzungen der Ländernamen nach ISO Standard 639. Typ.: Bodentypen nach FAO-UNESCO (1974). L_c : Dichte der Leguminosen am jeweiligen Standort (%). a: Mittlerer Boden pH im Oberboden (in Wasser gemessen) pH_T . b: Mittlerer Boden pH im Unterboden (in Wasser gemessen) pH_S . c: Mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff im Oberboden (OC_T) (%). d: Mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff im Unterboden (OC_S) (%). e: Mittlere Kationen–Austauschkapazität im Oberboden (CEC_T) ($\text{cmolc} \cdot \text{kg}^{-1}$). f: Mittlere Kationen–Austauschkapazität im Unterboden (CEC_S) ($\text{cmolc} \cdot \text{kg}^{-1}$). g: Mittlerer austauschbarer Gehalt an Ca^{2+} , Mg^{2+} , und K^+ im Oberboden (CMK_T) ($\text{cmolc} \cdot \text{kg}^{-1}$). h: Mittlerer austauschbarer Gehalt an Ca^{2+} , Mg^{2+} , und K^+ im Unterboden (CMK_S) ($\text{cmolc} \cdot \text{kg}^{-1}$). i: Mittlerer austauschbarer Natriumgehalt im Oberboden (ESP_T) (%). j: Mittlerer austauschbarer Natriumgehalt im Unterboden (ESP_S) (%). k: Mittlere Lagerungsdichte des Bodens bis 100 cm Tiefe (Bulk) ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$). l: Mittleres Porenvolumen des Bodens bis 100 cm Tiefe (Pore) (%). m: Verfügbare Wasserkapazität bis 100 cm Tiefe (AWC) (mm). n: Mittlerer Gesamtstickstoff des Bodens bis 100 cm (TOT-N) (%).	88
8.1	Die für die Konstruktion das Alnus Distribution Model benutzten Erlenarten und ihre Standorte aus sieben Datenbanken. Alle Angaben wurden manuell auf ihre Plausibilität hin geprüft und gegebenenfalls entsprechend korrigiert (siehe Material und Methode). Klimawerte, die aus einem gitterbezogenen Datensatz hinzugefügt werden mussten sind fett hervorgehoben. Die jeweilige Erlenart wird jeweils in der linken Spalte vor ihren Standorten genannt. Standort: Lage der Standorte. Höhe: Die Höhenlage der Standorte (msm). Lat.: Geografische Breite. Lon.: Geografische Länge. Temp.: Mittlere Jahrestemperatur des jeweiligen Standorts ($^{\circ}\text{C}$). Nied.: Mittlere Jahressumme der Niederschläge des jeweiligen Standorts (mm).	121

1 Einleitung

1.1 Vorkommen der Erlen

Erlen gehören innerhalb der Familie *Betulaceae* zur Gattung *Alnus*. Diese Gattung umfasst ca. 34 Arten. Sie enthält die einzigen stickstofffixierenden Arten der Familie. Die Verbreitung der Erlen ist häufig von Klimabedingungen wie der Temperatur und dem Niederschlag abhängig [46]. Erlenarten wie *Alnus glutinosa* (L.) GAERTEN, *A. incana* (L.) MOENCH, *A. viridis* (CHAIX) D. C., *A. rubra* BONG., *A. oblongifolia* TORR, *A. serrulata* (AIT.) WILLD sind in den temperierten und borealen Klimazonen der Nordhalbkugel verbreitet [231]. Einige Arten wie *A. hirsuta* (FISCHER) C.K. SCHNEIDER, *A. viridis* (CHAIX) D. C. kommen in der subpolaren Zone vor [254]. In mediterranen Gebieten sind die Arten *A. cordata* (LOISEL.) DUBY. und *A. glutinosa* (L.) GAERTEN zu finden [177]. Das Areal von *A. nitida* (SPACH) ENDL. liegt in den temperierten Hochlagen des Himalaya in Höhen zwischen 1 000 und 2 900 msm [165]. *A. nepalensis* D. DON wird in Südostasien vom subtropischen China bis zum Himalaya in Höhenlagen zwischen 300 und 3 000 msm gefunden [43]. *A. acuminata* HBK und die immergrüne *A. jorullensis* KUNTH erscheinen auf der Südhalbkugel in den chilenischen Anden [182].

In den Verbreitungsgebieten der Erlen wurde eine Spanne der mittleren Jahrestemperatur von -14°C bis zu mehr als 20°C dokumentiert [152]. Der jährliche Niederschlag beträgt zwischen 150 mm [260, 85] und 5 600 mm [91]. *Alnus* Arten bevorzugen mineralarme Böden mit verschiedenen Korngrößen von Kies, Sand und Schluff sowie an organischen Materialien reiche Böden. Viele Arten kommen in Mooren, Sumpfbereichen, Bach- und Flusslagen vor. Aufgrund ihrer Fähigkeit zur Stickstofffixierung werden die Erlen in der Forstwirtschaft zur Verbesserung des verfügbaren Stickstoffs im Boden verwendet. Weng et al. (2004) berichteten sogar von einer Nutzung der Erlen in der Forstwirtschaft bereits vor 7 000 Jahren [250]. Auf die Stickstofffixierung der Erlen werde ich in Abschnitt 3.2.1.3 näher eingehen.

Zur Berechnung der durch Erlen fixierten Menge an Stickstoff ist eine genaue Kenntnis der Erlenverbreitung unabdingbar. Daneben ist die Stickstofffixierung der Erlen, wie bei allen Stickstofffixierern, von ihrer Biomasse abhängig. Leider existieren so gut wie keine Angaben über Erlendichten in den verschiedenen Vegetationseinheiten, in welchen Erlen vorkommen. Nach unveröffentlichten Daten von Schwintzer (Schwintzer, C. R. 2008, pers. comm.) liegt der Biomassenanteil von Erlen in allen Vorkommensgebieten bei ca. 8 Prozent der jeweiligen gesamten Biomasse. Geht man von dieser Annahme aus, dann ermöglicht ein Modell der Erlenverbreitung zusammen mit einem Modell der globalen Verbreitung der Biomasse eine Vorhersage der Stickstofffixierung durch Erlen.

1.2 Vorkommen der Leguminosen

Leguminosen gehören zur Pflanzenfamilie *Fabaceae*. *Fabaceae* ist die zweitgrößte Pflanzenfamilie mit etwa 730 Gattungen und 20 000 Arten. Sie ist damit auch die größte N₂ fixierende Pflanzenfamilie. Leguminosen kommen in allen Klimazonen vor. Ist die Knöllchenbildung in den Wurzeln oder den Sprossen erfolgt, reichen die Wirtspflanzen¹ alle benötigten Nährstoffe für die N₂ Fixierung an die Bakterien in den Knöllchen weiter. Leguminosen können in ihren natürlichen Standorten zwischen 0.1 und 34.5 kg·ha⁻¹ Stickstoff pro Jahr fixieren [32]. Im Abschnitt 3.2.1.3 werde ich detaillierter drauf eingehen. Die Pflanzenfamilie *Fabaceae* wird in der Regel in drei Unterfamilien gegliedert: *Faboideae*, *Mimosoideae*) und *Caesalpinioideae*. Die Unterfamilien *Caesalpinioideae* und *Mimosoideae* bestehen hauptsächlich aus holzigen Pflanzenarten. Die *Faboideae* umfassen neben holzigen Pflanzenarten auch viele krautigen Pflanzenarten. Über den Anteil an Biomasse der Leguminosen an den gesamten Biomasse aller Pflanzen (Dichte der Leguminosen) des jeweiligen Standorts gibt es wenige veröffentlichte Informationen. Lewis hat in seinem Buch "Legumes of the World" einige Daten veröffentlicht [129]. Die Dichte der Leguminosen auf Artenebene, also der Anteil an Leguminosenarten an der gesamten Artenzahl eines Standorts, ist ebenfalls nur in einigen wenigen regionalen Floren publiziert worden [15, 67]. Hains et al. (1999) haben die Verbreitung und die Dichte der Leguminosen an deren natürlichen Standorten untersucht [86]. Sie berichten, dass die Leguminosen vor allem in solchen Ökosystemen vorkommen, in denen Feuer ein typischer Umweltfaktor ist. Beispiele für diese Ökosysteme sind Tundra, Savanne, Steppe, die Hartlaubwälder im Mittelmeerraum, die Kiefernwälder und die Eucalyptuswälder in Australien. Die Breite der ökologischen Ansprüche bei Leguminosen ist enorm. Sie können vom Meeresspiegel, z.B. *Lathyrus japonicus* WILLD., bis über die Baumgrenze, *Trifolium alpinum* L., auf sandigen Böden, *Acacia senegal* (L.) WILLD., bis zu sauren Böden, *Ornithopus sativus* BROT., vorkommen. Die Einflüsse der Bodeneigenschaften auf das Wachstum bzw. die Biomassenbildung bei den Leguminosen wurden oft untersucht. Chalk et al. (2010) untersuchten die Einflüsse der abiotischen Faktoren wie der Temperatur, des Wassers, der Salinität, der Acidität und der Alkalinität des Bodens auf die Biomassenbildung der Leguminosen [29]. Andere Faktoren, wie z.B. die verfügbaren Mineralien im Boden, verändern die Biomassenbildung bei den Leguminosen ebenfalls [170, 190]. Nicht nur die Bodeneigenschaften sondern auch Klimaparameter wie die Temperatur und der Niederschlag beeinflussen das Leguminosenwachstum. Der Niederschlag ist ein entscheidender Faktor für die Biomassenbildung bei den Leguminosen in Trockengebieten [223]. Holt und Hafekamp (1987) sowie Cleveland et al. zeigen, dass das Wachstum der Leguminosen auch durch die Temperatur beeinflusst wird [100, 32]. Die Dichte der Leguminosen variiert von Ort zu Ort. Deswegen ist es nicht ausreichend, etwa wie bei Erlen, nur die Verbreitung der Leguminosen zu modellieren. Eine Modellierung der Leguminosendichte wird für die globale Schätzung der Stickstofffixierung bei den Leguminosen in jedem Fall gebraucht.

¹Wirtspflanzen sind die Pflanzen, die mit den stickstofffixierenden Bakterienarten ein symbiotisches Verhältnis haben

1.3 Der Einfluss von ökologischen Faktoren auf die Verbreitung und das Wachstum von Pflanzen

Die Verbreitung der Pflanzen wird von vielen Faktoren beeinflusst. Dabei können anatomische, genetische und ökologische Faktoren von Bedeutung sein. Die anatomischen und genetischen Faktoren begrenzen die Pflanzenverbreitung meistens auf Artenebene. Die ökologischen Faktoren können bei Pflanzengesellschaften eine große Rolle spielen. Eine Modellierung einzelner Pflanzenarten ist aufgrund von vielfältigen Anpassungsfähigkeiten der Arten äußerst schwierig und bis heute nur in Ausnahmefällen gelungen. Deswegen beschäftigen sich Wissenschaftler eher mit der Modellierung der Pflanzenverbreitung auf Familien- oder Gattungsebene. Eine Pflanzenfamilie besteht aus mehreren Gattungen und Arten, die aufgrund ihrer Verwandtschaft meist ähnliche Merkmale haben. Die Verbreitung der zu einer Pflanzenfamilie gehörenden Arten wird daher im Wesentlichen von ökologischen Faktoren beeinflusst.

1.3.1 Klima

Zu den wichtigsten ökologischen Faktoren zählen die Klimabedingungen wie Temperatur und Niederschlag des jeweiligen Standorts. Innerhalb einer Pflanzenfamilie, ja sogar innerhalb einer Gattung, kann die Anpassung der Arten an Klimabedingungen sehr unterschiedlich sein. So kommen beispielsweise Arten der Gattung *Trifolium spp.* aus der Familie der Fabaceae sowohl in borealen Gebieten, als auch im Mittelmeerraum vor. Ebenso sieht man die Unterschiede in der Anpassung an verschiedenen Klimata bei Arten aus der Pflanzengattung *Alnus*. *A. sibirica* (FISCHER EX TURCZANINOW) C. K. SCHNEIDER kommt beispielsweise in Gebieten mit einer mittleren Jahrestemperatur von -14°C vor. *Alnus cordata* (LOISEL.) DUBY. dagegen ist in Gebieten mit einer mittleren Jahrestemperatur von bis zu 20°C verbreitet.

Ähnlich wie die Temperatur hat der Niederschlag eine wichtige Bedeutung für die Verbreitung der Arten aus der Familie der *Fabaceae* wie auch der Pflanzengattung *Alnus*. Arten der Familie *Fabaceae* treten von tropisch feuchten bis hin zu ariden Klimazonen auf. Die zu dieser Familie gehörenden Arten wie *Acacia spp.* wurden sowohl aus den feuchten Tropen als auch aus den Halbwüsten Afrikas dokumentiert. Arten der Gattung *Alnus* bevorzugen meist ein humides Klima wobei allerdings einige Arten auch in Trockengebieten vorkommen können, dann aber im grundwassernahen Gebieten an Flüssen oder Seen. Dies ist vor allem für *A. cordata* (LOISEL.) DUBY. bekannt.

1.3.2 Vegetation

Man kann sich die Vegetation eines Gebiets aus Pflanzengemeinschaften bestehend denken. Solche Pflanzengemeinschaften setzen sich aus Arten zusammen, deren Vorkommen durch Eigenschaften des Klimas, des Bodens und anderer ökologischer Faktoren des Standorts beeinflusst wird. Daneben spielen aber auch wechselseitige Einflüsse der Pflanzenarten untereinander sowie zwischen den Pflanzenarten und den Tierarten wie auch den Mikroorganismen eine Rolle. Daher kann man annehmen, dass eine Modellierung der Verbreitung von Pflanzengruppen nicht nur aufgrund ökologischer Umwelteinflüsse sinnvoll ist, sondern dass auch die

1 Einleitung

Berücksichtigung der Vegetation des jeweiligen Gebiets die Qualität der Vorhersage verbessern kann.

Bei globalen Modellen muss aufgrund des Fehlens entsprechender, die einzelnen Pflanzengemeinschaften auflösender Daten vor allem auf die Verbreitung der potentiellen natürlichen Vegetation zurückgegriffen werden.

Als potentielle natürliche Vegetation wird eine Vegetation bezeichnet, wie sie ohne direkten Einfluss des Menschen am jeweiligen Standort vorkäme. Sie spiegelt also die natürlichen ökologischen Faktoren eines Gebiets wider. Die potentielle natürliche Vegetation der Erde ist recht gut bekannt. Sie wurde von Schmithüsen in einem Atlas dargestellt. Schmithüsen (1976) unterscheidet dabei 176 Vegetationseinheiten auf der Erde [193]. Dieser Atlas liegt in digitalisierter Form im 0.5 Grad Raster geographischer Länge und Breite vor und steht zur Verwendung in Modellen zur Verfügung.

1.3.3 Boden

Unter anderen zählen die Bodentypen sowie die Bodeneigenschaften zu den ökologischen Faktoren, welche die Pflanzenverbreitung einschränken. Erlen können auf sehr unterschiedlichen Bodentypen vorkommen. Die Grün-Erle *A. viridis* (CHAIX) D. C. findet man beispielsweise entsprechend ihres Vorkommens in Gebirgslagen häufig auf Regrosolen [80]. Andere Arten wie *A. acuminata* HBK bevorzugt den Bodentyp Andosol [156]. Die Schwarzerle *A. glutinosa* (L.) GAERTEN kommt meistens auf Cambisols [50] vor.

Die Bodeneigenschaften beeinflussen unter anderen das Wachstum, die Biomassenbildung sowie die Mineralstoffaufnahme der Pflanzen. Die verfügbare Wasserkapazität zeigt die Menge des Wassers im Boden, die für die Pflanzen verfügbar ist. Sie hat einen direkten Einfluss auf die Biomassenbildung der Pflanzen.

Whitson et al. (2002) untersuchten die Einwirkung der verfügbaren Wasserkapazität auf die Biomassenbildung der Leguminosen [253]. Sie beobachteten eine Abnahme der Biomassenbildung bei niedrigen verfügbaren Wasserkapazitäten des Bodens.

Der Wert des H-Ionenpotenzials (pH), das sich im Bodenwasser einstellt, zeigt den Säure- und Basenhaushalt des Bodens an. Er beeinflusst den Kationenaustausch zwischen den Wurzeln der Pflanzen und den Ton-Humus-Komplexen des Bodens, die die Kationenaustauschkapazität des Bodens bestimmen. Die Kationen spielen in biochemischen Prozessen eine Rolle. Vitousek und Sanford (1986) leiteten eine Untersuchung über die Einflüsse der Bodenminerale auf die Biomassenbildung der Pflanzen in den Tropen. Sie fanden heraus, dass die Biomassenbildung in den Tropen vom pH-Wert des Bodens, dem Kationengehalt sowie dem Stickstoffgehalt des Bodens beeinflusst werden [243]. Die Lagerungsdichte (Bulk density) ist eine häufig verfügbare Maßeinheit, die sich aus dem Gewicht des Bodens je Volumeneinheit in natürlicher Lagerung berechnet. Die Lagerungsdichte kann in Abhängigkeit vom relativen Verhältnis an anorganischen und organischen Bodenbestandteilen sowie vom Porenvolumen sehr unterschiedlich sein. Sie ist eine wichtige Größe bei der Regulierung der Wasserkapazität des Bodens, seinem Wasserpotenzial, dem Gehalt an Bodenluft sowie dem Luftaustausch mit der Atmosphäre. Yapa et al. (1988) untersuchten die Einflüsse der unterschiedlichen Lagerungsdichte auf die Wurzelbiomasse [262]. Sie stellten fest, dass eine größere Lagerungsdichte zur Reduktion des Wurzelwachstums führen kann.

Das Porenvolumen des Bodens bestimmt den Gehalt an Bodenluft und deren Austausch mit der Atmosphäre sowie die Wasserkapazität des Bodens und die Beweglichkeit des Wassers und der gelösten Mineralstoffe im Boden. Hewitt (2004) beschreibt die Einflüsse des Porenvolumens auf das Pflanzenwachstum [96]. Böden mit hohem Porenvolumen ermöglichen den Wurzeln eine gute Zirkulation des Sauerstoffs, Wachstumsmöglichkeit, sowie eine gute Drainage. Solche Böden bieten den Pflanzen gute Wachstumsmöglichkeiten, wohingegen Böden mit geringem Porenvolumen das Wurzelwachstum, die Zirkulation des Sauerstoffs und die Drainage begrenzen und damit das Wachstum der Pflanzen behindern.

1.4 Anwendung der Informationen über das Vorkommen der Erlen und die Dichte der Leguminosen bei der Modellierung der Stickstofffixierung

Im natürlichen Ökosystem ist die wichtigste Quelle für die Stickstoffversorgung der Pflanzen die biologische N_2 Fixierung. Obwohl also die biologische N_2 Fixierung hauptsächliche primäre Stickstoffquelle für terrestrische Ökosysteme ist, betrachten viele Modelle diesen Prozess nicht [261].

Einer der Gründe mag darin liegen, dass die Bestimmung der N_2 Fixierung in einem natürlichen Ökosystem aufwändig ist [241] und daher nur recht wenig Daten zur Verfügung stehen. Eine Möglichkeit, diese Schwierigkeit zu umgehen, wäre die mechanistische Modellierung der N_2 Fixierung anstelle der direkten Verwendung von Messdaten. Zwar werden auch für die Konstruktion solcher Modelle Messdaten gebraucht, jedoch kann durch Korrelation dieser Messdaten mit besser verfügbaren Daten, z.B. solchen des Klimas oder des Bodens, eine Extrapolation in nicht direkt durch Daten abgedeckte Gebiete versucht werden. Liu (2010) untersuchte die Vorteile und Nachteile der Bestimmung der Stickstofffixierung durch Messungen oder Modellierung [133]. Er stellt fest, dass zwar viele Methoden gibt, die für die direkte quantitative Bestimmung der BNF (Biologische N_2 Fixierung) im Feld oder in kontrollierter Umwelt verfügbar sind. Jedoch sind diese Methoden sehr zeit- und kostenintensiv und werden entsprechend selten durchgeführt. Alternativ kann die BNF durch empirische Modelle oder dynamische mechanistische Simulationsmodelle geschätzt werden. Daher ist in der Regel eine Simulation durch ein dynamisches Modell für die quantitative Bestimmung der biologischen Stickstofffixierung vorzuziehen.

Für die Modellierung der Stickstofffixierung benötigen die meisten Modelle Daten über die Biomasse der Stickstofffixierer. Da die Bestimmung der Biomasse der stickstofffixierenden Pflanzen in den natürlichen Ökosystemen sehr aufwändig ist, werden Modelle gebraucht, die die Verbreitung und die Dichte der stickstofffixierenden Pflanzen eines Ortes voraussagen. In Abschnitt 3.5 werden einige Modelle vorgestellt, die die Stickstofffixierung anhand der Biomasse der Stickstofffixierer modellieren.

2 Fragestellung, Ziele und Arbeitsschritte

In dieser Arbeit versuche ich, die Grundlagen zu legen für eine mechanistische Modellierung der Stickstofffixierung in natürlichen Ökosystemen weltweit. Neben der Modellierung der eigentlichen Prozesse der Fixierung, nämlich der Aktivität der Mikroorganismen in den Wurzeln der Wirtspflanzen als Funktion des Zustands der Wirtspflanzen, der Umweltparameter und der Stickstoffverfügbarkeit, deren Modellierung in dieser Arbeit noch nicht versucht wird, ist die Verbreitung der wichtigsten Wirtspflanzen, Leguminosen und Erlen, sowie die Vorhersage ihrer Biomassenanteile in den jeweiligen Vegetationseinheiten, das Ziel dieser Arbeit. Das angestrebte Modell soll eine flächendeckende Aussage ermöglichen, auch für Gebiete, für welche keine Daten zur Stickstofffixierung vorliegen. Dazu werde ich versuchen, die Verbreitung und die Biomassenanteile der Wirtspflanzen abhängig von den Eigenschaften des Standorts zu modellieren. Solche Einflussgrößen müssen zunächst erst einmal gefunden und ihre jeweilige Bedeutung nachgewiesen werden. Außerdem müssen für diese Einflussgrößen global flächendeckende Datensätze mit der heute in globalen Modellen üblichen Auflösung von 0.5 Grad geographischer Länge und Breite zur Verfügung stehen und sie müssen zuverlässig sein. Für die Gattung *Alnus* werde ich versuchen, einen allgemeinen Überblick über die Erlenarten zu gewinnen und Informationen über die Einflussgrößen, die für die Verbreitung bzw. das Vorkommen der Erlen in ihren natürlichen Standorten relevant sind, zu finden. Wenn, was zu erwarten ist, die Verbreitung der Erlen an ihren natürlichen Standorten von mehreren Einflussgrößen abhängig ist, werden die Einflussgrößen zunächst einzeln untersucht und ihre jeweilige Vorhersagepotenzial bestimmt. Für diese Arbeiten können verfügbare Daten zur Verbreitung der Erlen, die allerdings sehr lückenhaft sind, herangezogen werden. Im weiteren Vorgehen wird schrittweise die Wirkung der Einflussgrößen in ihrer Kombination untersucht und die Verbesserung der Vorhersage analysiert. Eine Überprüfung der Vorhersagequalität soll sowohl global, als auch exemplarisch für einzelne Länder erfolgen. Die Biomassenanteile der Erlen an der jeweiligen Standorten werden, soweit ein Vorkommen der Erlen dort vorhergesagt wird, als konstant angenommen. Im Gegensatz dazu steht bei den Leguminosen die Vorkommensdichte im Vordergrund, da Leguminosen praktisch weltweit verbreitet sind, allerdings mit sehr unterschiedlichen Anteilen an der jeweiligen Biomasse. Analog zum Vorgehen bei den Erlen werde ich zunächst Daten über die Vorkommensdichte der Leguminosen sammeln und dann versuchen, diese mit Umweltparametern zu korrelieren. Auch hier müssen für diese Umweltparameter belastbare globale Datensätze flächendeckend zur Verfügung stehen. Diese Korrelationen sollen als Grundlage für die Modellierung der Biomassendichten der Leguminosen dienen. Die globale Verteilung der Leguminosendichte wird schließlich durch den Vergleich mit Literaturangaben und empirischen Daten, die nicht für die Modellierung verwendet wurden, überprüft.

3 Stand des Wissens

Der kurze Überblick über den Stand des Wissens beginnt mit einer allgemeinen Zusammenfassung des Kohlenstoff- und Stickstoffkreislaufs, der wichtigen Prozesse des Stickstoffkreislaufs, insbesondere den heute gebräuchlichen Vorstellungen und Modellen der natürlichen Stickstofffixierung. Besonders eingegangen wird auf die Prozesse, die die Verbreitung, den Wachstum und die Biomassenbildung der Stickstofffixierer beeinflussen.

3.1 Der Kreislauf des Kohlenstoffs in der terrestrischen Biosphäre

Neben anderen lebenswichtigen Elementen bestehen Organismen hauptsächlich aus Kohlenstoff (C), Wasserstoff (H), Stickstoff (N), Schwefel (S), Sauerstoff (O) und Phosphor (P). Stickstoff und Kohlenstoff bilden die zwei wichtigsten biogeochemischen Stoffkreisläufe. Diese spielen eine zentrale Rolle für Organismen. Bei Pflanzen ist der Stickstoff direkt an der Kohlenstofffixierung beteiligt, und zwar in Form wichtiger Enzymsysteme der Kohlenstofffixierung. Daher besitzen stickstofffixierende Pflanzen auch eine enorme Bedeutung für den Kohlenstoffkreislauf.

Unter Kohlenstoffkreislauf versteht man den Zyklus des Kohlenstoffs in und zwischen der Atmosphäre, der Biosphäre und der Hydrosphäre. Kohlenstoff ist ein Bestandteil aller organischen Verbindungen und deswegen einer der wichtigsten Stoffe für Organismen. In der Atmosphäre kommt Kohlenstoff überwiegend in Form von CO_2 vor. Carbonat (CO_3^{2-}) und Bicarbonat (HCO_3^-) sowie Kohlensäure und gelöstes Kohlendioxid bilden in den Ozeanen ein Puffersystem, das die Ozeane zu den wichtigsten Kohlenstoffspeichern überhaupt macht. Für die Biosphäre hat der Kohlenstoff zunächst in gebundener Form als Kalk (CaCO_3) oder Dolomit ($\text{CaCO}_3 \cdot \text{MgCO}_3$) Bedeutung. Wesentlicher für den Kohlenstoffkreislauf ist jedoch die organische Bindungsform in Organismen sowie ihren Abfallprodukten, dem Bestandsabfall, und schließlich als Humus im Boden, der in der Regel als organisch gebundener Kohlenstoff des Bodens bezeichnet wird und den größten Kohlenstoffspeicher im direkten terrestrischen Kreislauf des Kohlenstoffs darstellt. Das atmosphärische CO_2 wird durch die autotrophen Organismen¹ fixiert und in organischen Substanzen gespeichert. Die organische Substanz wird nach ihrem Absterben schließlich durch Mikroorganismen im Rahmen ihrer Respiration verarbeitet und in Form von CO_2 wieder in die Atmosphäre zurückgeführt.

¹Autotrophe Organismen erhalten ihre Energie durch Photosynthese.

3.1.1 Bedeutung des Kohlenstoffs für das Ökosystem

Der Kohlenstoff ist Hauptbestandteil der organischen Verbindungen. Autotrophe Organismen fixieren den Kohlenstoff in Form von CO_2 durch Photosynthese und speichern ihn in unterschiedlichen organischen Verbindungen. Die heterotrophen Organismen verwenden diese organischen Verbindungen für die Respiration und damit für ihr Wachstum. Kohlendioxid wurde bereits Mitte des 19. Jahrhunderts von dem irischen Physiker John Tyndall als Treibhausgas erkannt. Es ist die Hauptursache für mehr als drei Viertel des Anteils der vom Menschen verursachten Erwärmung des Klimas, und damit heute das mit Abstand wichtigste anthropogene Treibhausgas. Eine Verdoppelung des Gehalts an Kohlendioxid in der Atmosphäre könnte die Temperatur der Erde zwischen zwei und 4.5°C erhöhen [18].

3.1.2 Quellen

Analysen an Eisbohrkernen sowie direkte Messungen seit 1958 zeigen, dass die atmosphärische CO_2 -Konzentration seit Beginn der industriellen Revolution in den letzten 200 Jahren von etwa 280 ppm^2 auf derzeit über 385 ppm also um mehr als 40 Prozent zugenommen hat [119]. Diese Zunahme wird von den meisten Wissenschaftlern auf menschliche Aktivitäten zurückgeführt, insbesondere auf die Verbrennung von Kohle, Öl und Erdgas.

Zudem wird CO_2 bei Änderungen der Landnutzung freigesetzt, wie z.B. bei Brandrodungen in den Tropen. Da diese CO_2 Emissionen voraussichtlich auch in nächster Zukunft weiter anhalten werden, ist mit einer weiteren Erhöhung der CO_2 Konzentration und einer daraus resultierenden fortschreitenden Klimaänderung im nächsten Jahrhundert zu rechnen. Um die zukünftige Entwicklung des atmosphärischen CO_2 Gehalts und die Auswirkungen auf das Klima der Erde genauer abzuschätzen zu können, muss der globale Kohlenstoffkreislauf betrachtet werden. Das Kohlendioxid wird kontinuierlich zwischen der Atmosphäre und den beiden, auf einer Zeitskala bis zu einigen 100 Jahren wichtigsten, Kohlenstoffspeichern der Erde, nämlich dem Ozean und der terrestrischen Biosphäre, ausgetauscht.

Verbrennung von fossilen Energieträgern

Die Verbrennung der fossilen Energieträger Öl, Gas und Kohle ist die Hauptursache für die anthropogene CO_2 Emission (ca. 80 Prozent der gesamten CO_2 Emission) in die Atmosphäre [24]. Deswegen spielt die Verbrennung fossiler Brennstoffe eine große Rolle als CO_2 Quelle. Durch anthropogene Emission wurden $499 \text{ Pg}^3 \text{ CO}_2$ seit vorindustrieller Zeit in die Atmosphäre freigesetzt [24]. In einer Studie von Canadell et al. (2007) wurde die CO_2 Emission aus fossilen Quellen inklusive der Zementherstellung von 1850 bis 2006 auf ca. 380 Pg Kohlenstoff abgeschätzt [27]. Die Zunahme der CO_2 Emission aus fossilen Quellen und der Zementherstellung war zwischen den Jahren 2000 und 2006 besonders groß (von 7.0 auf $8.4 \text{ Pg}\cdot\text{a}^{-1}$). In diesem Zeitraum war die jährliche Emission bereits um 35 Prozent höher als im Jahr 1990. Der schnelle Anstieg des CO_2 in der Atmosphäre beeinflusst das Klima [18] und damit klimaabhängige, physiologische Prozesse wie Photosynthese, Respiration etc. bei Organismen [258]. Feldexperimente mit FACE-Anlagen, also den sogenannten "Free Air Carbon Dioxide Enrichment Experiments", legen die Vermutung nahe, dass die Zunahme des Kohlendioxids

² $1 \text{ ppm} = 1 \text{ CO}_2\text{-Molekül pro } 10^6 \text{ Luftmoleküle}$

³ $1 \text{ Pg} = 10^{15} \text{ g}$

in der Atmosphäre zu einer Zunahme der CO₂ Assimilation führen könnte, unter anderem auch bei stickstofffixierenden Pflanzen [127]. Damit nimmt der Kohlenstoff-Vorrat in der Vegetation vermutlich ebenfalls zu. Die beteiligten Prozesse hängen stark vom für die Pflanzen verfügbaren Stickstoff ab [197, 75, 55].

Abholzung und Waldzerstörung

Der Einfluss der Abholzung der Wälder auf die CO₂ Emission bzw. auf den Kohlenstoffanstieg in der Atmosphäre wurde in vielen Studien untersucht. Zwei der bekanntesten Projekte, bei denen diese Effekte langfristig beobachtet und untersucht wurden, waren das Carbon Sink Projekt im brasilianischen Staat Mato Grosso und das Noel Kempff Mercado Climate Action Projekt bei Santa Cruz in Bolivien [167, 72]. In beiden Projekten wurde festgestellt, dass die Abholzung der tropischen Regenwälder die zweitgrößte Ursache für die anthropogene CO₂ Emission ist und in Zukunft vermutlich die wichtigste Emissionsquelle für CO₂ sein wird [18]. Im Kyoto-Protokoll wurde darauf hingewiesen, dass die globale CO₂ Emission verringert werden kann, wenn die Abholzung der Wälder vermieden wird [196].

Vulkanische Aktivitäten

Die globale CO₂ Emission durch Vulkane wird auf jährlich $65 \cdot 10^{12}$ g Kohlenstoff geschätzt [256]. Das entspricht nur etwa 0.22 Prozent der anthropogene CO₂ Emission. In einer neueren Studie von Morner und Etiope (2002) wurden zwar höhere Werte von 300 bis 600 Mt CO₂ pro Jahr gefunden [158], was ca. 10 Prozent der anthropogene CO₂ Emission entspricht. In den Studien von Delemelle und Stix (1999) und Textor et al. (2003) wird der Effekt der CO₂ Emission bei Vulkanausbrüchen auf den atmosphärischen CO₂-Gehalt diskutiert. Sie berichten, dass Vulkanausbrüche einen kurzfristigen Einfluss auf den CO₂ Gehalt der Atmosphäre haben [44, 221]. Holloway und O'Day (2000) sowie Morner und Etiope (2002) haben die durchschnittliche jährliche CO₂ Emission durch Vulkanausbrüche weltweit auf ca. 97 Mt geschätzt [99, 158]. Die Unsicherheiten des Beitrags der Vulkane an CO₂ Emission ist also noch immer recht groß, in jedem Fall aber gegenüber der anthropogene Emission vernachlässigbar.

3.1.3 Senken

Als Kohlenstoffsенke wird ein zeitweiliger oder dauerhafter Kohlenstoffspeicher bezeichnet, der seine Speicherkapazität erhöht. Kohlenstoffsенken sind für die globale Erwärmung bedeutsam, weil sie das Treibhausgas Kohlendioxid (CO₂) aus der Atmosphäre aufnehmen und damit der Erderwärmung entgegenwirken. Die wichtigsten Kohlenstoffsенken sind Böden, Biomassen, die Atmosphäre und die Ozeane.

Terrestrisches Ökosystem: Vegetation und Boden

Die Kohlenstoffmenge in der terrestrischen Vegetationen liegt schätzungsweise bei 550 Pg Kohlenstoff. Wälder sind der größte Kohlenstoffspeicher. Die Kohlenstoffsенke in den Vegetationen liegt bei etwa 0.7 Pg Kohlenstoff pro Jahr [76]. Der Kohlenstoffgehalt der Böden wird auf 1 500 bis 2 000 Pg Kohlenstoff geschätzt [115]. Das ist das doppelte der gesamten Kohlenstoffmenge in der Atmosphäre und das dreifache der Menge in der terrestrischen Vegetation. Die Kohlenstoffmenge im Bestandsabfall liegt bei ca. 100 Gt [115] und das gilt als kurzfristige Kohlenstoffsенke im Boden [211]. Ebenso gibt es im Boden anorganischen Kohlenstoff. Der Anteil des anorganischen Kohlenstoffs liegt zwischen 780 und 930 Pg im Boden [192].

Atmosphäre

Der Kohlenstoffgehalt der Atmosphäre betrug in den 1980er Jahren ca. 760 Pg [146]. Hauptsächlich befindet sich der Kohlenstoff als Kohlendioxid (CO_2) in der Atmosphäre. Weitere wichtige Kohlenstoffverbindungen sind z.B. Methan (CH_4) und Kohlenstoffmonoxid (CO). Die Methan-Konzentration liegt bei etwa 1.75 ppm, die Kohlenmonoxid-Konzentration bei ca. 0.2 ppm [146]. Der Kohlenstoffgehalt der Atmosphäre reagiert besonders empfindlich auf die Flussratenänderungen zwischen den Zuflüssen wie CO_2 und CH_4 Emissionen und der CO_2 Aufnahme durch die autotrophen Pflanzen. Wegen der kurzen Halbwertszeiten der relevanten biochemischen Prozesse weist die Atmosphäre außerdem die höchsten Kohlenstoffflussraten im Austausch mit der Biosphäre auf. Jede Zunahme des Kohlenstoffgehalts der Atmosphäre kann als Senke betrachtet werden, allerdings mit dem Nachteil der Beeinflussung des Klimas.

Ozeane

Die Meere bedecken etwa 70 Prozent der Erdoberfläche. Sie ermöglichen einen intensiven Kohlenstoffaustausch zwischen Atmosphäre und Hydrosphäre. In den Ozeanen ist mit 38 000 Pg ca. 50 mal mehr Kohlenstoff gespeichert als in der Atmosphäre [175]. Kleine Änderungen im ozeanischen CO_2 Speicher bewirken signifikante Änderungen in der Atmosphäre [175, 183]. In der Vergangenheit haben Ozeane gezeigt, dass sie in der Lage sind, das Klima auf unserem Planeten zu regulieren. Sie haben die Auswirkungen der Industrialisierung abgepuffert, indem sie große Mengen Kohlendioxid und Wärme aufgenommen haben. Derzeit zeigen sie negative Auswirkungen auf Organismen und Ökosysteme [60, 120].

3.2 Stickstoffkreislauf in der terrestrischen Biosphäre

Unter Stickstoffkreislauf versteht man den Transport von Stickstoffverbindungen der verschiedensten Art zwischen Atmosphäre und Biosphäre sowie innerhalb der Biosphäre durch die verschiedensten Kompartimente wie Lebewesen, Bestandsabfall, Böden und andere. Rund 78 Prozent der Atmosphäre bestehen aus molekularem Stickstoff (N_2). Stickstoff steht als molekularer Stickstoff (N_2) in der Atmosphäre zwar prinzipiell für Organismen unbegrenzt zur Verfügung, jedoch ist die Aktivierungsenergie zur Spaltung der Bindung des molekularen Stickstoffs so hoch, dass nur wenige Gruppen von Mikroorganismen in der Lage sind, molekularen Stickstoff zu spalten und damit zu fixieren.

Cyanobakterien, ein Teil der freilebenden Bakterien und manche symbiotische Bakterien der Pflanzen können durch die Stickstofffixierung den molekularen Stickstoff aus der Atmosphäre binden. Deswegen haben diese Organismen eine grundsätzliche Bedeutung für die Biosphäre, denn sie eröffnen das große Reservoir des atmosphärischen Stickstoffs für die Biosphäre. Stickstoff gehört zu den wichtigsten Elementen für Organismen. Da Stickstoff in Proteinen, Nucleinsäuren und vielen anderen Verbindungen in Organismen enthalten ist, ist der globale Stickstoffkreislauf von zentraler ökologischer Bedeutung. Pflanzen nehmen den Stickstoff in Form von Ammoniumverbindungen und Nitraten aus Abbauprodukten toter organischer Stoffe auf. Die Heterotrophen gewinnen den für ihre biochemischen Prozesse benötigten Stickstoff aus der Nahrung. Für alle Pflanzenarten, deren Stickstoffversorgung nicht über Stickstofffixierung erfolgt, ist Nitrat (NO_3^-) die wichtigste Stickstoffverbindungsart, da Ammonium (NH_4^+) durch Nitrifikation schnell in Nitrat umgewandelt wird.

Nitrat gelangt nach Nitrifikation von beim Bioabbau entstehenden Ammoniumionen durch

Niederschläge in den Boden. Es wird von den Pflanzen durch die Wurzeln aufgenommen. Die Assimilation von Nitrat findet dann entweder schon direkt in den Wurzeln oder in anderen Organen der Pflanzen wie den Blättern statt.

Für die Fixierung verwenden die stickstofffixierenden Mikroorganismen den Kohlenstoff als Energiequelle. Deswegen besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Stickstofffixierung und der Kohlenstoffassimilation bei freilebenden, autotrophen Cyanobakterien, aber auch bei symbiotischen Mikroorganismen mit der Photosyntheseleistung ihrer Wirtspflanzen. Die Wirkung und Bedeutung des Stickstoffs für Pflanzen ist gut bekannt, vor allem durch Untersuchungen im Rahmen landwirtschaftlicher Forschung. Die Verbesserung des Bodenstickstoffgehalts beeinflusst die Artenzusammensetzung, die Produktivität, die Dynamik und Vielfalt des Ökosystems [144, 55]. In einem natürlichen Ökosystem wird der Stickstoff im Verlauf eines Jahres, in Abhängigkeit vom Wechsel des Klimas und dem Entwicklungsstand der Organismen wechselweise im Boden und in der Biomasse akkumuliert. Dadurch wird ein Stickstoffvorrat im Ökosystem verfügbar gehalten, denn freie, in der Regel lösliche Stickstoffverbindungen unterliegen der raschen Auswaschung aus dem Ökosystem [242]. Esser et al. (2011) zeigen in globalen Modellexperimenten unter dem Einfluss steigender Kohlendioxidkonzentrationen der Atmosphäre, dass der verfügbare Stickstoff in der Biosphäre, vor allem auch die unterschiedlich starke Fixierung atmosphärischen Stickstoffs, die Kohlenstoffaufnahme bei Mikroorganismen und Pflanzen stark beeinflusst [55]. Sie zeigten eine direkte Einwirkung von Stickstoff auf den Kohlenstoffkreislauf und umgekehrt.

3.2.1 Stickstoffeinträge in das Ökosystem

Der größte Stickstoffzufluss in die Biosphäre ist die industrielle Stickstofffixierung. Über diese gelangen jedes Jahr etwa 150 Tg Stickstoff in die Biosphäre [8, 65]. Die Stickstofffixierung durch symbiotischen und freilebenden Mikroorganismen ist dagegen der zweitgrößte und der einzige natürliche, biologische Prozess, durch den der Stickstoff aus der Atmosphäre in die Biosphäre gelangt. Der Beitrag der biologischen Stickstofffixierung wird auf ca. 130 Tg Stickstoff pro Jahr geschätzt [64]. Einen kleinen Betrag zum Stickstoffeintrag liefert außerdem die Spaltung des molekularen Stickstoffs in der Atmosphäre durch Blitzentladungen während Gewittern. Dieser Beitrag wird auf weniger als 10 Tg N pro Jahr beziffert [23].

3.2.1.1 Anthropogene und industrielle Stickstofffixierung

Der Stickstoffeintrag durch menschliche Aktivitäten von jährlich rund 150 Tg N wird einmal hervorgerufen durch Verbrennungsprozesse, z.B. bei der Energiegewinnung und im Verkehr, die aufgrund hoher Temperaturen und der Beteiligung von Luft die Aktivierungsenergie zur Spaltung des molekularen Stickstoffs aufbringen können. Zum anderen wird atmosphärischer Stickstoff bei der Produktion von Düngemitteln gebunden [65]. Während in vielen Ländern Bemühungen laufen, den Stickstoffeintrag durch Verbrennungsprozesse durch geeignete Filter oder Katalysatoren zu reduzieren, steigt derjenige über die Düngemittelproduktion stark an und wird das voraussichtlich auch in Zukunft weiter tun. Anfang der 1970er Jahre lag die Stickstofffixierung durch menschliche Aktivitäten noch bei ca. 70 Tg N pro Jahr. Die FAO–UNESCO schätzt in einer Prognose, dass die industrielle Stickstofffixierung im Jahre 2020 bei

ca. 210 Tg N pro Jahr liegen wird [8]. Dieser Betrag ist dann schon etwa doppelt so hoch wie der Betrag der biologischen natürlichen Stickstofffixierung. Dadurch wird die Emission von NO_x Gasen zunehmen. NO_x Verbindungen werden als Treibhausgase betrachtet und haben Bedeutung für das Klima.

3.2.1.2 Stickstoff-Input durch Blitze

Molekularer, für die meisten Organismen nicht verfügbarer atmosphärischer Stickstoff, wird durch die in Kanälen von Blitzschlägen erzeugten hohen Temperaturen gespalten und letztlich zu NO_x umgewandelt. Im Jahr werden zwischen 3 und 10 Tg Stickstoff auf diese Weise in die Biosphäre eingebracht [174]. Viele Modelle für die Stickstofffixierung betrachten diesen Prozess wegen seines anscheinend geringen Beitrags nicht.

3.2.1.3 Biologische Stickstofffixierung

Auf die Bedeutung und den Umfang der biologischen Stickstofffixierung in den Ökosystemen wurde bereits hingewiesen. Während die Pflanzen ihren Stickstoffbedarf im Wesentlichen aus dem Stickstoff decken, der beim Abbau organischer Substanz verfügbar wird, ist die biologische Stickstofffixierung der wichtigste Weg in natürlichen Ökosystemen, Stickstoffverluste zu kompensieren und den zusätzlichen Stickstoffbedarf zu decken, wie er beispielsweise bei einer Zunahme der Biomasse infolge von Sukzessionen oder auch durch die steigende atmosphärische Kohlendioxidkonzentration auftritt.

Stickstofffixierung durch freilebenden Organismen

Freilebende Bakterien der Gattungen *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Rhodospirillum*, *Klebsiella*, und *Clostridium* sind in der Lage, den elementaren Stickstoff zu fixieren. Dieser Prozess hat nach Schätzungen einen Umfang von bis zu 66 Mt Stickstoff pro Jahr [82]. Solche Mikroorganismen decken den Energiebedarf für die Fixierung des Stickstoffs durch heterotrophe Respiration. Man findet diese Bakterien daher häufiger in der Umgebung von Pflanzenwurzeln als im freien Boden. Während der durch diese Organismen fixierte Stickstoff dabei auch den Pflanzen zugute kommt, geben die die Pflanzen im Gegenzug organische Verbindungen über die Wurzeln ab, die die Bakterien dann für die Stickstoffbindung nutzen können. Man spricht hier von einer assoziativen Symbiose, weil es sich nicht um einen obligaten Mutualismus handelt. Bevorzugt kommen solche Bakterien auf neutralen oder leicht alkalischen Böden vor.

Stickstofffixierung durch symbiotische Mikroorganismen

Zu den beiden wichtigsten Wirtspflanzengruppen für stickstoffbindende Mikroorganismen gehören die Leguminosen und die Erlen. Angehörige beider Gruppen sind in der Lage, unter Beteiligung von Pflanzenzellen und Mikroorganismenzellen neue Organe zu bilden (Knöllchen), die zur Fixierung von Luftstickstoff befähigt sind.

Die Stickstofffixierung bei den Leguminosen und Aktinorrhiza-Pflanzen (Erlen) ist von der Biomasse der Knöllchen abhängig. Diese wird durch die Wirtspflanze gesteuert und hängt vom Stickstoffbedarf der Wirtspflanzen ab [160, 195]. Es ist dabei bekannt, dass die Wirtspflanzen bei verfügbarem Stickstoff im Boden auf die Stickstofffixierung verzichten und ihren Stickstoffbedarf durch den verfügbaren Stickstoff decken. In diesem Fall sind die Wirtspflanzen in der Lage, den Kohlenstofffluss in die Knöllchen zu unterbinden. Dadurch fehlt die Energiequelle für die Fixierung von Luftstickstoff für die Knöllchenbakterien. Die Knöllchen werden in dieser Situation entweder absterben oder sie gehen in einen inaktiven Zustand über [195]. Bisherige Studien haben gezeigt, dass die Knöllchenbiomasse im Großen und Ganzen von der Biomasse der Wirtspflanze abhängig ist und daher aus der leichter zugänglichen Biomasse der Wirtspflanzen abgeschätzt werden kann [265, 168, 128]. Daher ist es wichtig, die Verbreitung und die Biomassendichte der entsprechenden Wirtspflanzen weltweit zu kennen und in Modellen vorherzusagen.

Stickstofffixierung bei Leguminosen

Knöllchenbakterien (Rhizobien) gehören zur Klasse α -Protobacteria. Rhizobien kommen hauptsächlich in gemäßigten, subtropischen und tropischen Klimazonen sowie in trockenen Gebieten vor [118, 136]. Die Bakterien in dieser Gruppe können mit ihren Wirtspflanzen eine mutualistische symbiotische Lebensform bilden. Die Wirtspflanzen gehören in diesem Fall zur Pflanzenfamilie *Fabaceae* und stellen die wichtigste und am weitesten verbreitete Gruppe von Wirtspflanzen dar. Nach dem Eindringen der Bakterien in die Wurzeln oder Sprosse der Leguminosen werden die Knöllchen gebildet. In diesen Knöllchen findet die N_2 Fixierung statt. Nur die Rhizobien sind in der Lage, die Enzyme zur Fixierung des Stickstoffs, zum Beispiel die Nitrogenase, zu bilden, nicht jedoch die Wirtspflanzen. Diese Enzyme sind sehr sauerstoffempfindlich. Dennoch können die Rhizobien ohne Sauerstoff nicht überleben. Der Sauerstoffgehalt in den Knöllchen muss daher geregelt werden. Diese Rolle übernimmt die Wirtspflanze. Dafür bildet die Wirtspflanze ein eisenhaltiges Protein (Leghämoglobin) in den Knöllchen. Durch dieses Leghämoglobin wird der überschüssige Sauerstoff in den Knöllchen gebunden. Indem das Leghämoglobin als Sauerstoffpuffer arbeitet, wird die Sauerstoffkonzentration in den Knöllchen im Gleichgewicht gehalten [135, 66, 51, 224, 233, 132, 83, 88].

Stickstofffixierung bei Aktinorrhiza-Pflanzen

Neben Rhizobien gibt es in der Natur andere Bakterienfamilien, deren Angehörige mit bestimmten Pflanzenfamilien ebenfalls Symbiosen eingehen können. Die wichtigste Gattung aus dieser Bakteriengruppe ist *Frankia*. Sie gehört zur Bakterienfamilie *Frankiaceae*, deren einzige Gattung sie ist. Die wichtigste Wirtspflanzengruppe für *Frankia* sind die Erlen (*Alnus*). Als Symbiont ist *Frankia* in der Lage, den freien Stickstoff aus der Atmosphäre zu binden und ihn in verwertbarer Form für ihre Wirtspflanzen zur Verfügung zu stellen [198, 20]. Die Rate der Stickstofffixierung der Erlen liegt zwischen $20 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ [20] und $320 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ [234]. Deswegen spielen die Erlen eine bedeutsame Rolle in ihrem Ökosystem.

Stickstofffixierung bei Cyanobakterien

Cyanobakterien sind oft zur Bindung von atmosphärischen Stickstoff befähigt. Den Energie-

bedarf dafür können sie als photoautotrophe Prokaryonten durch Photosynthese decken. Sie sind die einzigen Organismen, die sowohl ein photosynthetisches System besitzen, als auch unter photosynthetischen Bedingungen den Stickstoff fixieren können [222]. Cyanobakterien sind auf der gesamten Erde verbreitet und finden sich in jeder Klimazone. Sie besitzen eine sehr hohe Anpassungsfähigkeit an die jeweiligen Umweltbedingungen. Im Allgemeinen sind Cyanobakterien in der Lage, eine Vielzahl von anorganischen und organischen Verbindungen als Quellen für Stickstoff wie Nitrat, Nitrit, Ammonium, Harnstoff, Aminosäuren und andere zu nutzen. Einige Cyanobakterien sind auch zum diazotrophischen Wachstum fähig. Sie sind wichtige Bakterienarten für die Stickstofffixierung in Reisfeldern. Dort können die Cyanobakterien zwischen 130 und 300 kg Stickstoff pro Jahr fixieren [202]. Cyanobakterien können sowohl mit Moosen als auch mit höheren Pflanzen in symbiotischen Verhältnissen stehen [210, 181].

3.2.2 Stickstoff-Verluste aus dem Ökosystem

Stickstoffverluste aus Ökosystemen treten als Folge der Denitrifikation, der Nitrifikation und durch Auswaschungsprozesse aus dem Boden (Leaching) auf.

3.2.2.1 Denitrifikation

Denitrifikation ist die Umwandlung des im Nitrat (NO_3^-) gebundenen Stickstoffs über das Nitrit als Zwischenstufe zu molekularem Stickstoff (N_2) und zu Lachgas (N_2O) vor allem in schlecht durchlüfteten Böden und Gewässern. Die Organismen, die an diesem Prozess beteiligt sind, gewinnen dabei den Sauerstoffüberschuss aus dem Nitrat, um ihre Respiration wie Atmungsketten auch im sauerstoffarmen Milieu aufrecht zu erhalten. N_2 und N_2O werden dadurch wieder in die Atmosphäre zurückgegeben. Das Lachgas ist zudem ein Treibhausgas. Die Denitrifikation stellt eine Stickstoffsénke im Ökosystem dar, da die entstehenden Stickstoffverbindungen für Pflanzen als Stickstoffquelle nicht verfügbar sind.

3.2.2.2 Nitrifikation

Nitrifikation ist ein biologischer Prozess, bei dem die Stickstoffverbindungen (besonders Ammonium) schrittweise zu Nitrit und Nitrat oxidiert werden. Dieser Prozess wird hauptsächlich von zwei autotrophen Bakteriengruppen (Nitrosomonas und Nitrobacter) durchgeführt, wobei sie Energie für ihre Stoffwechselprozesse gewinnen. In neuen Studien wurde eine neue Emissionsart des Stickstoffs gefunden, die mit der Nitrifikation in Zusammenhang steht. Müller et al. (1998) und Kammann et al. (2008) haben bei ihren Untersuchungen über die Nitrifikation im Boden festgestellt, dass als Zwischenprodukt bei der Nitrifikation NO_2 auftreten kann und in die Atmosphäre freigesetzt wird [161, 117].

3.2.2.3 Leaching

Gewöhnlich wird angenommen, dass die Stickstoffauswaschung überwiegend in Anbaubereichen vorkommt [184, 264, 255, 79]. In einer Arbeit von Ryden et al. (1984) wurde dagegen

gefunden, dass das Leaching des Nitrats in Grasländern fünfmal größer als in Anbaugebieten sein kann [187]. Die globale Stickstoffauswaschung beträgt jährlich etwa 36 Tg (10^{12} g) [23]. Eine hohe Rate des Leaching von Nitrat beeinflusst die Grundwasserqualität im Boden. Durch Nitratauswaschung nimmt die mikrobielle Aktivität im Boden ab. Dadurch werden die Zersetzung und Mineralisierung der organischen Verbindungen, die Mobilisierung und Immobilisierung von Nährstoffen und Spurenelementen, die Bildung des Humus und Umsetzung von Schadstoffen im Boden beeinträchtigt [109, 225].

3.3 Bedeutung des Stickstoffs für das Verständnis des Kohlenstoffhaushalts

Seit einigen Jahren wird bei der Untersuchung des globalen Kohlenstoffkreislaufs die Rolle weiterer Elemente, insbesondere die des Stickstoffs in seiner Wechselwirkung mit Prozessen des Kohlenstoffhaushalts besonders beachtet. Viele Untersuchungen konnten sowohl experimentell, als auch aufgrund von mathematischen Modellen zeigen, dass zwischen dem Haushalt des Stickstoffs und dem des Kohlenstoffs enge quantitative Beziehungen bestehen und dass beide Haushalte sich regional und auch global stark beeinflussen und miteinander wechselwirken [166, 55]. Mehrere Arbeiten haben gezeigt, dass der Stickstoff die Nettoprimärproduktivität im Ökosystem direkt beeinflussen kann [240, 52]. Daneben fördert Stickstoff auch den biologischen Abbau des Bodenkohlenstoffs und kann damit die atmosphärische CO_2 Konzentration erhöhen. Der Kohlendioxid-Düngeeffekt und das daraus folgende intensivere Wachstum von Pflanzen kann allerdings diesen verstärkten Abbau wenigstens teilweise wieder ausgleichen. Sollte sich die Verfügbarkeit von Stickstoff in einem Ökosystem ändern, beispielsweise durch Einflüsse auf die Verbreitung der Stickstofffixierung, kann ein bestehendes Gleichgewicht zwischen den Haushalten des Stickstoffs und des Kohlenstoffs im Ökosystem verändern werden [166]. Es ist daher sehr interessant, zu untersuchen, ob, inwieweit und in welcher Zeitspanne eine durch den Anstieg der CO_2 Konzentration bedingte Steigerung des Kohlenstoffumsatzes von einer Steigerung des Stickstoffumsatzes, beispielsweise via Stickstofffixierung, begleitet wird [55].

Ein Großteil des Stickstoffs, der in heranwachsenden Beständen von Jungpflanzen aufgenommen und eingebaut wird, wird aus dem Abbau des Bestandsabfalls und des organisch gebundenen Kohlenstoffs im Boden gewonnen. Dieser Abbau ist wiederum stark von der Respiration der Bodenorganismen abhängig [148]. Gill et al. (2002) haben gezeigt, dass die Zunahme der CO_2 Konzentration in der Bodenluft die Mineralisationsrate des Kohlenstoffs und damit Stickstoffs im Boden negativ beeinflusst. Dadurch wird der pflanzenverfügbare Stickstoff des Bodens vermindert [74].

Es gibt bereits Modelle, die insbesondere die Wechselwirkungen zwischen den Prozessen des Kohlenstoffkreislauf und des Stickstoffkreislaufs auf mechanistische Weise und hochauflösend im globalen Maßstab berechnen. Hierzu gehören beispielsweise das Modell NCIM (**N**itrogen **C**arbon **I**nteraction **M**odel) und das Modell Biome-BGC (**B**io**G**eo**C**hemical **M**odel) [55, 252].

3.4 Einfluss der stickstofffixierenden Pflanzen auf den Kohlenstoff- und den Stickstoffkreislauf

Bereits Vitousek und Howart (1991) zeigten, dass stickstofffixierende Pflanzen im Vergleich zu den nicht-stickstofffixierenden Pflanzen auf stickstofflimitierten Standorten Vorteile haben. Durch die Stickstofffixierung kann an solchen Standorten die Limitierung durch Stickstoff behoben werden [240]. Field und Mooney publizierten bereits 1986 Ergebnisse zur Korrelation der Stickstoffkonzentration mit der photosynthetischen Aktivität bei Pflanzen [63]. Sie fanden einen linearen Zusammenhang zwischen dem Stickstoffgehalt der Blätter und der Netto-Photosynthese. Das zeigt, dass Stickstoff den Kohlenstoffgehalt der Pflanzen und dadurch den Kohlenstoffkreislauf beeinflusst. Bei einer Untersuchung über die "Missing Sink des Kohlenstoffs" zeigten Gifford et al. (1994), dass die Kohlenstoffbindung bei Pflanzen mit zunehmendem verfügbarem Stickstoffgehalt des Bodens ebenfalls zunimmt [73]. Dadurch wird mehr Kohlenstoff als organische Substanz gebunden. Aus diesem Grund steigen dann auch die C/N Verhältnisse im Boden. Esser et al. haben diese Veränderungen der Stickstofffixierung bei sich ändernder Kohlendioxidkonzentration für die Zeit 1860 bis 2002 und 2002 bis 2050 in einem globalen dynamischen Modell des gekoppelten N und C Kreislaufs berechnet und konnten zeigen, dass es Jahrzehnte braucht, um den durch die zunehmende Kohlenstofffixierung induzierten Stickstoffmangel durch N-Fixierung auszugleichen [55]. Die Auswirkungen der biologischen Stickstofffixierung auf den verfügbaren Stickstoff des Bodens wurden in mehreren Arbeiten untersucht. Wani et al. (1995) zeigten in Feldversuchen, dass der verfügbare Stickstoff im Boden durch den Anbau von Leguminosen erhöht werden kann [246]. Es ist daher auch im natürlichen Ökosystem wichtig zu wissen, wo stickstofffixierende Pflanzenarten vorkommen können, und wie hoch die Dichte dieser Pflanzenarten in diesen Gebieten ist.

3.5 Modellierung der Stickstofffixierung und Modellbeispiele

Mechanistische Modelle der symbiotischen Stickstofffixierung müssen, wenn sie global anwendbar sein sollen, grundsätzlich zwei verschiedene Probleme lösen: Einmal müssen sie die globale Verbreitung der Wirtspflanzen der fixierenden Mikroorganismen vorhersagen können, und zwar auch bei zeitdynamischen Veränderungen dieser Verbreitung, beispielsweise durch Veränderung des Klimas oder des CO₂ Gehalts der Atmosphäre. Zweitens müssen sie die physiologischen Prozesse zwischen Pflanze und Mikroorganismen beschreiben, also die Ausbildung der Knöllchen und deren Regelung, die Aktivität der Fixierer und ihre Versorgung durch die Wirtspflanzen und die Einflüsse des jeweiligen Systemzustands auf diese Prozesse. Bisher gibt es keine Modelle, die diese beiden Probleme explizit und global behandeln. Daher wurde in dieser Arbeit das erste der beiden Probleme für die beiden wichtigsten Wirtspflanzengruppen angegangen. In der Folge wird der gegenwärtige Stand der Modellierung der Stickstofffixierung an einigen Beispielen verdeutlicht.

3.5.1 Mechanistische Modellierung der biologischen N₂ Fixierung bei Leguminosen

Duffy et al. (1975) haben möglicherweise eines der ersten mechanistischen Modelle für die N₂ Fixierung bei Leguminosen entwickelt [47], das lokal anwendbar ist. Bei dem Modell ist die Menge des fixierten Stickstoffs abhängig vom Wachstum der Wurzeln bei den Leguminosen. Die beliebteste Methode in vielen Simulationsmodellen der biologischen Stickstofffixierung bei Leguminosen wird auch in diesem Modell angewandt: Eine von Klimafaktoren abhängige potentielle oder maximale Fixierungsrate. Diese potentielle Fixierungsrate wird auf der Trockenmaße der Leguminosen basierend angesetzt und variiert mit dem Pflanzenwachstum. Die Umweltparameter des Modells sind Bodentemperatur, Bodenwasserpotential, Stickstoffgehalt sowie der Kohlenstoffgehalt des Bodens.

3.5.2 CENTURY Modell

Century ist ein Modell, das die langfristige Kohlenstoff-, Stickstoff-, Phosphor- und Schwefeldynamik in den Grasländern, auf landwirtschaftlichen Flächen, in Wäldern und Savannen berechnet. Das Modell wird eingesetzt, um die Kohlenstoff-, Stickstoff- und Wasserdynamik in Pflanzen und Böden mithilfe der Einflüsse der Klima- und Bodenparameter zu simulieren [151]. Im Modell sind die Modellstrukturen für Kohlenstoff (C), Stickstoff (N), Phosphor (P) und Schwefel (S) im organismischen Teil des Modells identisch. Für die Stickstofffixierung bei Leguminosen benutzt dieses Modell einen linearen Zusammenhang mit der aktuellen Nettoprimärproduktivität bei der Wirtspflanze und wird als fixierte Stickstoffmenge pro fixiertes Gramm Kohlenstoff berechnet. Es wird angenommen, dass verfügbarer Stickstoff im Boden vorzugsweise für die Neubildung des grünen Pflanzenmaterials benutzt wird. Alle weiteren möglichen Beschränkungen des Wachstums einschließlich der Versorgung der Pflanzen mit Phosphat und Schwefel, werden vor der symbiotischen N₂ Fixierung berücksichtigt.

3.5.3 Ein Modell für die biologische Stickstofffixierung in natürlichen Ökosystemen auf globaler Ebene

Cleveland et al. haben versucht herauszufinden, wovon die biologische Stickstofffixierung in natürlichen Ökosystemen abhängig ist [32]. Sie haben über 100 Daten aus der Literatur für die biologische N₂ Fixierung ausgewertet, um die biologische Stickstofffixierung in natürlichen Ökosystemen auf globaler Ebene zu modellieren. Das Modell berechnet die Stickstofffixierung mithilfe der Nettoprimärproduktivität (NPP) und der potentiellen Evapotranspiration (ET) aus dem CENTURY Modell. Die Stickstofffixierung wird für 23 Vegetationsgruppen berechnet, die jeweils durch das IGBP GAIM Potsdam Modell [191] erzeugt werden. Für die Dichte der Leguminosen wurden bei der Berechnung der Stickstofffixierung für jede Vegetationsgruppe unterschiedliche, vorgeschriebene Werte benutzt. Mit der Anwendung unterschiedlicher Dichten von Leguminosen bei der Modellierung der Stickstofffixierung haben Cleveland et al. dabei den Einfluss der Leguminosendichte auf die Stickstofffixierung in den 23 Vegetationsgruppen untersucht.

3.5.4 Ein empirisches Modell für die Quantifizierung der symbiotischen N₂ Fixierung

Hogh-Jensen et al. (2004) haben ein empirisches Modell für die Quantifizierung der biologischen Stickstofffixierung bei Leguminosen entwickelt [98]. Der Zweck dieses Modells ist die Berechnung der gesamten fixierten Stickstoffmenge bei Leguminosen für den Fall, dass deren Trockenmasse bekannt ist. Dieses Modell wird für die Berechnung der Stickstofffixierung bei Leguminosen in Grasländern verwendet, und zwar regional wie auch global [98].

3.5.5 Globales dynamisches Stickstoffmodell (DyN)

Xu-Ri und Prentice modellierten den terrestrischen Stickstoffkreislauf mit einem dynamischen globalen Vegetationsmodell (DyN) [261]. DyN modelliert auch die Stickstoffflüsse zwischen der Atmosphäre, also auch die Stickstofffixierung. Daneben berechnet DyN die Stickstoffaufnahme durch Pflanzen, die pflanzliche Stickstoffallokation, den Stickstoffumsatz, die Stickstoffreproduktion und die Mortalität der Pflanzen. Sodann die Stickstoffmineralisation von Bestandsabfall und Bodenkohlenstoff, die biologische Stickstofffixierung, Nitrifikation, Ammoniumvolatilisation, Nitratauswaschung, Denitrifikation und N₂O und NO Emission. Der Stickstofffluss von der Atmosphäre in die Biosphäre wird durch die Änderung der C/N Verhältnisse zwischen den Pflanzen und dem Boden simuliert. Bei der Berechnung werden zwei Aspekte besonders betrachtet. Der erste Aspekt ist, dass die C/N Verhältnisse des Bodens sehr stabil sind. Und der zweite Aspekt ist der Effekt der Oxidation des Kohlenstoffs zu CO₂ durch Respiration auf die Umwandlung des Stickstoffs zu Ammonium (NH₄⁺).

3.5.6 Ein Modell für die Stickstofffixierung bei Leguminosen

Liu et al. (2011) haben ein empirisches Modell zur Berechnung der globalen Stickstofffixierung bei Leguminosen entwickelt [133]. Das Modell betrachtet die Stickstoff–Kohlenstoff Wechselwirkungen zwischen den Wirtspflanzen und den Nodulen. Das Modell ist mit einem Kohlenstoffmodell gekoppelt. Das Kohlenstoffmodell enthält Vegetationsgruppen und organische wie anorganische Bodenparameter. Alle Prozesse, die den Stickstoffkreislauf im natürlichen Ökosystem beeinflussen, werden mittels ihrer Beziehungen zu den Klimaparameter definiert. Die Einflussgrößen, die für das Modell erforderlich sind, wurden aus publizierten Daten abgeleitet oder durch Modellkalibrierungen sowie Kurvenanpassungen bestimmt. Bei diesem Modell ist die symbiotische N₂ Fixierung von der Temperatur des jeweiligen Standortes sowie von der oberirdischen Biomasse der Wirtspflanze abhängig (siehe die Gleichung 1 und 6 in der Publikation [133]).

3.5.7 Modellierung der Wechselwirkungen zwischen Stickstoff und Kohlenstoff in der Biosphäre (NCIM)

NCIM (Nitrogen Carbon Interaction Model) ist ein globales, generisches Modell mit separaten und geschlossenen aber intensiv miteinander gekoppelten Stickstoff- und Kohlenstoffkreisläufen. Es erschließt die Kohlenstoff- und Stickstoffprozesse und deren Rückkopplung in den

Pflanzen und Böden. Das Modell schließt Bodenprozesse, Wechselwirkungen zwischen Boden, Pflanzen und Stickstoff sowie die Konkurrenz zwischen Pflanzen und Bodenorganismen um den Stickstoff ein [55]. Im Modell haben sowohl die Rückkopplung zwischen Kohlenstoff- und Stickstoffprozessen als auch die Klimaparameter Einfluss auf die Kohlenstoff- und Stickstoffvorräte in der Vegetation, dem Bestandsabfall und dem Boden. Die Kohlenstoff- und Stickstoffflüsse werden im Modell in stündlichen, die Pools in monatlichen bzw. jährlichen Zeitabständen berechnet. Die Inputdaten für NCIM basieren auf 0.5 Grad Gitterelementen. Die Stickstofffixierung bei Leguminosen, Aktinomyzeten und freilebenden Bakterien werden im Modell als Zuflüsse von der Atmosphäre in den Stickstoffreservpool der Pflanzen berechnet, und damit wird der fixierte Stickstoff für die Pflanzen verfügbar. Die N_2 Fixierung bei den Leguminosen hängt vom Verhältnis der Nettoprimärproduktivität (NPP) der Leguminosen zur gesamten NPP in einem Standort ab. Die Stickstofffixierung der Erlen ist im Modell nicht erhalten.

3.5.8 Schwächen bisheriger Modelle der Stickstofffixierung

Bisher verfügbare Modelle enthalten in der Regel von den symbiotischen Systemen nur die Stickstofffixierung der Leguminosen. Oft sind auch freilebende Mikroorganismen und Cyanobakterien berücksichtigt. Die Stickstofffixierung der Aktinorrhiza-Pflanzen wie der Erlen fehlt in allen Modellen. Diese ist aber nicht vernachlässigbar, denn (*Alnus spp.*) fixieren jährlich zwischen $20 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ und $320 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$. Das zeigt, dass die Stickstofffixierung auch bei diesen Pflanzen in Modellen betrachtet werden muss.

Bei den in den Modellen enthaltenen übrigen Pflanzen erfolgt die Berechnung der Stickstofffixierung aufgrund der Annahme, dass die Biomasse der Wirtspflanzen für die fixierte Menge an Stickstoff eine entscheidende Rolle spielt. Jedoch enthält bisher kein Modell Methoden für die Berechnung der Verbreitung bzw. dem Vorkommen der Wirtspflanzen der Stickstofffixierer und deren Dichte an ihren natürlichen Standorten. Die Dichte der Leguminosen wird bei allen Modellen regelmäßig als vorgeschriebener empirischer Wert angesetzt.

Die Dichte der Leguminosen an natürlichen Standorten ist ein noch wenig untersuchtes Thema der globalen Verbreitung. Bei der Anfertigung dieser Arbeit waren nur in wenigen Publikationen überhaupt brauchbare Informationen über die Leguminosendichte an natürlichen Standorten zu finden. In vielen Arbeiten werden zwar die Effekte der Leguminosendichte im Rahmen landwirtschaftlicher Untersuchungen beschrieben [169, 139, 150, 149]. Aber eine direkte Studie über die Leguminosendichte auf globaler Ebene fehlte bisher. Für eine relevante Modellierung der Stickstofffixierung bei Leguminosen braucht man die Dichte dieser Pflanzenarten in ihren natürlichen Gebieten. Dies war die Motivation für die Anfertigung der vorliegenden Arbeit.

3.6 Bisher verfügbare Ansätze zur Modellierung der Verbreitung von Stickstofffixierenden Pflanzen

Bisher ist kein Modell der Verbreitung und der Dichte von Erlenarten oder Leguminosenarten bekannt. Auch dynamische Vegetationsmodelle wie LPJ-GUESS [209] und DGVM [176] betrachten nicht die Stickstoffprozesse in der terrestrischen Biosphäre.

Im DGVM werden die Pflanzen nach deren Funktionalitätstypen in 10 Gruppen eingeteilt (PFT=Plant Functional Type). Das Vorkommen eines PFT an einem Standort ist abhängig von vorgeschriebenen Klimaparametern wie der mittleren Jahrestemperatur (z.B. kommen unter -17°C keine laubabwerfenden Pflanzen mehr vor) sowie von ebenso vorgeschriebenen Temperatursummen (GDD = Growing Degree Days). Die GDD basieren in diesen Modellen auf einer unteren Grenze von 5°C mittlerer Tagestemperatur und wurde für jeden PFT definiert. Wenn die GDD den vordefinierten Wert eines Standortes erreicht, dann wird dieser PFT dort vorkommen.

Vegetationsmodelle wie TRIFFID [38] und MOSES-2 [56] modellieren stickstoffabhängige Prozesse in ihren Berechnungen nach empirischen Daten, doch es werden die stickstofffixierenden Pflanzen nicht separat behandelt. Beide Modelle verwenden das Landoberflächenschema (CLASS) für das Vorkommen und die Verbreitung der Pflanzen [237]. Das CLASS enthält 20 Vegetationsgruppen. Die Verbreitung der Vegetationsgruppen wird nach empirischen Annahmen aus Klimaparametern wie Temperatur und Niederschlag und aus Bodenparametern wie Bodentypen und Bodenfeuchtigkeit abgeleitet. Eine ausführliche Beschreibung der Parameter kann in der technischen Dokumentation der Version 1.1 gefunden werden [237].

Dagegen beinhaltet das biogeochemische Modell NCIM die Stickstofffixierung bei den Leguminosenarten, aber nicht bei den Alnusarten. Die Dichte der Leguminosen wird in NCIM für jede Vegetationsgruppe empirisch festgelegt und ist in der Zeit nicht veränderlich. NCIM bietet also die ideale Basis, um die in dieser Arbeit vorgestellten Modellansätze zu integrieren. Ähnliche empirische Annahmen wie NCIM treffen Vitousek et al. in ihrem Stickstofffixierungsmodell Nfix15 [241]. Jedoch betrachten sie alle Pflanzenarten, die den Stickstoff aus der Atmosphäre mit Hilfe symbiotischer Bakterien fixieren können, als eine homogene Gruppe. Deswegen enthält dieses Modell auch keine verwertbaren Ansätze zur getrennten Modellierung von Leguminosen und Erlen.

4 Material und Methode

Basis der Arbeiten war zunächst eine Bestandsaufnahme der verfügbaren Daten zur Verbreitung und Bestandesdichte der beiden Pflanzengruppen. Die Auswertung der verfügbaren Literatur und die Sichtung und Auswertung regionaler Datenbanken nahmen einen großen Raum in dieser Arbeit ein.

Im nächsten Schritt mussten zu den Verbreitungs- und Dichtedaten weitere, korrelierbare Daten wie Klimadaten, Bodendaten, Information über die Begleitvegetation und andere für die Pflanzenstandorte gefunden werden. Da in den seltensten Fällen solche Begleitdaten aus der Originalliteratur verfügbar waren, lag der Entschluss nahe, zur Gewinnung korrelierbarer Daten auch globale gitterbezogene Datensätze bei Bedarf mit heranzuziehen. Solche globalen Datensätze sind in der Regel im 0.5 Grad Raster geographischer Länge und Breite verfügbar. Das bedeutet, am Äquator mit einer Auflösung von rund 55×55 km. In höheren Breiten ist die Auflösung dann entsprechend feiner. Um diese gitterbezogenen Datensätze verwenden zu können mussten die Pflanzenstandorte zunächst den Gitterflächen zugeordnet werden.

Mittels der Verbreitungsdaten und den mit diesen korrelierten Daten wurde dann untersucht, welche der korrelierten Daten für die Vorhersage der Pflanzenverbreitung und ihrer Dichte ein nutzbares Vorhersagepotenzial haben. Diese Daten wurden für die Konstruktion der Modelle benutzt.

Im letzten Schritt schließlich wurde das Vorhersagepotenzial der Modelle sowohl global, als auch regional in Gebieten überprüft, für die aufgrund der Datenlage oder aufgrund biologischer Gegebenheiten mit Problemen gerechnet werden musste.

4.1 Datenbasis und Entwicklung des Alnus Distribution Modells (ADM)

4.1.1 Datengrundlage für die Konstruktion, Anwendung und Überprüfung des Modells

4.1.1.1 Liste der relevanten Erlenarten

Zunächst wurde versucht, anhand einer Literaturrecherche einen Überblick über die Anzahl der weltweit vorkommenden Erlenarten zu gewinnen. Bezüglich der Benennung der Erlenarten und ihrer Synonyme habe ich mich nach Chen und Li [30] gerichtet. Auf dieser Basis wurde eine Liste der für diese Untersuchungen relevanten Arten erstellt.

4.1.1.2 Datenquellen für die Verbreitung der Erlen

Eine Datensammlung über die globale Verbreitung bzw. das Vorkommen der Erlen wurde aus den nachfolgend aufgelisteten Datenquellen erstellt. Aus diesen Datenquellen wurden für die einzelnen Standorte die geographischen Koordinaten und soweit verfügbar, die Höhenlage, die Klimadaten (mittlere Jahrestemperatur und mittlere Jahressumme der Niederschläge), sowie Boden- und Vegetationsgruppen der Standorte herausgesucht und dokumentiert. Die Datenbasis der Global Biodiversity Information Facility (GBIF) wurde hierbei nicht berücksichtigt, da diese Daten für die Überprüfung des Modells herangezogen werden sollten.

eFloras:

eFloras ist eine im Internet verfügbare Pflanzendatenbank, die Angaben zur Verbreitung von Pflanzenfamilien und deren Gattungen und Arten für Regionen wie China, Madagaskar, Nepal, Pakistan, Chile, Ecuador und Nordamerika enthält [48]. Insgesamt enthält eFloras 1 469 Datensätze für die genannten Regionen. Die Pflanzenfamilien, Gattungen und dazugehörigen Arten sind alphabetisch in dieser Datenbank aufgelistet.

USDA National Plant Data Center:

Diese Datenbank liefert Informationen über die Verbreitung von mehr als 2 500 Pflanzenarten in den USA und Kanada [230]. In dieser Datenbank werden in der Regel Namen, Verbreitungsdaten, Eigenschaften und oft auch Bilder für die Pflanzenarten geliefert. Ich habe in dieser Datenbank nach Angaben für die Gattung "Alnus" gesucht. Nachweise für 22 Arten wurden dabei ausgewertet. Für jede dieser Arten sind Synonymie enthalten. Unter anderem ist eine Karte zur Verbreitung in den Bezugsgebieten abrufbar.

Atlas Florae Europaeae:

Die Florae Europaeae sind eine Enzyklopädie von 15 Bänden und insgesamt 2 921 Seiten, die zwischen 1965 und 2007 veröffentlicht wurden [111]. 4 708 Verbreitungskarten für die in Europa heimischen Pflanzenarten sind enthalten. Daneben werden auch Kulturpflanzen erfasst. Die Information ist auf allen taxonomischen Ebenen alphabetisch sortiert. Die Karten stellen die Verbreitung der Taxa in einem 0.5 Grad Gitter dar. Im Text werden Hinweise zur Synonymie und weitere taxonomischen Angaben gegeben.

Tropicos:

Der Missouri Botanical Garden bietet eine online verfügbare Datenbank unter dem Namen Tropicos an [244]. Die Datenbank enthält mehr als 1.2 Millionen Pflanzenarten und 3.9 Millionen Datensätze für diese Pflanzenarten. Die Daten umfassen die Verbreitungsgebiete, Synonyme und die dazugehörigen Literaturangaben. Die Datenbank ist global und enthält auch Angaben zum Vorkommen und der Verbreitung von Alnus-Arten, die Literaturangaben, sowie weitere Angaben zur Morphologie und Physiologie der Arten. Die Verbreitung der Arten wird durch Einzelbeobachtungen und ihre geographischen Koordinaten sowie häufig auch mit Angaben zur Höhenlage der Standorte dokumentiert.

Flora of China:

Die Flora of China wurde in 25 Bänden publiziert [266]. Diese Datenquelle enthält alle Gefäßpflanzenfamilien Chinas sowie deren Gattungen und Arten. Die Flora gibt jeweils eine kurze Familienbeschreibung und zeigt die Verbreitung von Angehörigen dieser Pflanzenfamilie in China. Für die einzelnen Gattungen gibt die Flora den Autor mit Literaturzitat und die Synonyme, eine kurze Gattungsbeschreibung sowie die Zahl der Arten sowohl für China als auch weltweit an. Für jede einzelne Art werden die gleichen Informationen wie für Gattungen geliefert. Zusätzlich werden die Koordinaten der Fundorte und ihre Höhenlage, die Blütezeit und die Reifezeit der Samen und weitere ökologische Hinweise gegeben. Für das Modell benötigte Informationen über die Verbreitung von Alnusarten in China wurden aus dem vierten Band dieser Flora entnommen [130].

World Wildlife Fund:

Der World Wildlife Fund ist eine weltweit arbeitende Organisation für den Umweltschutz. Ihre Online-Datenbank enthält globale Informationen über Pflanzen- und Tierarten [77]. Sie sind in zwei online verfügbaren, herunterladbaren Dateien enthalten, die die terrestrischen Ökosysteme der Erde umfassen. Insgesamt 825 terrestrische Ökoregionen der Erde sind erfasst. Die eigentlichen Daten sind artenbezogen. Sie umfassen Fundorte, ihre Koordinaten sowie gelegentlich Daten zum Klima. Die Angaben zu den Arten der Gattung *Alnus* wurden ausgewertet.

US Forest Service:

Der US Forest Service ist eine Agentur des Landwirtschaftsministeriums der USA [62]. Alle nationalen Wälder der USA und deren Pflanzenarten wurden in dieser Datenbank dokumentiert. Man erhält Daten über die Erlenstandorte, ihre Koordinaten und Klimadaten wie Temperatur und Niederschlagsmenge für diese Standorte.

GBIF (Global Biodiversity Information Facility):

GBIF (Global Biodiversity Information Facility) enthält über 260 000 Datensätze für Spezies von Pflanzen, Tieren, Pilzen, Mikroorganismen und deren Verbreitungsgebiete [70]. Die Information wird jeweils in Form einer Weltkarte mit einer maximalen Auflösung von 0.1 Grad Länge und Breite bereitgestellt, die die Verbreitung einer Art anhand von dokumentierten Fundorten zeigt. Aus dieser Karte können die geographischen Koordinaten der Fundorte daher mit einer Genauigkeit von 0.1 Grad entnommen werden. Allerdings ist die Dokumentation der Fundorte in den verschiedenen Regionen der Erde sehr ungleichmäßig dicht. Fehlt eine Art in einer Gitterfläche, so kann das bedeuten, dass die Art dort entweder nicht vorkommt oder sie kommt zwar vor, allerdings fehlen noch die Nachweise ihres Vorkommens. Die dokumentierte Datendichte in jedem Gitterelement von 0.1 Grad ist über die unterschiedliche Farbgebung der Gitterfläche erkennbar. Die Daten aus der GBIF Datenbank wurden nicht für die Konstruktion des Modells, sondern für seine Überprüfung verwendet.

4.1.1.3 Gitterbezogene Datensätze

In den im Abschnitt 4.1.1.2 vorgestellten Datenquellen waren in der Regel nicht alle für die Konstruktion des Modells benötigten Daten verfügbar. Es wurde daher eine Strategie für die

Ergänzung von nicht in diesen Datenquellen enthaltenen Daten gewählt, die auf globale gitterbezogene Datensätze zurückgreift. Solche Datensätze für 0.5 Grad Gitter sind für Modellierzwecke verfügbar oder wurden in unserer Arbeitsgruppe durch die Digitalisierung von thematischen Karten entwickelt.

Als Basisgitter für diese Arbeiten diente das Gitter der Klimadatenbank von Cramer und Leemans (1991), das für die Landflächen der Erde, mit Ausnahme der Antarktis, insgesamt 62 483 Gitterflächen von jeweils einem halben Grad geographischer Länge und Breite aufweist. Das Gitter ist so zentriert, dass jeweils am Äquator und am Nullgrad-Meridian eine Gitterkante anliegt. Jede Gitterfläche wird durch die Koordinaten ihrer linken (westlichen) unteren (südlichen) Ecke gekennzeichnet.

Klimadaten:

Die Klimadatenbank von Cramer und Leemans (1991) wurde als Datenquelle für fehlende Klimadaten benutzt. Die Klimadatenbank enthält mittlere Monats- und Jahrestemperaturen, monatliche und jährliche Summen des Niederschlags, die Anzahl der Regentage und der Sonnenscheinstunden [39]. Für das Alnus-Distribution-Modell wurden die mittlere Jahrestemperatur und mittlere Jahressumme der Niederschläge aus dieser Datenbank entnommen und verwendet.

Potentielle natürliche Vegetation:

Zur Vervollständigung der Vegetationsinformation zur Modellentwicklung diente der in unserer Arbeitsgruppe im 0.5 Grad Gitter digitalisierte Vegetationsatlas von Schmithüsen (1976) [193]. Die 176 verschiedenen Vegetationsgruppen der potentiellen natürlichen Vegetation, die dieser Atlas enthält, waren bei der Digitalisierung unter möglicher Beibehaltung ihrer Flächenausdehnung den Gitterelementen zugeordnet worden. Zudem haben wir diese 176 Vegetationsgruppen nach Ähnlichkeit ihrer Physiognomie und ihrer ökologischen Ansprüche zu 31 Vegetationsgruppen zusammengefasst.

Daten für die Bodenklassen:

Die Food and Agriculture Organisation of the United Nations (FAO) entwickelte eine global einheitliche Klassifizierung für die Böden der Erde nach den Hauptmerkmalen der Böden. Die auf dieser Basis entwickelten Bodenkarten sind für alle Kontinente der Erde verfügbar und wurden als FAO-UNESCO Soil Map of the World ab 1974 veröffentlicht [61]. Die FAO-Bodenklassifizierung umfasst 36 Bodenklassen und 70 Unterklassen. Die Bodenklassen und Unterklassen werden unter dem Begriff Bodentypen gefasst. Die Karten wurden in unserer Arbeitsgruppe für ein globales 0.5 Grad Gitter digitalisiert. Diese Information wurde zur Ergänzung der Bodenklassen an den Erlenstandorten verwendet.

4.1.2 Entwicklung des Alnus-Distribution-Modells (ADM)

4.1.2.1 Komplettierung der in den Datenquellen fehlenden Daten aus gitterbezogenen Datensätzen

Zunächst wurden die geographischen Koordinaten der Erlenstandorte und deren Höhenangaben aus den Erlenstandorten entnommen. Wenn die Koordinaten und die Angaben über die Höhenlage nicht direkt angegeben waren, die Fundorte jedoch ausreichend beschrieben waren, wurden anhand dieser Beschreibung die Koordinaten und Höhenangaben unter Zuhilfenahme globaler Kartenwerke (ONC: Operational Navigation Charts für Sichtflug) sowie von Google Earth [238] ermittelt. Nur solche Daten, für die Koordinaten und Höhenangaben ermittelt werden konnten, wurden benutzt.

Zuordnung der Erlenstandorte zu den Gitterelementen des 0.5 Grad Gitters

Mittels eines Computerprogramms wurden diejenigen Gitterelemente des von uns benutzten 0.5 Grad Gitters ausgewählt, in die Koordinaten der Erlenstandorte fallen.

Ergänzung der fehlenden Daten aus gitterbezogenen Datensätzen

Für den Fall, dass bereits in den Datenquellen Angaben über die mittlere Jahrestemperatur und die mittlere Jahressumme der Niederschläge, den vorherrschenden Bodentyp sowie die potentielle natürliche Vegetation vorhanden waren, wurden diese benutzt. Falls einige oder alle dieser Daten in den Datenquellen fehlten, wurden diejenigen Klima-, Boden- und Vegetationsdaten benutzt, die im entsprechenden Gitterelement der gitterbezogenen Datensätze enthalten waren.

Da die gitterbezogenen Daten stets Mittelwerte für das ganze Gitterelement darstellten, war unter Umständen eine Korrektur der Werte, vor allem beim Klima, erforderlich, denn die Höhenlage eines Erlenstandorts musste nicht unbedingt mit der mittleren Höhenlage des Gitterelements übereinstimmen, vor allem nicht in gebirgigen Gebieten.

Alle über gitterbezogene Daten zugeordnete Klimawerte wurden daher nachträglich von Hand überprüft. Zu diesem Zweck wurden in der Nähe des Erlenstandorts gelegene Klimastationen aus Klimadatendokumentationen gesucht [245, 162, 155]. Anhand der Höhendifferenz zwischen den Klimastationen, dem Erlenfundort und der mittleren Höhe des Gitterelements wurde die mittlere Jahrestemperatur korrigiert. Dabei wurde entsprechend der allgemeinen Klimacharakteristik entweder der trockenadiabatische oder der feuchtadiabatische Höhengradient der Temperatur angewandt. Die Niederschlagsdaten wurden auf ihre Plausibilität durch Vergleich mit nahegelegenen Klimastationen überprüft.

4.1.2.2 Erster Entwicklungsschritt: Klimagetriebenes Modell

Bei der Konstruktion des Alnus-Distribution-Modells wurde Schrittweise vorgegangen. Zunächst wurde ein ausschließlich durch Klimadaten getriebenes Modell erstellt. Sein Vorhersagepotentiell wurde überprüft.

Für die Konstruktion des klimagetriebenen Modells wurden die mittlere Jahrestemperatur und die mittlere Jahressumme der Niederschläge an den Erlenstandorten in einer Grafik gegeneinander aufgetragen. Das dabei erhaltene Klimafeld der Erlenverbreitung ließ sich im We-

sentlichen durch drei Geraden umhüllen. Einzelne Wertepaare, die in dieser Grafik außerhalb der durch die Geraden umhüllten Fläche zu liegen kamen, wurden nochmals geprüft. Wenn die Informationen fraglich waren, wurde der jeweilige Datenpunkt für die Konstruktion des Modells nicht weiter berücksichtigt.

Für diese umhüllenden Geraden wurden Geradengleichungen berechnet. Alle Klimawertepaare innerhalb der durch die Umhüllenden begrenzten Fläche wurden als für Erlen geeignet angenommen.

Für eine globale Anwendung dieses zunächst nur klimagetriebenen Modells, wie sie zum Beispiel für die Überprüfung seines Vorhersagepotentiells nötig ist, wurden die globalen gitterbezogenen Klimadatensätze von Cramer und Leemans (1991) verwendet [39]. Zunächst wurde mit einem Computerprogramm für jedes der global 62 483 Gitterelemente überprüft, ob seine in diesen Klimadatensätzen vorhandenen Werte der mittleren Jahrestemperatur und der Jahressumme der Niederschläge innerhalb der durch die umhüllenden Geraden definierten Fläche liegen. War dies der Fall, wurde das jeweilige Gitterelement als möglicher Erlenstandort angesehen und zur späteren Darstellung einer thematischen Karte seine Koordinaten festgehalten.

4.1.2.3 Zweiter Entwicklungsschritt: Einbezug weiterer Daten als mögliche Prädiktoren

Im nächsten Schritten wurde überprüft, ob sich bei Einbezug der potentiellen natürlichen Vegetation oder der Bodenklasse der Weltbodenkarte in das Modell als weitere Prädiktoren eine Veränderung der Vorhersagequalität ergibt. Schließlich wurden beide Prädiktoren gemeinsam neben den Klimadaten berücksichtigt.

Einbezug der potentiellen natürlichen Vegetation

Es wurde ein Vegetationsinventar der an den Erlenfundorten vorkommenden potentiellen natürlichen Vegetation mittels der gitterbezogenen Vegetationsdaten erstellt. Dafür wurden die im Abschnitt 4.1.1.3 vorgestellten Vegetationsgruppen als Vegetationsinventar verwendet. Mithilfe eines Computerprogramms wurde sodann die Vegetationsgruppe jedes Gitterelements, das durch Klimapaare als potentielles Vorkommensgebiet für Erlen erkannt war, mit dem Vegetationsinventar, also den Vegetationsgruppen an den dokumentierten Erlenfundorten, verglichen. Wenn die Vegetationsgruppe des jeweiligen Gitterelements einer der Vegetationsgruppen des Vegetationsinventars an den dokumentierten Erlenstandorten entsprach, wurde dieses Gitterelement weiterhin als potentielle Vorkommensgebiet für die Erlen betrachtet. Andernfalls wurde es nicht weiter als Erlenstandort berücksichtigt.

Einbezug von Bodendaten

Zunächst wurde ein Bodeninventar der dokumentierten Erlenstandorte analog zur Vorgehensweise bei der Vegetation mithilfe der digitalisierten Weltbodenkarte erstellt. Sodann wurde, ebenfalls analog zur Vorgehensweise bei der Vegetation, für jedes durch das Klima als potenzieller Erlenstandort ausgewiesenes Gitterelement überprüft, ob dessen Bodentyp mit einem Boden des Bodeninventars übereinstimmt. Falls das der Fall war, wurde dieses Gitterelement weiterhin als potenzielles Vorkommensgebiet für die Erlen angesehen, ansonsten wurde es eliminiert.

Gemeinsamer Einbezug von potenzieller natürlicher Vegetation und Bodendaten

Schließlich wurden Vegetation und Boden gemeinsam zusätzlich zum Klima für die Vorhersage benutzt. Die Vorgehensweise war wie im Abschnitt 4.1.2.3 beschrieben. Nur wenn beide, Vegetations- und Bodeninventar, übereinstimmten, wurde das Gitterelement als erlengeeignet angesehen.

4.1.2.4 Grafische Darstellung der Modellergebnisse als thematische Karten

Die als Ergebnis aus den Abschnitten 4.1.2.2 und 4.1.2.3 vorliegenden Gitterelementmengen potentieller Erlenstandorte wurden mithilfe der Grafiksoftware UNIRAS als Weltkarten mit einer Modellauflösung von 0.5 Grad dargestellt. Sie konnten somit untereinander und mit unabhängigen Verbreitungskarten von Erlen verglichen und die Vorhersagequalität der verschiedenen Modellierungsschritte konnte bewertet werden.

4.1.3 Validierung des Modells

Um das Modell auf seine Genauigkeit überprüfen zu können, wurden Daten der GBIF Datenbank verwendet, die nicht bei der Konstruktion des Modells benutzt worden waren. Die Ergebnisse jedes Entwicklungsschritts des Alnus-Distribution-Modells wurden mit den Verbreitungsdaten der GBIF Datenbank auf globaler und regionaler Ebene verglichen. Um das Alnus-Distribution-Modell auf globaler Ebene zu validieren, wurden die jeweiligen, mit dem entsprechenden Entwicklungsschritts des Modells in den Abschnitten 4.1.2.2 und 4.1.2.3 erstellten Karten mit der globalen Verbreitungskarte der Erlen aus der GBIF Datenbank visuell verglichen.

Um das Modell auf Länderebene zu überprüfen, wurden elf Länder ausgewählt. Acht dieser elf Länder hatten eine dichte Abdeckung der Länderfläche mit Daten in der GBIF Datenbank. Die drei restlichen Länder hatten eine unvollständige Abdeckung mit Daten.

Für diese elf Länder wurden die Gitterelemente des 0.5 Grad Gitters dargestellt, für die das Alnus-Distribution-Modell in seinen verschiedenen Entwicklungsstufen die Eignung für Erlen vorhersagte. Für diese Länder wurden dann die entsprechenden Verbreitungsdaten aus der GBIF Datenbank für ein ebenfalls 0.5 Grad Gitter entnommen. Anschließend wurden für jedes dieser Länder die als erlengeeignet ausgewiesenen Gitterelemente sowohl der Ausbaustufen des Modells, als auch der GBIF Datenbank gezählt und verglichen.

4.2 Modellierung der Leguminosendichte auf globaler Ebene durch das Modell GDL (Global Density of Legumes)

4.2.1 Datengrundlage für die Konstruktion, Anwendung und Validierung des GDL Modells

Die Entwicklung des GDL Modells basiert auf einer ausführlichen Literaturrecherche. Für den Entwurf des Modells wurden Daten über die Leguminosendichte von verschiedenen Standorten und Daten über verschiedene Einflussgrößen, die möglicherweise die Leguminosendichte beeinflussen können, gesammelt. Nach einer ausführlichen Literaturrecherche über den Zusammenhang zwischen der Leguminosenbiomasse, der N₂ Fixierung bei der Leguminosen, der Biomassenbildung der Leguminosen und den verschiedenen Klima und Bodenparametern wurden vier Klimaparameter und neun Bodenparameter als zu untersuchende Einflussgrößen für den Entwurf des GDL Modells ausgewählt.

4.2.1.1 Leguminosendichte

Um ein globales Modell für die Berechnung der Leguminosendichte zu entwickeln, werden Daten über die Leguminosendichte an natürlichen Standorten gebraucht. Die Suche nach solchen Daten erfolgte über verschiedene Suchmaschinen (Google, Yahoo, Altavista und Vshare). Diese Suche lieferte diverse Publikationen, die eine Abschätzung der Leguminosendichte ermöglichten.

Die Leguminosendichte wird in den Publikationen entweder als relative mittlere Häufigkeit der Leguminosen am Standort oder als Biomassenanteil der Leguminosen an der gesamten pflanzlichen Biomasse, meist in Prozent am Standort, angegeben. Unter relativer mittlerer Häufigkeit der Leguminosen wird an den Standorten der Anteil der Individuen von Leguminosen an der gesamten Individuenzahl aller Arten angegeben. Oft wird die Leguminosendichte als Balkendiagramm angegeben. In diesem Fall wurde das Diagramm mit Hilfe des Programms GIMP (GNU Image Manipulation Program) ausgewertet und der Wert der Leguminosendichte berechnet. Es wurde angenommen, dass beide Begriffe (relative mittlere Häufigkeit der Leguminosen und Biomassenanteil) als prozentualer Anteil der Leguminosen an einem Standort zusammengefasst werden können. Demgemäß werden beide Angaben über die Leguminosendichte als relative Häufigkeit der Leguminosen betrachtet.

Für jeden Ort mit dokumentierter Leguminosendichte wurden die geographischen Koordinaten des Orts festgestellt. Nur wenn dies möglich war, wurden diese Daten verwendet.

Für eine regionale Validierung der Modellergebnisse standen mir 13 unabhängige Datensätze aus Brasilien zur Verfügung, die in 8 brasilianischen und einer internationalen Zeitschrift enthalten waren. Diese Daten zur Leguminosendichte sind originale Messdaten aus dem Gebiet des humiden Waldes Amazonas. Sie wurden bei der Modellkonstruktion nicht verwendet.

4.2.1.2 Klimadaten der Messorte

Die Koordinaten der Orte mit gemessener Leguminosendichte ermöglichen es, Daten über Eigenschaften des Bodens, des Klimas und der Leguminosen an diesen Messorten zu sammeln und zwischen den Daten die Korrelationsuntersuchungen zu diesen Standorten vorzunehmen. Nicht für jeden Messort der Leguminosendichte waren Klimadaten in der Literatur vorhanden. Analog zur Vorgehensweise bei den Erlen wurden daher in solchen Fällen die Daten aus den Klimadatenätzen von Cramer und Leemans (1991) 4.1.1.3 herangezogen [39]. Für die Modellierung der Leguminosendichte wurden die mittlere Jahrestemperatur, die Temperatur des kältesten und wärmsten Monats, die mittlere Jahressumme der Niederschläge und die Niederschlagsmenge des feuchtesten Monats aus dieser Datenbank entnommen und verwendet.

Als weiterer Klimaparameter wurde die Anzahl der Trockenmonate pro Jahr als mögliche Einflussgröße auf die Leguminosendichte vermutet. Da die Klimadatenbank von Cramer und Leemans (1991) keine Werte für diesen Klimaparameter enthält, wurde er auf der Basis des Vorschlags von Walter und Lieth (1960) [245] berechnet. Dieser Vorschlag, der auch in den Klimadiagrammen des Klimadiagramm–Weltatlas [245] für die Darstellung der Klimadiagramme benutzt wird, besagt, dass ein arider Monat dann gegeben ist, wenn bei einer Darstellung der monatlichen Klimawerte im Maßstab 20 mm Niederschlag entsprechend 10°C gilt: *Niederschlag in mm < Monatstemperatur in $^{\circ}\text{C}$* .

4.2.1.3 Daten für die Bodenparameter der Messorte

In den wissenschaftlichen Arbeiten, aus welchen die Daten zur Leguminosendichte entnommen wurden, ist selten ein kompletter Satz der benötigten Bodendaten für den Leguminosenstandort zu finden. Aus diesem Grund wurde auch in diesem Fall auf gitterbezogene Daten im Halbgradgitter zurückgegriffen. Diese Datenbanken wurden vom Batjes in den Jahren 1995 und 2002 veröffentlicht [11, 12]. Batjes (1995, 2002) ordnete darin jedes Bodentyps der Weltbodenkarte der FAO-UNESCO [61] jeweils einen Satz von Bodenparametern zu. Dadurch wurde es möglich, über unsere digitale Weltbodenkarte für die Messorte der Leguminosendichte diese Bodenparameter zu erstellen. Ausgewählt wurden:

1. **AWC (Available Water Capacity)**: Verfügbare Wasser-Kapazität bis 100 cm Bodentiefe (in mm, für den Bereich von pF2.5 bis pF4.2 bzw. von 33 bis 1 500 kPa).
2. **TOT-N (Total Nitrogen)**: Mittlerer Gesamtstickstoff des Bodens (Prozent der Trockensubstanz bis 100 cm Tiefe).
3. **pH**: Mittlerer pH-Wert des Bodens (in Wasser gemessen).
4. **OC (Organic Carbon)**: Mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff des Bodens (Prozent der Trockensubstanz).
5. **CEC (Cation Exchange Capacity)**: Mittlere Kationen-Austauschkapazität des Bodens ($\text{cmolc} \cdot \text{kg}^{-1}$; 1 M NH_4OAc bei pH 7).
6. **CMK (Exchangeable Ca^{2+} , Mg^{2+} , und K^{+})**: Mittlerer austauschbarer Gehalt an Ca^{2+} , Mg^{2+} , und K^{+} ($\text{cmolc} \cdot \text{kg}^{-1}$).

7. **ESP (Exchangeable Sodium Percentage)**: Mittlerer austauschbarer Natriumgehalt (Prozent der Trockensubstanz).
8. **Bulk (Median Bulk Density)**: Mittlere Lagerungsdichte des Bodens bis 100 cm Tiefe ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$).
9. **Pore (Median Total Porosity)**: Mittleres Porenvolumen des Bodens bis 100 cm Tiefe (Prozent).

4.2.2 Entwicklungsschritte des GDL Modells

In diesem Abschnitt werden die Schritte für den Aufbau, Anwendung und die Weiterentwicklung des GDL Modells separat vorgestellt.

4.2.2.1 Vervollständigung der Daten

Die für den Aufbau und die Weiterentwicklung des GDL Modells benötigten Daten waren in den benutzten Publikationen nicht vollständig enthalten. Für eine Vervollständigung der fehlenden Klimadaten wurde eine Vorgehensweise analog zu der im Abschnitt 4.1.2.1 für das ADM benutzten verwendet.

4.2.2.2 Konstruktion des GDL Modells

Für die Feststellung des Einflusses der abiotischen Faktoren auf die Leguminosendichte an natürlichen Standorten wurden Regressionanalysen vorgenommen.

Zunächst wurde der Zusammenhang zwischen den Klimaparametern und der Leguminosendichte untersucht. Diese Untersuchungen wurden gemacht, um zu beantworten, ob die Leguminosendichte an einem Standort von einem der im Abschnitt 4.2.1.2 genannten Klimaparameter abhängig ist. Hier wurde jeder Klimaparameter der Leguminosenstandorte gegen die Leguminosendichte der Leguminosenstandorte in einer Grafik dargestellt. Die Abhängigkeit wurde durch die Regressionanalyse untersucht.

Für die Analyse der Korrelation zwischen den Klimaparametern und der Leguminosendichte wurde das Statistikprogramm "R" [178] verwendet. Dieses Programm bietet sowohl für lineare als auch für nicht-lineare Regressionanalysen fertige Funktionen an. Damit ist es möglich, für die Definition der Korrelationsfunktionen den jeweils am besten passenden Parameter zu finden. Für die nicht-linearen Regressionanalysen wurde zunächst die logarithmische Funktion des Programm verwendet. Wenn es zwischen den Daten keine logarithmische Korrelation gab, wurden die Parameter nach empirischen Erfahrungen per Hand gepasst und die Korrelationsfunktion definiert.

4.2.2.3 Anwendung des GDL Modells

Das Modellkonzept sah vor, die bei den Korrelationsanalysen als bedeutsam erkannten Zusammenhänge zwischen einzelnen Klimadaten und der Leguminosendichte in Form mathematischer Gleichungen darzustellen. Mit Hilfe dieser Gleichungen konnte dann die globale

Verbreitung der Leguminosendichte berechnet werden. Diese Berechnung wurde auf dem 0.5 Grad Gitter durchgeführt und die Ergebnisse auf einer globalen 0.5 Grad gitterbezogenen Karte mithilfe des UNIRAS Grafiksoftware dargestellt.

4.2.2.4 Weiterentwicklung des GDL Modells

Die Leguminosendichte an natürlichen Standorten könnte neben den Klimadaten von einem oder mehreren Bodeneigenschaften abhängig sein. Um feststellen zu können, ob die Bodenparameter mit der Leguminosendichte an den Messorten korrelieren, wurde eine Korrelationsanalyse zwischen den neun Bodenparametern (siehe Abschnitt 4.2.1.3) und der Leguminosendichte der Messorte durchgeführt. Jeder Bodenparameter der Leguminosenstandorte wurde gegen die Leguminosendichte der Leguminosenstandorte aufgetragen. Eine Regressionsanalyse mittels des Statistikprogramms "R" wurde für jeden Datensatz vorgenommen.

4.2.3 Validierung des GDL Modells

Für die Überprüfung der Aussagekraft des GDL Modells wurden Daten über die Dichte der Leguminosen an natürlichen Standorten verwendet. Diese Daten der Leguminosendichte waren von den Daten, die bei der Entwicklung des GDL Modells benutzt wurden, unabhängig. Durch die Validierung des GDL Modells wurde versucht, die Vorhersageeffizienz des GDL Modells zu bestimmen. Die Überprüfung erfolgte durch Vergleich der modellierten mit der gemessenen Dichte an den 31 Messorten. Die Korrelation zwischen modellierten und gemessenen Daten wurde statistisch durch die Regressionsanalyse geprüft.

5 Ergebnisse

In diesem Abschnitt werden zunächst die Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modells (ADM) und dann die Ergebnisse des Globale Dichte der Leguminosen Modells (GDL) dargestellt.

5.1 Ergebnisse des Alnus–Distribution–Modells

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse der Arbeitsschritte gezeigt, die zur Konstruktion des Alnus-Distribution-Modells führten. Außerdem werden die Ergebnisse der Überprüfung des Modells in seinen unterschiedlichen Ausbaustufen gezeigt, sodass der Einfluss der verschiedenen Einflussgrößen gezeigt werden kann. Dabei wird die Verbreitung der Erlen durch das Alnus-Distribution-Modell für jede Ausbaustufe global modelliert.

5.1.1 Ergebnisse der Datensammlung und Analyse

5.1.1.1 Erlenarten

Die Sichtung der weltweit vorkommenden Erlenarten und ihre Synonymie, im Wesentlichen auf der Basis der Arbeit von Chen und Li (2004), ergab eine Liste von 34 Erlenarten, die in der Tabelle 5.1 aufgeführt sind [30]. Alle die dort aufgeführten Arten kommen auch in den für die Standortanalyse benutzten Datenbanken vor.

5.1.1.2 Ergebnisse der Datensuche in den sieben Pflanzendatenbanken

Die globale Suche nach Erlenstandorten in den sieben ausgewerteten Pflanzendatenbanken lieferte für die Arten in der Tabelle 5.1 mindestens ein Vorkommen. Insgesamt wurden 410 Erlenstandorte weltweit gefunden.

Die aus in den sieben Datenbanken ausgewerteten Angaben wie Koordinaten bzw. Ortsbeschreibungen wurden in der Tabelle 8.1 (siehe Anhang auf Seite 121) eingetragen. Die Tabelle enthält ebenso Informationen über die Höhenangabe, durchschnittliche Jahrestemperatur und durchschnittliche Jahressumme der Niederschläge. Jedoch waren diese Angaben in den Datenbanken nicht immer vollständig zu finden. Aufgrund der Größe der Tabelle 8.1 werden die für die Konstruktion der Arbeit verwendeten Klimaangaben der Standorte im Abschnitt 5.1.1.3 in einer Tabelle zusammengefasst und vorgestellt. Deswegen wurden die fehlenden Angaben wie in dem Methodenteil der Arbeit beschrieben, aus bestimmten Quellen ergänzt. Solche Angaben wurden in der Tabelle 8.1 fett markiert.

In der Tabelle 8.1 ist zu sehen, dass die 410 Standorte weltweit allerdings sehr ungleichmäßig verteilt sind. Ihre Häufigkeit in den verschiedenen Klimazonen bzw. Ökoregionen entspricht zunächst nicht den Erwartungen.

5 Ergebnisse

Tab. 5.1: Die weltweit vorkommenden 34 Erlenarten, die zur weiteren Analyse ihrer Standorte und der ökologischen Bedingungen an diesen Standorten benutzt wurden. Die Liste beruht im Wesentlichen auf Untersuchungen von Chen und Li (2004) [30].

<i>A. acuminata</i> HBK	<i>A. matsumurae</i> CALLIER
<i>A. barbata</i> C. A. MEY	<i>A. maximowiczii</i> CALLIER
<i>A. cordata</i> (LOISEL.) DUBY.	<i>A. nepalensis</i> D. DON
<i>A. cremastogyne</i> BURKILL	<i>A. nitida</i> (SPACH) ENDL.
<i>A. crispa</i> (DRYAND. IN AIT.) PURSH	<i>A. oblongifolia</i> TORR
<i>A. fernandi-coburgii</i> C.K. SCHNEIDER	<i>A. orientalis</i> DECNE
<i>A. firma</i> SIEB. & ZUCC.	<i>A. pendula</i> MATSUM
<i>A. formasana</i> (BURKILL) MAKINO	<i>A. rhombifolia</i> NUTT.
<i>A. fruticosa</i> (DU ROI) SPRENG.	<i>A. rubra</i> BONG.
<i>A. glutinosa</i> (L.) GAERTEN	<i>A. rugosa</i> (DU ROI) SPRENG.
<i>A. hirsuta</i> (FISCHER) C.K. SCHNEIDER	<i>A. serrulata</i> (AIT.) WILLD
<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	<i>A. sieboldiana</i> MATSUM
<i>A. inokumae</i> S. MURAI & KUSAKA.	<i>A. sinuata</i> (REGEL) RYDB.
<i>A. japonica</i> (THUNB.) STEUD.	<i>A. subcordata</i> C.A. MEY
<i>A. jorullensis</i> KUNTH	<i>A. tenuifolia</i> NUTT.
<i>A. mandshurica</i> C. K. SCHNEIDER	<i>A. trabeculosa</i> HAND. & MAZZ
<i>A. maritima</i> (MARSH.) NUTT.	<i>A. viridis</i> (CHAIX) D. C.

344 der 410 Standorte befinden sich auf der Nordhalbkugel der Erde, davon 193 in den USA, 31 in Europa, 27 in Asien. Auf der Südhalbkugel der Erde wurden lediglich 76 der 410 Standorte dokumentiert, alle in Südamerika. Für den afrikanischen Kontinent und Australien wurden auf der Südhalbkugel keine Standorte gefunden.

Übertragen in das 0.5 Grad Gitter belegen die 410 Standorte weltweit insgesamt 295 Gitterelemente. Diese Gitterelemente werden in Abbildung 5.1 in einer Weltkarte dargestellt. Auf dem amerikanischen Kontinent ist die Dichte an Gitterelementen mit Erlenvorkommen am höchsten. Auch für Europa ist die Dokumentation der Erlenverbreitung noch recht dicht. Die recht geringe Verbreitung in Asien beruht wohl auf einem Mangel an Nachweisen.

Was die Verbreitung nach Arten betrifft, so wurden auf der Nordhalbkugel der Erde zwölf Erlenarten in Amerika, vier in Europa und 18 in Asien gefunden (siehe die Tabelle 8.1 im Anhang auf die Seite 121).

Von den zwölf Erlenarten, die für Amerika dokumentiert sind, kommen sechs, nämlich *A. serrulata* (AIT.) WILLD, *A. rubra* BONG., *A. rhombifolia* NUTT., *A. maritima* (MARSH.) NUTT., *A. oblongifolia* TORR und *A. rugosa* (DU ROI) SPRENG. nach den Datenbanken zu urteilen ausschließlich in den USA vor. Die 193 Standorte dieser Arten in den USA reichen bis in eine Höhe von maximal 3 066 msm. Von diesen Mehr als dreiviertel der Standorte liegen jedoch unterhalb einer Höhe von 1 000 msm.

Auf der Südhalbkugel der Erde wurden zwei Erlenarten gefunden, nämlich *A. acuminata* HBK und *A. jorullensis* KUNTH. Für beide Arten wurden 124 Standorte in den Datenbanken gefunden. Für *A. acuminata* HBK wurden 70 Standorte auf der Südhalbkugel und 21 Standorte

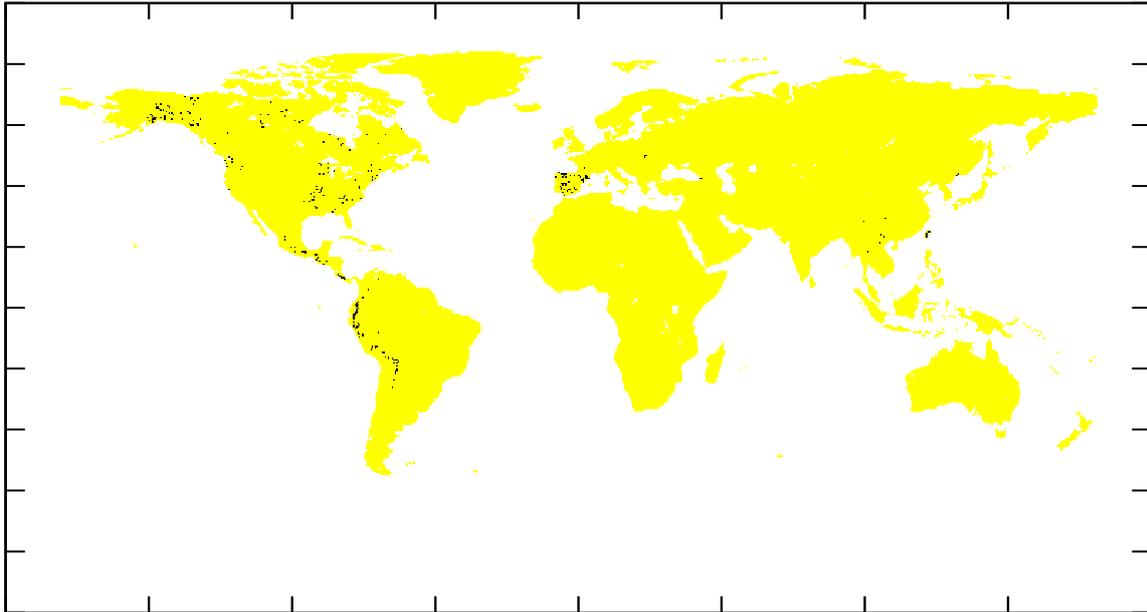


Abb. 5.1: Die 295 0.5 Grad Gitterelemente, die die Datensätze für die Erlenverbreitung in 410 Standorten enthalten, wurden in der Abbildung in schwarz markiert.

auf der Nordhalbkugel gefunden. Sechs Standorte wurden für *A. jorullensis* KUNTH auf der Südhalbkugel und 27 Standorte auf der Nordhalbkugel gefunden.

Für Europa wurden fünf Erlenarten gefunden, die auf 31 verschiedenen Standorten vorkommen. Die höchsten Vorkommen reichen bis auf 2 200 msm. Interessanterweise wurden die meisten Standorte (21 von insgesamt 31) für Spanien dokumentiert und diese Standorte weisen ausschließlich die Art *A. glutinosa* (L.) GAERTEN auf, die dort stets unterhalb von 1 500 msm vorkommt.

Die 27 Standorte für die Erlenverbreitung in Asien sind in den Ländern Russland, Georgien, China, Japan und Vietnam verteilt. Sie reichen bis maximal 2 200 msm.

5.1.1.3 Das Klima an den Erlenstandorten

In der Tabelle 5.2 ist das Ergebnis der Sammlung von Klimadaten für die 34 Erlenarten dargestellt, die in dieser Arbeit behandelt werden. In den Veröffentlichungen werden oft Klimadaten für die Standorte mit Erlenbesiedlung in eine Spanne von der Minimal- bis Maximalwert angegeben. Die folgende Tabelle schafft einen Überblick auf die Spanne der durchschnittlichen Jahrestemperatur und der durchschnittlichen Jahressumme der Niederschläge der nach den Erlenarten angeordneten Standorte.

Sie zeigt für jede Art sowohl die mittlere Jahrestemperatur, als auch die mittlere Jahressumme der Niederschläge ihres Verbreitungsgebiets, wie es aufgrund der Standorte in den Datenbanken umgrenzt ist. Außerdem werden die Extreme für beide Datenarten innerhalb des

5 Ergebnisse

Tab. 5.2: Temperatur – und Niederschlagsbereiche des Vorkommens jeder für die Modellkonstruktion benutzten Erlenart. In Klammern hinter dem Artnamen die Anzahl der gefundenen Nachweise. Angegeben sind jeweils die Spannen der mittleren Jahrestemperatur und der mittleren Jahressumme der Niederschläge, die in denjenigen Gitterelementen der gitterbezogenen Datensätze auftreten, in welche die jeweiligen Erlennachweise fallen. Falls nur ein Nachweis existiert wird jeweils nur ein Klimawert angegeben. Klimadatenbank von Leemans und Cramer (1991) [39].

Erlenarten	Temperatur	Niederschlag
<i>A. acuminata</i> HBK (91)	7.0 – 24.6	495 – 4 800
<i>A. barbata</i> C. A. MEY (2)	6.3 – 12.8	715 – 1 797
<i>A. cordata</i> (LOISEL.) DUBY. (3)	6.3 – 12.8	621 – 1 105
<i>A. subcordata</i> C.A. MEY (3)	6.3 – 12.8	621 – 1 105
<i>A. cremastogyne</i> BURKILL (1)	6.9	779
<i>A. crispa</i> (DRYAND. IN AIT.) PURSH (1)	11.9	1 290
<i>A. fernandi-coburgii</i> C.K. SCHNEIDER (1)	6.3	779
<i>A. firma</i> SIEB. & ZUCC. (1)	12.4	1 722
<i>A. formasana</i> (BURKILL) MAKINO (4)	11.0 – 19.4	1 532 – 2 801
<i>A. fruticosa</i> (DU ROI) SPRENG. (1)	–2.1	704
<i>A. glutinosa</i> (L.) GAERTEN (33)	4.5 – 18.6	501 – 1 437
<i>A. hirsuta</i> (FISCHER) C.K. SCHNEIDER (3)	4.3 – 4.8	768 – 776
<i>A. incana</i> (L.) MOENCH (46)	–11.6 – 13.7	195 – 1 330
<i>A. inokumae</i> S. MURAI & KUSAKA. (1)	9.5	1 100
<i>A. trabeculosa</i> HAND. & MAZZ (1)	9.5	1 100
<i>A. japonica</i> (THUNB.) STEUD. (2)	4.4 – 4.8	764 – 776
<i>A. jorullensis</i> KUNTH (33)	13.1 – 20.7	139 – 2 500
<i>A. mandshurica</i> C. K. SCHNEIDER (1)	7.0	764
<i>A. maritima</i> (MARSH.) NUTT. (4)	13.9 – 17.5	896 – 1 378
<i>A. matsumurae</i> CALLIER (1)	–0.4	431
<i>A. maximowiczii</i> CALLIER (1)	–4.7	579
<i>A. nepalensis</i> D. DON (6)	6.7 – 18.1	540 – 1 550
<i>A. nitida</i> (SPACH) ENDL. (6)	6.7 – 18.1	540 – 1 550
<i>A. oblongifolia</i> TORR (5)	10.9 – 18.6	525 – 922
<i>A. pendula</i> MATSUM (1)	8.8	1 056
<i>A. sieboldiana</i> MATSUM (1)	8.8	1 056
<i>A. rhombifolia</i> NUTT. (3)	–3.6 – 17.5	360 – 869
<i>A. rubra</i> BONG. (22)	–3.5 – 14.9	377 – 1 288
<i>A. rugosa</i> (DU ROI) SPRENG. (11)	4.5 – 16.1	775 – 1 349
<i>A. serrulata</i> (AIT.) WILLD (70)	–1.5 – 19.6	380 – 1 552
<i>A. sinuata</i> (REGEL) RYDB. (8)	–4.5 – 8.7	325 – 809
<i>A. tenuifolia</i> NUTT. (19)	–8.9 – 13.8	164 – 196
<i>A. viridis</i> (CHAIX) D. C. (5)	–12.8 – 18.1	194 – 1 307

5 Ergebnisse

Verbreitungsgebiets einer Art angegeben.

Die größte Spanne der Jahressumme der Niederschläge weist die Erlenart *A. acuminata* HBK auf. Auf ihren 91 Standorten reicht die Jahressumme der Niederschläge von 495 mm bis 4 800 mm. Die 4 800 mm markieren zugleich die höchste Jahressumme der Niederschläge für alle Erlenarten insgesamt. Der geringste Wert für die Jahressumme der Niederschläge (139 mm) aller Standorte von Erlenarten wurde für *A. jorullensis* KUNTH auf einem Standort in Mexiko auf 2 450 msm gefunden.

A. viridis (CHAIX) D. C. zeigt an ihren fünf in den Datenbanken gefundenen Standorten die größte Spanne der Werte der mittleren Jahrestemperatur, die für diese Art von -12.8°C bis 18.1°C reicht. Ihr Standort in Kanada auf Meereshöhe mit -12.8°C ist zugleich der kälteste Standort aller behandelten Erlenarten. Die höchste mittlere Jahrestemperatur eines Erlenstandorts wurde in Ecuador auf einer Höhe von 30 msm für die Erlenart *A. acuminata* HBK gefunden. Die Temperatur dieses Standortes beträgt 24.6°C .

5.1.1.4 Potentielle natürliche Vegetation der Erlenstandorte

In Tabelle 5.3 ist die potentielle natürliche Vegetation nach Schmithüsen (1976) [193] für diejenigen Gitterelemente aufgelistet, für welche Erlenfunde aus den ausgewerteten Datenbanken nachgewiesen wurden.

Wenngleich die Anzahl der Nachweise für das Auftreten von Erlen in verschiedenen Vegetationsgruppen (erste Spalte in Tabelle 5.3) noch keine Aussage erlaubt über die Bedeutung der jeweiligen Vegetationsgruppe für die Erlenverbreitung insgesamt, so zeigt sie doch, dass nicht nur die Hauptverbreitungsgebiete der Erlen, sondern auch ihr eher sporadisches Auftreten in den tropischen Hochlagen recht gut dokumentiert sind. Mit 67 der 295 Gitterelementen, die Nachweise für Erlen enthalten, sind die tropischen Hochlandwälder praktisch genauso häufig vertreten wie die außertropischen laubabwerfenden Wälder, dicht gefolgt von der Gruppe der außertropischen Nadelwälder sowie der außertropischen Busch- und Grasländer. Für Vegetationsgruppen aus trockeneren Klimaten liegen dagegen deutlich weniger Nachweise vor, ebenso wie für die tropischen Gebiete oberhalb der Baumgrenze, also im Wesentlichen die südamerikanischen Paramo- und Puna-Formationen.

Die meisten Nachweise für Erlen liegen, betrachtet man die einzelnen Vegetationsgruppen anstatt der Gruppen, für den tropischen Nebelwald, die borealen und subpolaren Buschländer, den borealen und kühlgemäßigten laubabwerfenden Mischwald und den feuchten laubabwerfenden Wald vor.

Tab. 5.3: Die potentielle natürliche Vegetation der 295 Gitterelemente, welchen die 410 aus den Datenbanken entnommenen Erlenstandorte zugeordnet werden konnten. Die jeweilige Vegetationsgruppe ist die im Gitterelement dominierende Vegetation. Die erste Spalte gibt die Anzahl der Gitterelemente mit der jeweiligen Vegetation an. Der besseren Übersicht wegen wurden ökologisch ähnliche Vegetationsgruppen unter den fett gedruckten Oberbegriffen zusammengefasst. Die Namen der Einheiten der potentiellen natürlichen Vegetation beziehen sich auf Schmithüsen [193].

Nr.	Vegetationsgruppe
68	extra-tropical deciduous forests:
22	cold-deciduous broadleaved forest with evergreen coniferous trees
20	cold-deciduous mesophytic broadleaved forest
10	submediterranean cold-deciduous broadleaved forest
6	mountain cold-deciduous mesophytic broadleaved forest
4	cold-deciduous mesophytic broadleaved forest with <i>Quercus</i>
3	mountain cold-deciduous broadleaved forest with coniferous trees
3	cold-deciduous broadleaved forest with evergreen broadleaved trees
67	tropical forests of higher elevation:
28	tropical evergreen cloud forest
11	tropical deciduous moist mountain forest
9	tropical-subtropical deciduous scrub
9	tropical mountain rain forest
8	tropical evergreen oak-pine forest
2	tropical deciduous moist forest
56	extra-tropical woodland and grassland formations:
26	boreal and sub-polar open coniferous woodland
15	mountain vegetation above the tree line
5	dwarf shrub tundra
4	cold-deciduous tree steppe
3	sub-polar pasture and cold-deciduous scrub
1	mountain steppe
1	peat-moss raised bog with coniferous trees
1	shrub desert
55	extra-tropical coniferous forests:
19	boreal evergreen mountain coniferous forest
16	boreal evergreen coniferous forest with cold-deciduous broad-leaved trees
9	temperate coniferous rain forest
7	boreal evergreen coniferous forest
2	extra-boreal mountain coniferous forest
1	<i>Araucaria</i> forest
1	subtropical cold-deciduous coniferous swamp-forest
17	tropical formations above treeline:
...	

Tab.5.3...

Nr.	Vegetationsgruppe
9	Paramo heath
5	moist Puna steppe
2	Puna dry steppe
1	Paramo grassland
17	sclerophyllous formations:
11	sclerophyllous forest with <i>Quercus ilex</i>
2	laurel mountain forest
1	sclerophyllous shrub formation
1	sclerophyllous garrigue
1	laurel forest with coniferous trees
1	open sclerophyllous woodland
13	tropical dry formations:
7	drought–deciduous and part evergreen thorn bush formation
5	tropical deciduous dry forest
1	tropical-subtropical deciduous scrub
2	extrazonal formations:
1	tropical semi-deciduous lowland rain forest
1	ice region

5.1.1.5 Bodentypen an den Erlenstandorten

Die Tabelle 5.4 zeigt die Bodentypen aus der Weltbodenkarte [61], die jeweils den Hauptbodentyp in denjenigen Gitterelementen darstellen, für den Nachweise für Erlen vorliegen.

Tab. 5.4: Die Bodentypen nach FAO-UNESCO [61] die in denjenigen Gitterelementen als dominierender Bodentyp auftreten, die nach Auswertung der sechs Datenbanken Erlenstandorte enthalten. Spalte eins gibt die Anzahl der Gitterelemente aus der Gesamtzahl von 295 an, die diesen Bodentyp ausweisen.

Anzahl der Gitt.	FAO Kode	Name der Bodentypen	Anzahl der Gitt.	FAO Kode	Name der Bodentypen
78	I	Lithosol	14	H	Phaeozems
69	B	Cambisols	6	Hg	Gleyic Phaeozem
18	Bh	Humic Cambisol	6	Hl	Luvic Phaeozem
17	Bk	Calcic Cambisol	2	Hh	Haplic Phaeozem
16	Bd	Dystric Cambisol	6	R	Regosols
14	Be	Eutric Cambisol	3	Rx	Gelic Regosol
2	Bg	Gleyic Cambisol	2	Rx	Gelic Regosol
2	Bx	Gelic Cambisol	1	Rd	Dystric Regosol
31	A	Acrisols	5	N	Nitosols
21	Ao	Orthic Acrisol	5	Ne	Eutric Nitosol
4	Af	Ferric Acrisol	4	J	Fluvisols
4	Ah	Humic Acrisol	4	Je	Eutric Fluvisol
1	Ap	Plinthic Acrisol	4	O	Histosols
1	Ag	Gleyic Acrisol	4	Ox	Gelic Histosol
23	P	Podzols	3	U	Leptosols
18	Po	Orthic Podzol	2	X	Xerosols
5	Pl	Leptic Podzol	2	Xh	Haplic Xerosol
21	G	Gleysols	1	K	Kastanozems
18	Gd	Dystric Gleysol	1	Kl	Luvic Kastanozem
1	Ge	Eutric Gleysol	1	W	Planosols
1	Gm	Mollic Gleysol	1	We	Eutric Planosol
1	Gx	Gelic Gleysol	1	Y	Yermosols
17	T	Andosols	1	Yh	Haplic Yermosol
10	Tv	Vitric Andosol	1	99	ice fields
5	Th	Humic Andosol			
2	Tm	Mollic Andosol			
14	L	Luvisols			
7	Lc	Chromic Luvisol			
6	Lo	Orthic Luvisol			
1	La	Albic Luvisol			

Der weitaus häufigste Bodentyp an Erlenstandorten sind nach dieser Analyse die Lithosols. Sie treten in 78 der insgesamt 295 Gitterelemente mit Erlen nachweisen als dominierender Bodentyp auf. Der zweithäufigste Bodentyp sind die Cambisols, also die Braunerden. Interessant ist, dass gerade diejenigen Gruppen von Cambisols, die am ehesten auf feuchte Bedingungen hinweisen, beispielsweise die Gleyic Cambisols, nur selten als dominierender Bodentyp auftreten. Die subtropisch-tropischen Acrisols sind die nächstfolgende Bodengruppe, wobei auch hier wieder die Gleyic Acrisols selten auftreten. Bemerkenswert scheint auch, dass die eigentlichen Gleysols, die in der Klassifizierung der FAO-UNESCO sowohl die Gleye als auch die Pseudogleye nach deutscher Klassifizierung umfassen, erst die fünfthäufigste Gruppe sind.

5.1.2 Alnus-Distribution-Modell auf Klimabasis

In Abbildung 5.2 sind die Werte für die mittlere Jahrestemperatur und die mittlere Jahressumme der Niederschläge für die 295 Gitterelemente mit Erlenstandorten in Form eines Klimafeldes dargestellt.

Innerhalb dieses Klimafeldes bilden die Orte der Verbreitung der Erlen eine gut umschriebene Gruppe. Es scheint eine obere Grenztemperatur für die Verbreitung von Erlen zu geben, die bei einer mittleren Jahrestemperatur von etwas über 20°C liegt. Es gibt in Abbildung 5.2 einen einzigen Datenpunkt, der oberhalb dieser Temperaturgrenze liegt. Dieser Datenpunkt mit einer mittleren Jahrestemperatur von 24.6°C liegt im brasilianischen Bundesstaat Acre in der Nähe der peruanischen Grenze. Wahrscheinlich stammt dieses Erlen vorkommen aus heruntergewaschenen Samen der peruanischen Anden. Dieser Datenpunkt wurde in der weiteren Analyse daher nicht berücksichtigt.

Es scheint ebenfalls eine untere Niederschlagsgrenze für die Verbreitung von Erlen zu geben. Diese hängt jedoch von der mittleren Jahrestemperatur ab. Bei den sehr niedrigen mittleren Jahrestemperaturen von -10°C und darunter liegt diese Niederschlagsgrenze bei einer jährlichen Niederschlagssumme von unter 50 mm. Am oberen Ende der Erlenverbreitung bei einer mittleren Jahrestemperatur von 20°C sind bereits 500 mm jährliche Niederschlagssumme erforderlich. Man kann annehmen, dass diese Niederschlagsgrenze für die Verbreitung von Erlen im Wesentlichen auf der Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Gewässern beruht, die ganzjährig Wasser führen, denn Erlen finden sich in Trockengebieten hauptsächlich entlang solcher Bäche und Flüsse.

In Abbildung 5.2 ist auch eine Obergrenze des Niederschlags für die Verbreitung von Erlen zu erkennen, die mit zunehmender Temperatur stark ansteigt. Man kann annehmen, dass sich hier in die Wahrscheinlichkeit des Auftretens entsprechender Niederschlagsmengen mit steigender mittlerer Jahrestemperatur in temperaturbegrenzten Gebieten ausdrückt.

Somit ist die Verbreitung von Erlen im Klimafeld der Abbildung 5.2 durch drei Geraden definiert, für deren Berechnung sechs Punkte festgelegt wurden:

$P_1(-4, 1547)$, $P_2(18, 4800)$, $P_3(20.5, 4136)$, $P_4(10.7, 1412)$, $P_5(17, 437)$, $P_6(8.2, 331)$

Punkt P_1 gehört zu *A. viridis* (CHAIX) DC., die in nördlichen borealen Gebieten Asiens, Europas und Nordamerikas vorkommt. Die Punkte P_2 bis P_5 gehören zu den Erlenarten *A. acuminata* HBK, der Andenerle, und zu *A. jorullensis* KUNTH, der Mexikanischen Erle, die in den Gebirgen Mittel- und Südamerikas beheimatet sind. Ihre Verbreitung bestimmt den oberen Grenzwert der durchschnittlichen Jahrestemperatur für die Erlenverbreitung, der bei etwa

5 Ergebnisse

20°C liegt. Die Niederschläge in diesem Gebiet können dabei von 150 mm bis 3 000 mm jährlich reichen.

Punkt P_6 schließlich gehört zur Erlenart *A. rubra* BONG., die entlang der nördlichen Pazifikküste Nordamerikas in humiden bis perhumiden Klimaten verbreitet ist [92]. Die Jahressumme der Niederschläge variiert dabei im Gebiet dieser Erlenart von 400 mm bis 2 400 mm [92].

Mithilfe dieser sechs Kardinalpunkte P_1 – P_6 wurden drei lineare Funktionen F_1 – F_3 angepasst: $F_1(P_1, P_2)$; $F_2(P_3, P_4)$; $F_3(P_5, P_6)$.

Dabei ergaben sich die folgenden drei Gleichungen, die somit die Grenzfunktionen der Verbreitung von Erlen im Klimafeld sind:

$$F_1(x) = 2\,138 + 147.9 \cdot x \quad (5.1)$$

$$F_2(x) = 282\,833 - 13\,595 \cdot x \quad (5.2)$$

$$F_3(x) = 230.2 + 12.16 \cdot x \quad (5.3)$$

In diesen Gleichungen bedeutet x die mittlere Jahrestemperatur und $F(x)$ entsprechend die Jahressumme der Niederschläge. In Abbildung 5.2 sind diese drei Funktionen dargestellt. Diese Funktionen können nun auf einen globalen Klimadatenatz angewandt werden und erlauben daher eine globale Vorhersage auf Klimabasis von für Erlen geeigneten Standorten.

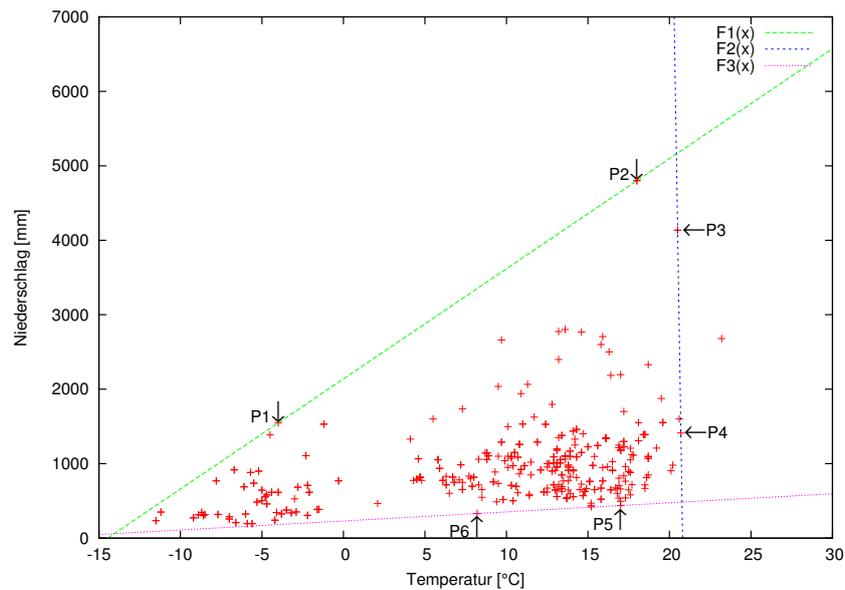


Abb. 5.2: Die Temperatur- und Niederschlagswerte der 295 Gitterelemente mit dokumentierten Vorkommen von Erlen. Die Punkte P_1, \dots, P_6 zeigen die Grenzlinien der Verteilung der Erlen in diesem Klimafeld. Die drei linearen Funktionen 5.1 bis 5.3 wurden bei dem Entwurf und der Konstruktion des Alnus-Distribution-Modells verwendet, um entsprechende Gitterelemente als Vorkommensgebiete der Erlen von einer globalen halbgrad Klimadatenbank auszuwählen [39].

5.1.3 Ergebnisse der globalen Anwendung des Alnus-Distribution-Modell

5.1.3.1 Vorhergesagte Erlenstandorte auf Klimabasis

Das Ergebnis der Anwendung der Begrenzungen des Klimafeldes (Gleichungen (5.1), (5.2), (5.3)) auf einen globalen Klimadatensatz nach Leemans und Cramer [39] für die Vorhersage des potentiellen Vorkommens von Erlen nach diesem Alnus-Distribution-Modell ist in Abbildung 5.3 dargestellt.

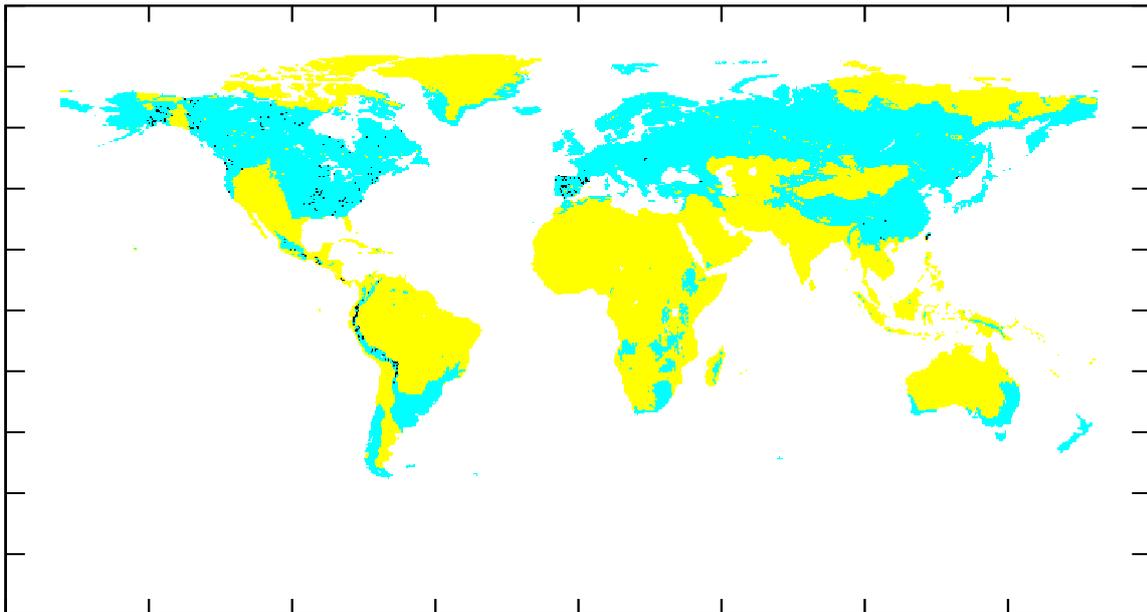


Abb. 5.3: Darstellung der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modells für den alleinigen Antrieb über das Klima durch Anwendung der Gleichungen (5.1), (5.2), (5.3) auf ein globales Klimaarchiv (Cramer und Leemans [39]). Dargestellt sind die Gitterelemente des Halbgradgitters, die innerhalb des durch die drei Gleichungen begrenzten Klimafeldes liegen, und somit nach diesem Modell potentielle Erlenstandorte darstellen (türkis). Zusätzlich sind die 295 Gitterelemente markiert (schwarz), die die Daten für das Klimadatenfeld lieferten (Abbildung 5.2).

Erlenvorkommen werden nach diesem Modell auch für Gebiete in Afrika, Australien und Neuseeland vorhergesagt, die also offenbar ein für Erlen geeignetes Klima aufweisen. Ebenfalls potentielle Erlenstandorte sind nach dem Alnus-Distribution-Modell die Tieflandsgebiete im südöstlichen Südamerika. Für diese Gebiete gibt es allerdings keine geeigneten Erlenarten. Für große Gebiete Asiens und Chinas werden Erlenvorkommen vorhergesagt, obgleich die für die Konstruktion des Modells benutzten Datenbanken dort keine Datenpunkte enthielten.

5.1.3.2 Einfluss des Einbezugs der Vegetation als Prädiktor

Abbildung 5.4 zeigt die Ergebnisse für die potentiellen Erlenstandorte, nachdem die aus dem klimagetriebenen Alnus-Distribution-Modell erhaltene Menge an erlengeeigneten Gitterelementen durch die weitere Bedingung eingeschränkt worden war: Nämlich dass zusätzlich auch eine Einheit der potentiellen natürlichen Vegetation vorhanden sein sollte, wie sie an den 295 durch Auswertung der Datenbanken gefundenen Gitterelemente mit Erlenstandorten vorkommt (Tabelle 5.3).

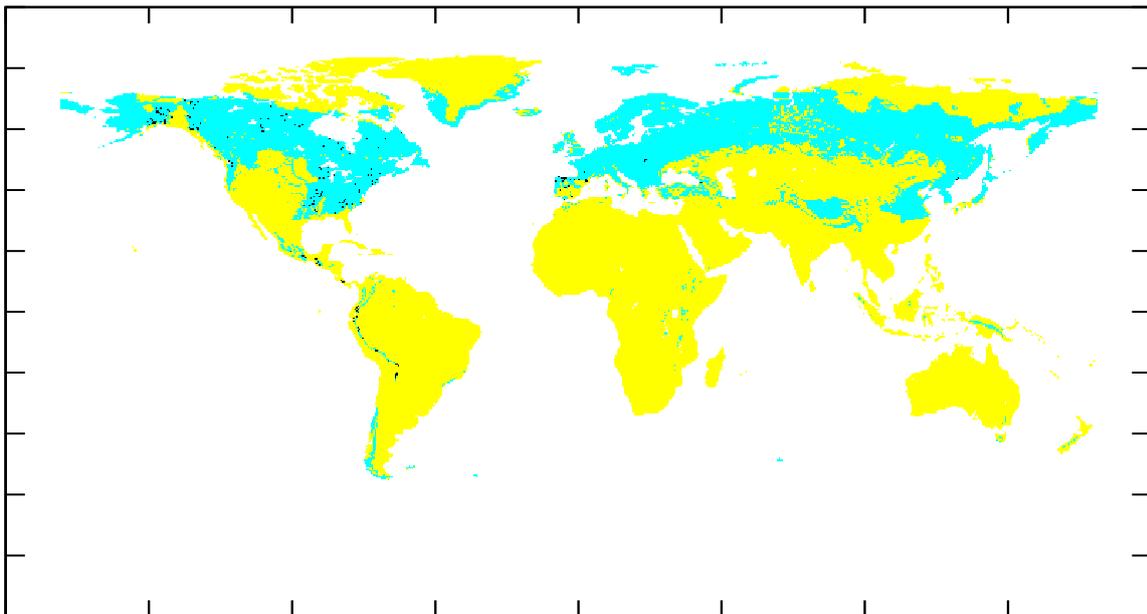


Abb. 5.4: Die durch das Alnus-Distribution-Modell vorhergesagten potentiellen Erlengebiete (türkis), nachdem die Anzahl der erlengeeigneten Gitterelemente, wie sie das klimagetriebene Modell vorhersagte, durch eine weitere Voraussetzung eingeschränkt worden war: Es wurden nur diejenigen Gitterelemente aus dem klimagetriebenen Modell berücksichtigt, deren potentielle natürliche Vegetation übereinstimmt mit einer Vegetationsgruppe der Tabelle 5.3, wie sie an den hier eingetragenen 295 Gitterelementen der dokumentierten Erlenstandorte vorkommt (schwarz).

Es zeigt sich, dass die Anzahl der als erlengeeignet eingestuften Gitterelemente durch diese weitere Bedingung stark eingeschränkt wird. Dies ist insbesondere im südöstlichen Südamerika, in Afrika, Australien und Neuseeland der Fall. Auch in Nordamerika und Asien werden vor allem in den Prärie- und Steppengebieten sowie in den Gebieten mit aridem Klima weitaus weniger erlengeeigneten Gitterelemente ausgewiesen als beim ausschließlich klimagetriebenen Modell.

5.1.3.3 Einfluss des Einbezugs von Bodentypen als Prädiktoren

In Abbildung 5.5 sind die potentiellen Erlenstandorte dargestellt, die das Alnus-Distribution-Modell vorhersagt, nachdem die klimagetriebene Version des Modells durch Einbezug derjenigen Bodentypen, die an in den Datenbanken dokumentierten Erlenstandorten vorherrschen (Tabelle 5.4), weiter eingeschränkt worden war.

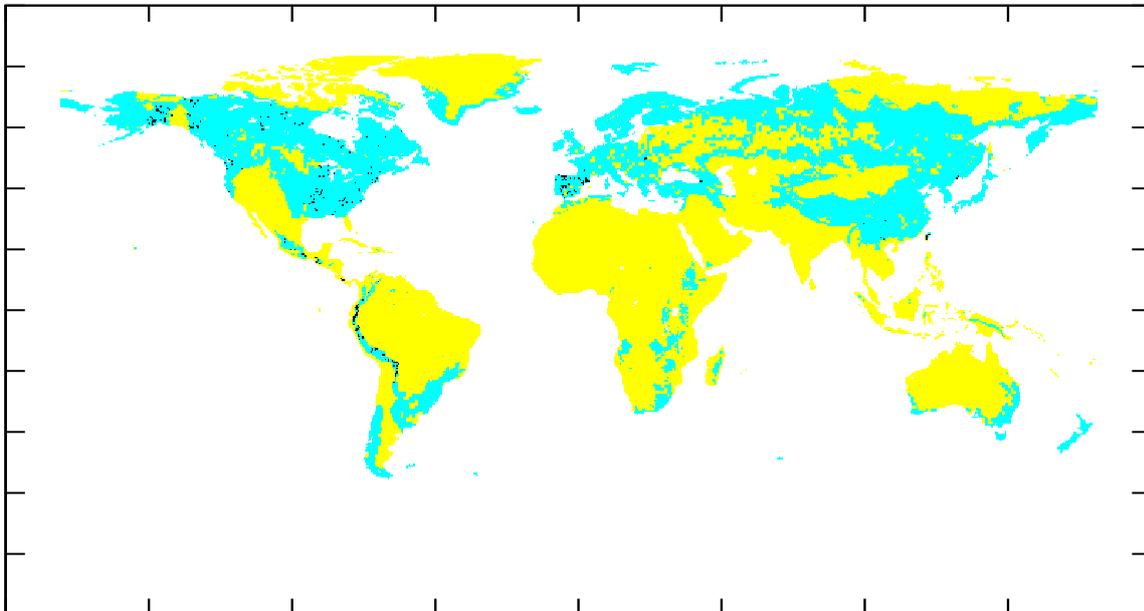


Abb. 5.5: Die als erlengeeignet durch das Alnus-Distribution-Modell vorhergesagten Gitterelemente (türkis), nachdem das klimagetriebene Modell durch Einbezug der Bodentypen, die an Erlenstandorten vorherrschen (Tabelle 5.4), weiter eingeschränkt worden war.

Die Einschränkung der erlengeeigneten Gitterelemente ist hier weitaus geringer als nach der Einschränkung durch die potentielle natürliche Vegetation (Abschnitt 5.1.3.2). Insbesondere im südöstlichen Südamerika, in Afrika, Australien und Neuseeland sind zusätzlich zum geeigneten Klima auch die an Erlenstandorten dominierenden Böden vorhanden.

5.1.3.4 Ergebnisse des kombinierten Einflusses aller Prädiktoren

Die Abbildung 5.6 zeigt das Ergebnis des Alnus-Distribution-Modells nach kombinierter Anwendung der Einschränkungen durch die potentielle natürliche Vegetation und den Bodentyp auf die Menge an erlengeeigneten Standorte, wie sie aus dem klimagetriebenen Modell resultiert.

Allein schon aufgrund dieser angewandten Methodik ist hier natürlich die Menge an vorhergesagten erlengeeigneten Gitterelementen am geringsten.

Von den in Abbildung 5.6 ebenfalls eingezeichneten Gitterelementen (schwarz), die aufgrund der ausgewerteten Datenbanken nachgewiesene Erlenstandorte sind, liegt keines außerhalb

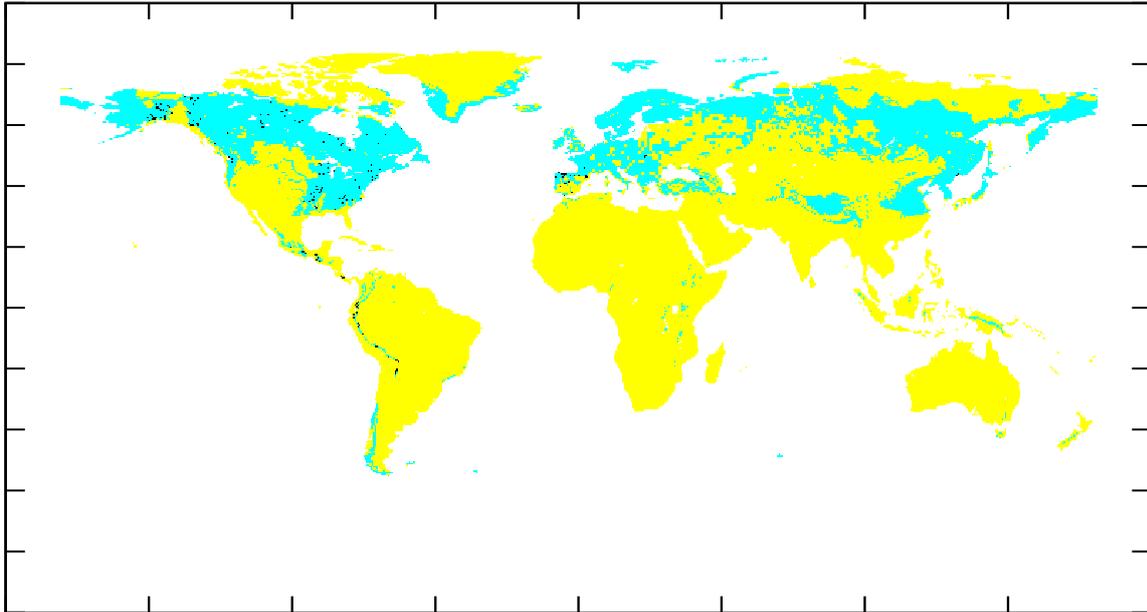


Abb. 5.6: Hier wurde die durch das klimagetriebene Alnus-Distribution-Modell vorhergesagte Menge an erlengeeigneten Gitterelementen weiter eingeschränkt sowohl durch Einbezug der potentiellen natürlichen Vegetation (Tabelle 5.3), als auch der Bodentypen (Tabelle 5.4). Die danach noch ausgewiesenen Gitterelemente sind dargestellt (türkis). Die 295 Gitterelemente, die die Daten für die Konstruktion des Modells lieferten, sind wiederum eingezeichnet (schwarz).

der durch das Modell ausgewiesenen Flächen. Es gibt jedoch durch das Alnus-Distribution-Modell ausgewiesene Flächen, für die in den ausgewerteten Datenbanken keine Nachweise vorliegen, vor allem in Afrika, den südlichsten chilenischen Anden, weiten Teilen Asiens und Neuguinea.

5.1.4 Überprüfung der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modell auf globaler Basis

Für die Überprüfung des Alnus-Distribution-Modells in seinen verschiedenen Ausbaustufen wurde als Datenquelle die GBIF Datenbank [70] herangezogen, die bei der Konstruktion des Modells nicht verwendet worden war. Da diese Datenbank eine maximale Auflösung von 0.1 Grad aufweist, konnte daraus eine Referenzkarte für die Erlenstandorte von 0.5 Grad Auflösung erzeugt werden (Abbildung 5.7), die den direkten Vergleich mit den durch das Alnus-Distribution-Modell erzeugten Karten ermöglicht. Insgesamt liegen dieser Referenzkarte 101 777 Datensätze der GBIF Datenbank zugrunde. Da in einem Gitterelement mehrere Nachweise von Erlen auftreten können, ist die Dichte der Nachweise durch die Farbgebung angedeutet.

Diese Referenzkarte zeigt, dass Erlen in Europa wie auch im Westen und Osten der USA

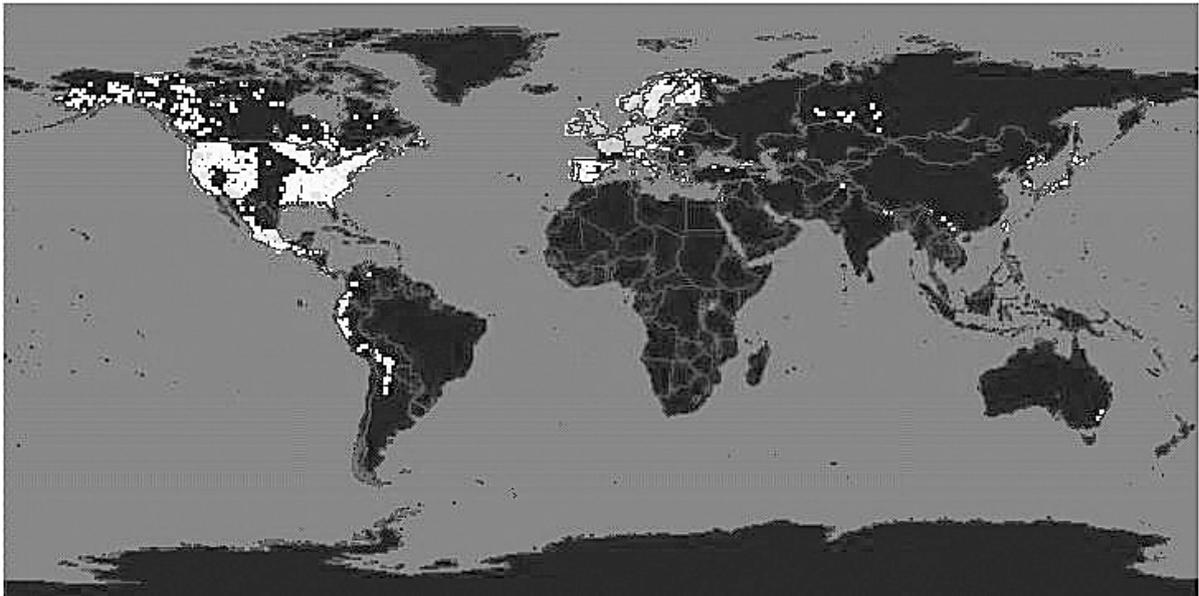


Abb. 5.7: Globale Verteilung der Erlenarten aufgrund einer Auswertung von 101 777 Datensätzen der GBIF Datenbank [70] Gitterelemente mit dort nachgewiesenen Erlenvorkommen sind hell eingetragen. Eine geringe Dichte von Nachweisen (weiß) und eine hohe Dichte (grau) von Nachweisen je Gitterelement sind gekennzeichnet. Diese Karte dient in dieser Arbeit als Referenzkarte für die Überprüfung der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modells.

gut dokumentiert sind. In den USA östlich der Rocky Mountains zwischen dem 103. und 97. westlichen Längengrad ist die Erlenverbreitung jedoch lückenhaft. Insgesamt enthält die Datenbank für die USA nur 5 430 Datensätze, die in 2 202 der insgesamt 4 469 Gitterelemente dieses Landes fallen.

Für Europa ist die Dokumentation weitaus besser. Rund 93 000 der insgesamt 101 777 Nachweise in dieser Datenbank fallen auf Europa. Alleine Großbritannien ist mit 24 989 Datensätzen vertreten, die in nur 146 Gitterelemente dieses Landes fallen.

In Asien ist die Anzahl Nachweise für die Verbreitung der Erlen sehr begrenzt. Die wenigen Datensätze finden sich in Russland, Indien, China, Japan und kleineren Staaten wie Sumatra, Bangladesch und Thailand. In Südamerika ist der Erlenverbreitung überwiegend entlang Anden dokumentiert. In Australien sind auf der südöstlichen Seite nur sechs Datensätze für die Verbreitung der Erlen vorhanden. Für Afrika gibt es keinen Datensatz. Auch wenn diese aus der GBIF Datenbank entwickelte Karte hier als Referenzkarte herangezogen wird, so ist doch davon auszugehen, dass, insbesondere in Gebieten mit wenigen Nachweisen wie den USA und Nordasien, das Fehlen der Nachweise eher auf Lücken in der Datendokumentation zurückzuführen ist und nicht ohne Weiteres als Nachweis für das Fehlen von Erlen angesehen werden darf.

5.1.4.1 Klimagetriebenes Modell

Durch Vergleich der Ergebnisse des klimagetriebenen Alnus-Distribution-Modell, die in Abbildung 5.3 vorgestellt wurden, mit der Referenzkarte für die Erlenverbreitung, die aus der

GBIF Datenbank abgeleitet wurde (Abbildung 5.7), wurden Unterschiede zwischen beiden Karten herausgearbeitet.

Das Modellergebnis für diesen Fall ergibt mehr Gitterelemente als erlengeeignet als aufgrund der Nachweise in der GBIF Datenbank so eingestuft wurden. Während in vielen Gebieten Übereinstimmung zwischen den beiden Karten gefunden wird, gibt es andererseits Gebiete, in welchen das Modell eine Erleneignung vorhersagt, die von der GBIF Datenbank so nicht unterstützt wird.

Im Südamerika sagt das Modell Erleneignung für das nordostargentinische Tiefland, Uruguay und Südostbrasilien voraus, wofür es in der Datenbank aber keine Nachweise gibt. Keine natürlichen Vorkommen sind bekannt für Afrika, jedoch existieren Erlenpflanzungen in Ostafrika und an einigen anderen Stellen, was zeigt, dass das Klima in Teilen des ostafrikanischen Hochlands durchaus erlengeeignet ist. In Sibirien und Ostasien ist die vorhergesagte Verbreitung ebenfalls größer als in der GBIF Datenbank dokumentiert.

5.1.4.2 Einfluss der Vegetation

Durch den Einbezug der potentiellen natürlichen Vegetation als weiteren Prädiktor in das Alnus-Distribution-Modell wird die Vorhersagequalität des Modells den Nachweisen der GBIF Datenbank weiter angenähert, wie ein Vergleich der Karte in Abbildung 5.4 mit der Referenzkarte (Abbildung 5.7) zeigt. Vor allem in Südamerika und Afrika sowie in Australien und Neuseeland wurde die Menge der als erlengeeignet vorhergesagten Gitterelemente wesentlich reduziert und damit den Nachweisen der GBIF Datenbank weitgehend angenähert.

In Nordamerika und Nordasien wurde das vorhergesagte Verbreitungsgebiet der Erlen nur in Gebieten mit Steppenvegetation und Vegetation arider Klimate eingeschränkt. Besonders in Nordasien sagt das Alnus-Distribution-Modell eine durchgängige Eignung für Erlen von Osteuropa bis zum Pazifik voraus. Die GBIF Datenbank dagegen hat für die meisten Gebiete Nordasiens keine Nachweise. Das Problem der möglicherweise lückenhaften Nachweise der GBIF Datenbank wird für Nordamerika am Beispiel der USA in einem eigenen Abschnitt 5.1.5.1 genauer untersucht.

5.1.4.3 Einfluss der Bodentypen

Beim Vergleich der Abbildung 5.5 mit der Abbildung 5.7 zeigt sich, dass durch Einführung des Bodentyps als Prädiktor in das klimagetriebene Modell die als erlengeeigneten Gebiete in Südamerika, Afrika, Australien und Neuseeland ausgewiesenen Flächen, die in der GBIF Datenbank keine entsprechenden Nachweise haben, zwar verkleinert, aber nicht vermieden werden können. Die Verkleinerung ist im Übrigen geringer als bei Einschränkung des Modells durch die potentielle natürliche Vegetation.

In Nordamerika kann das erweiterte Modell die erlenfreien Gebiete im Mittelwesten der USA, die sich nach der GBIF Dokumentation im Bereich der Short-Grass-Prairie östlich der Rocky Mountains erstrecken, nicht voll reproduzieren.

In Russland erscheinen im ADM-Ergebnis nur erlenfreien Flächen im Bereich der südlichen borealen Zone, die allerdings bei weitem nicht die Größe der erlenfreien Gebiete der GBIF Datenbank erreichen, für die man allerdings Lücken in der Dokumentation als Ursache vermuten

kann.

5.1.4.4 Kombiniertes Modell

Die Ergebnisse der endgültigen Modellversion des Alnus-Distribution-Modells, die alle Prädiktoren, also Klima, Vegetation und Boden berücksichtigt, sind in Abbildung 5.6 zu sehen. Aufgrund der angewandten Methodik sind hier die modellierten erlengeeigneten Flächen am kleinsten. Man kann erwarten, dass, wenigstens für Gebiete, die in der zum Vergleich herangezogenen Karte aus der GBIF Datenbank gut und dicht dokumentiert sind, eine weitgehende Übereinstimmung der Modellergebnisse mit dieser Referenzkarte (Abbildung 5.7) auftritt.

Die südamerikanischen Verbreitungsgebiete stimmen jetzt gut mit der Referenzkarte überein, mit Ausnahme der chilenischen Anden, wo Alnus-Distribution-Modell ein großes Erlenvorkommen zeigt, das auf der GBIF Karte nicht auftaucht. In Nordamerika wird die große Verbreitungslücke im mittleren Westen zum großen Teil reproduziert, allerdings nicht im nördlichsten Teil. Von Osteuropa bis Mittelchina liefert Alnus-Distribution-Modell eine Verbreitungslücke in den ariden Gebieten und den Steppen wie die GBIF Datenbank. Allerdings nicht in den borealen Bereichen. Dort fehlen mit einigen Ausnahmen Nachweise in GBIF, während Alnus-Distribution-Modell Erleneignung von Osteuropa bis Nordchina in dieser Breitenlage ausweist.

Die Höhenlagen Neuguineas sind nach GBIF erlenfrei, während Alnus-Distribution-Modell dort Erleneignung ausweist. Die Vorkommen in Südostaustralien, wie sie die GBIF Datenbank dokumentiert, werden von Alnus-Distribution-Modell gut reproduziert.

5.1.5 Regionale Überprüfung der Modellergebnisse

5.1.5.1 USA

Die GBIF Datenbank enthält für die USA insgesamt 5 430 Datensätze, die nach Zuordnung zum Halbgradgitter 2 202 Gitterelemente betreffen. Die Häufigkeit der Datensätze für die USA ist damit viel geringer als z.B. für Großbritannien (24 989 Datensätze in 146 Gitterelementen (Tabelle 5.6)). Es kann davon ausgegangen werden, dass daher die Dokumentation der Erlenstandorte der USA in GBIF unvollständig ist. Die USA umfassen viele Klimazonen von subtropisch bis polar und von arid bis perhumid mit den dazugehörigen Typen der potentiellen natürlichen Vegetation und des Bodens. Diese Eigenschaften lassen die USA als besonders geeignet für einen regionalen Vergleich der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modells mit den Erlenflächen der GBIF Datenbank erscheinen.

Abbildung 5.8 zeigt die regionale Referenzkarte der USA, wie sie mit einer Auflösung von 0.5 Grad aus der GBIF Datenbank entwickelt wurde. Gitterelemente dieser Karte, für die keine Erlenachweise in der GBIF Datenbank enthalten waren, können allerdings doch Erlenstandorte enthalten, für die dann lediglich Nachweise fehlen.

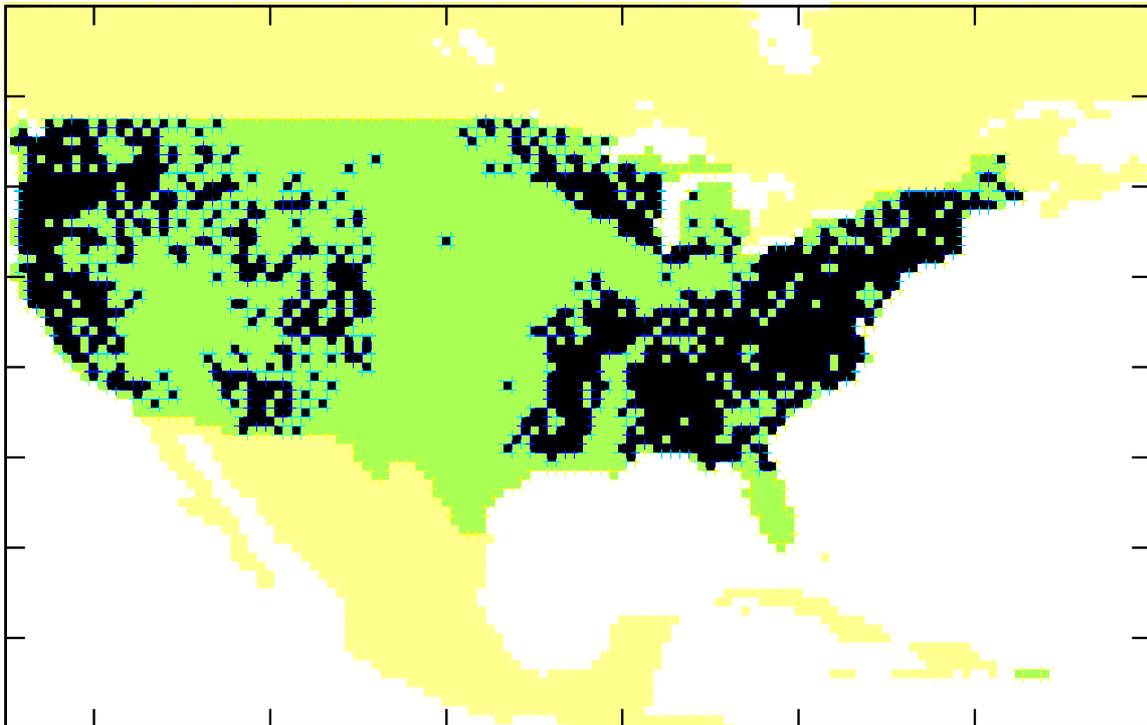


Abb. 5.8: Referenzkarte der USA (ohne Alaska und Hawaii, grün). Eingetragen sind diejenigen Gitterelemente, für welche Nachweise für Erlen aus der GBIF Datenbank [70] vorlagen (schwarz).

Überprüfung der Ergebnisse des klimagetriebenen Modells

In Abbildung 5.9 fällt auf, dass Alnus-Distribution-Modell weite Gebiete im Osten und Mittelwesten als Erlenstandorte ausweist, für die in der Referenzkarte nur vereinzelte Nachweise vorliegen. Sowohl nach Alnus-Distribution-Modell, als auch nach der Referenzkarte sind Gebiete im Osten und im Westen der USA erlengeeignet. Allerdings modelliert Alnus-Distribution-Modell die erlenfreien Gebiete in den überwiegend ariden Staaten im Südwesten der USA zu groß.

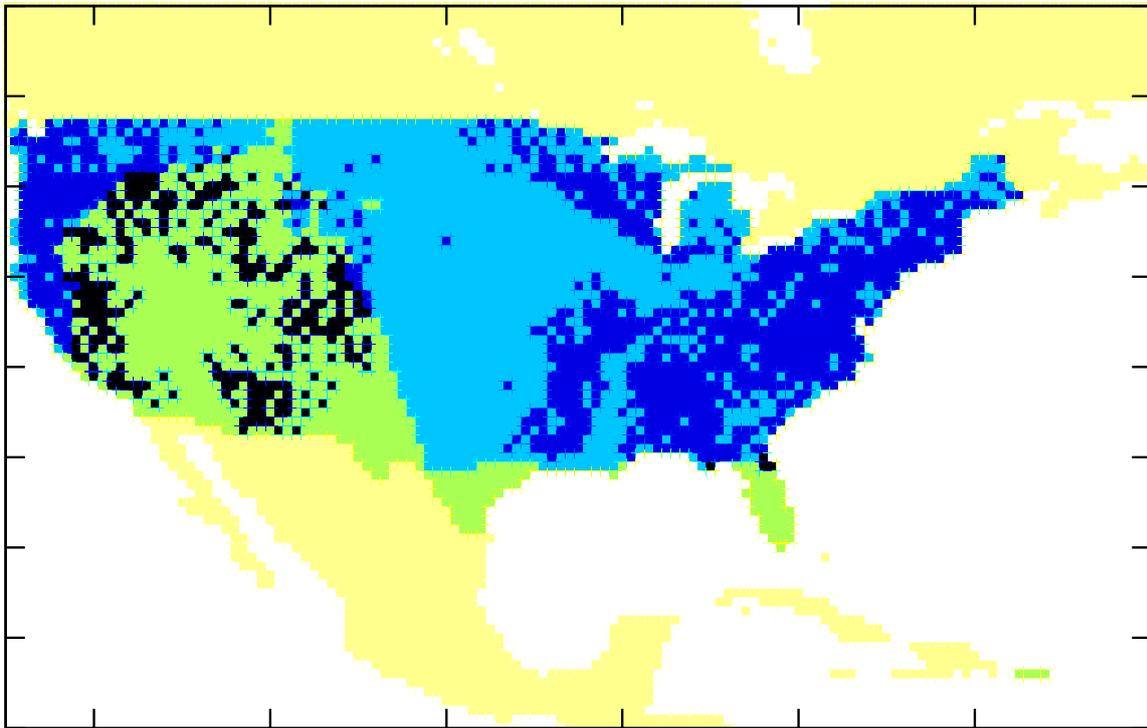


Abb. 5.9: In dieser Karte sind die Ergebnisse des ausschließlich klimagetriebenen Alnus-Distribution-Modell mit der Referenzkarte überlagert worden, um Übereinstimmungen und Abweichungen zu zeigen.

hellblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell

dunkelblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF

schwarz: erlengeeignet nach GBIF

Überprüfung der Ergebnisse des klima- und bodengetriebenen Modells

Nach Einführung der Bodentypen als Prädiktoren in den klimagetriebene Alnus-Distribution-Modell, Abbildung 5.10, zeigen sich nur geringe Veränderungen gegenüber den Ergebnissen des rein klimagetriebenen Alnus-Distribution-Modells aus Abbildung 5.9. In der großen Fläche im mittleren Westen, die Alnus-Distribution-Modell durchwegs als erlengeeignet ausweist, nicht allerdings die Referenzkarte, fehlen nur einige Gitterelemente im Norden und im Süden.

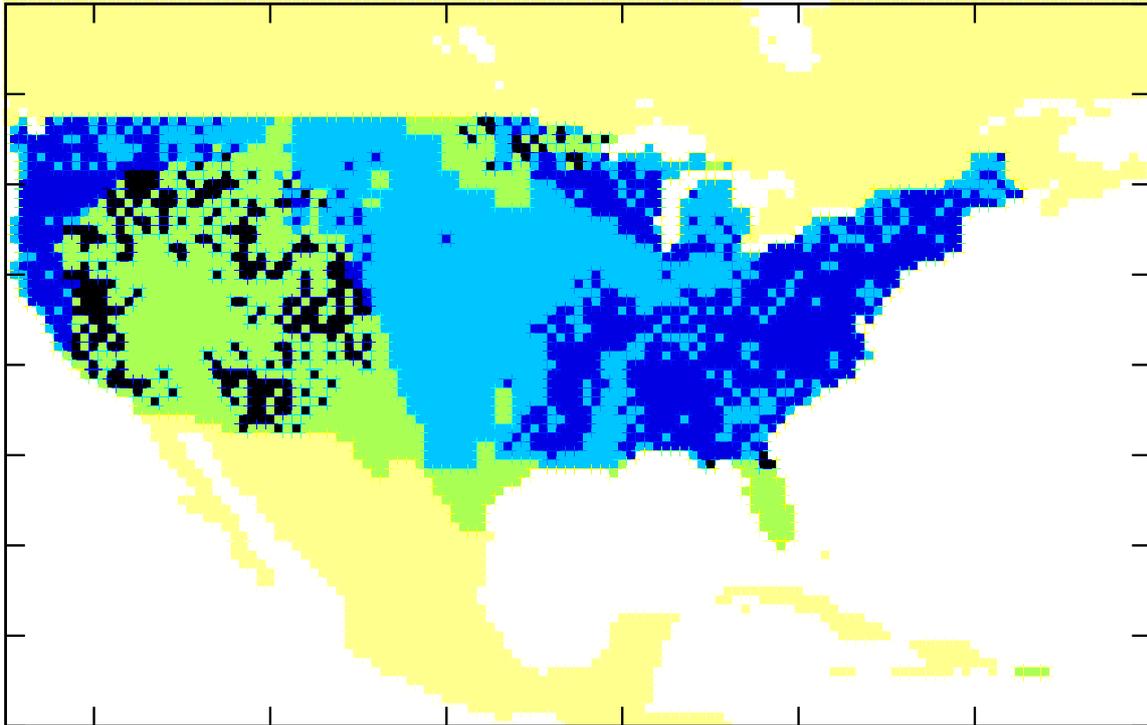


Abb. 5.10: Überlagerung der Ergebnisse des klima- und bodengetriebenen Alnus-Distribution-Modell mit der Referenzkarte.

hellblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell

dunkelblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF

schwarz: erlengeeignet nach GBIF

Überprüfung der Ergebnisse des klima- und vegetationsgetriebenen Modells

Abbildung 5.11 zeigt die Ergebnisse des durch das Klima und die potentielle natürliche Vegetation angetriebenen Modells im Vergleich zur Referenzkarte. Die durch das Modell vorhergesagten Erlenstandorte in der Mitte der USA sind nun stark zurückgegangen. Insgesamt 970

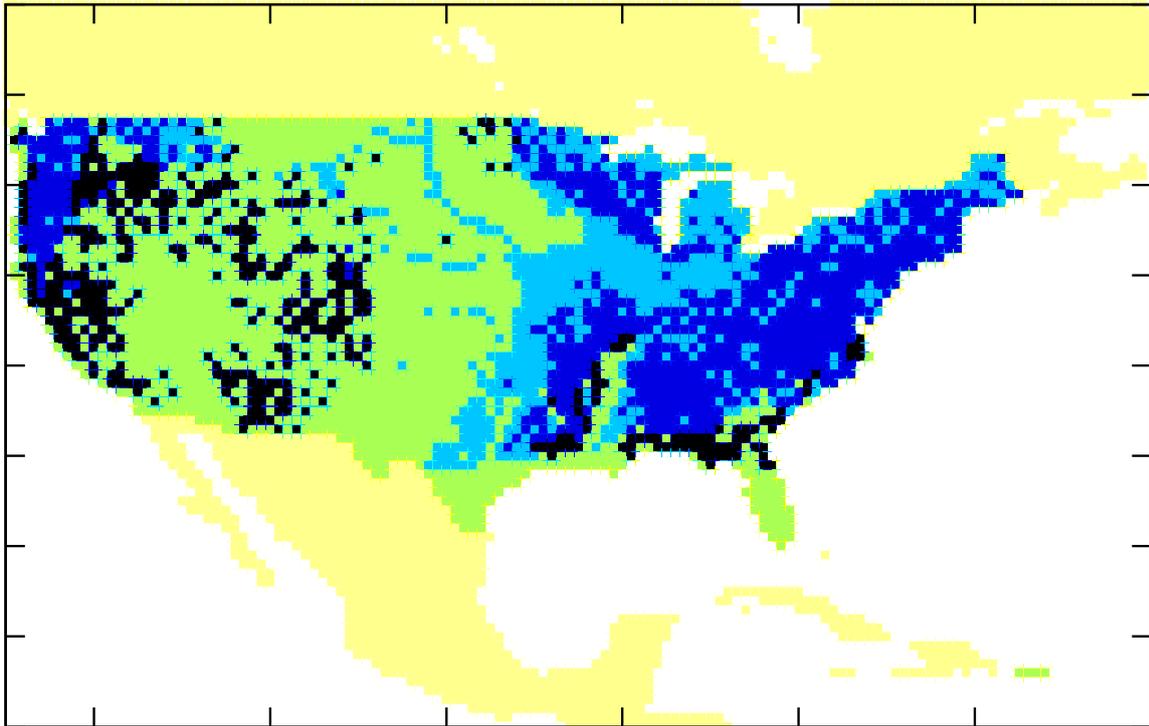


Abb. 5.11: Überlagerung der Ergebnisse des klima- und vegetationsgetriebenen Alnus-Distribution-Modells mit der Referenzkarte
hellblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell
dunkelblau: erlengeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF
schwarz: erlengeeignet nach GBIF

Gitterelemente werden nun nicht mehr als geeignete Verbreitungsgebiete für die Erlen ausgewiesen. Dennoch reicht das modellierte Verbreitungsgebiet der Erlen noch etwas weiter nach Westen als die Nachweise in der GBIF Datenbank, auf welche die Referenzkarte beruht. Dies ist vor allem auch entlang der großen Ströme der Fall.

Überprüfung der Ergebnisse des klima-, boden- und vegetationsgetriebenen (kombinierten) Modells

Die Ergebnisse des kombinierten Modells in Abbildung 5.12 unterscheiden sich kaum von denjenigen des klima- und vegetationsgetriebenen Alnus-Distribution-Modells. Dies war zu erwarten, da die Einführung des Bodens als zusätzlichen Prädiktor zum Klima wenig Änderung brachte (Abschnitt 5.1.5.1).

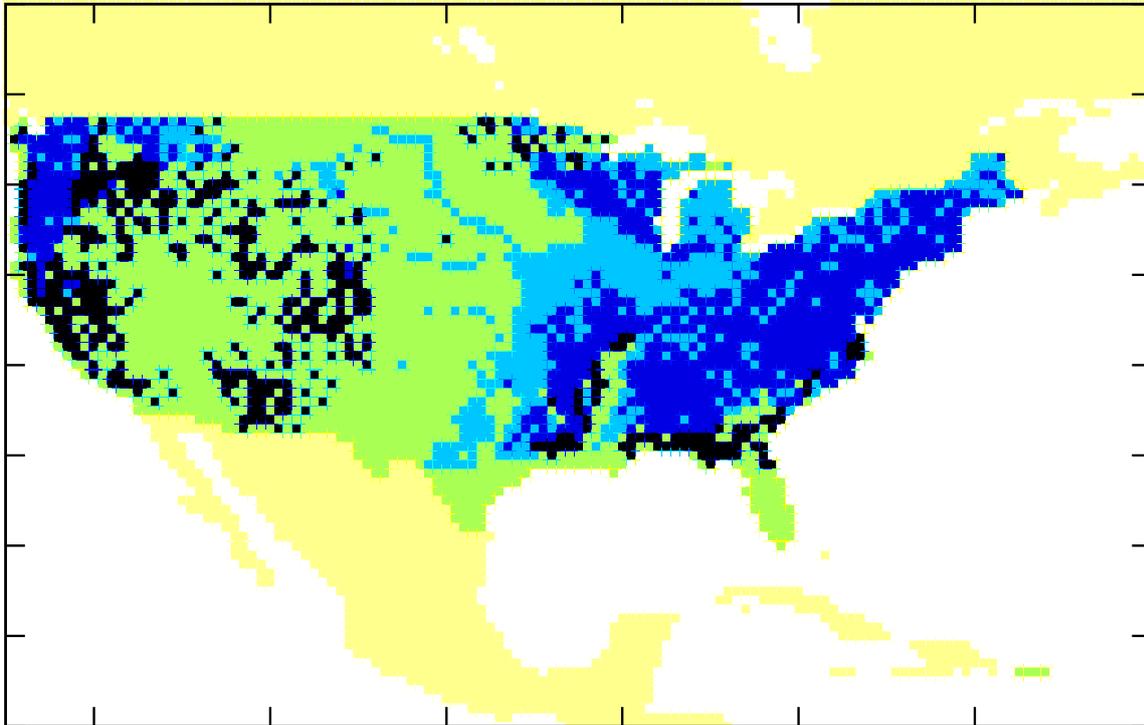


Abb. 5.12: Überlagerung der Ergebnisse des kombinierten Modells (klima- boden- und vegetationsgetrieben) mit der auf der GBIF Datenbank basierenden Referenzkarte.
hellblau: erlungeeignet nach Alnus-Distribution-Modell
dunkelblau: erlungeeignet nach Alnus-Distribution-Modell und GBIF
schwarz: erlungeeignet nach GBIF

Der wesentlichste Unterschied zwischen den Ergebnissen des Modells und den Erlennachweisen in der GBIF Datenbank ist das Fehlen von Erlen im Modellergebnis für diejenigen Gebirgslagen im Westen der USA, die um die ariden Gebiete des Südwestens herum gelegen in der GBIF Datenbank Erlennachweise enthalten. Es kann vermutet werden, dass zumindest ein großer Teil dieser Nachweise an lokale Gewässer gebunden ist, die wegen ihrer geringen Größe im Halbgradgitter des Modells nicht erscheinen.

Um dieses Problem näher zu untersuchen, habe ich in den Gebieten, in denen die GBIF Datenbank Vorkommen von Erlen nachweist, das kombinierte Alnus-Distribution-Modell jedoch nicht, weitere Untersuchungen durchgeführt. Ich habe 15 dieser Nachweise für Erlen aus der

5 Ergebnisse

GBIF Datenbank willkürlich ausgewählt und daraufhin überprüft, ob sie an Gewässern liegen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5.5 dargestellt. Alle diese 15 willkürlich ausgewählten Standorte mit den Erlen liegen tatsächlich an kleinen bis mittelgroßen Gewässern.

Tab. 5.5: 15 willkürlich ausgewählte Nachweise von Erlen aus der GBIF Datenbank für den Südwesten der USA, die in Gitterelemente des Modells fallen, für welche das Modell keine Erlenvorkommen vorhersagt. Alle diese Vorkommen liegen an Gewässern.

Breitengrad	Längengrad	Erlenarten	Standort
33.5	-111.5	<i>A. oblongifolia</i> TORR	Theodore Rossvelt See
33.5	-109.5	<i>A. oblongifolia</i> TORR	Luna See
34.5	-112.0	<i>A. oblongifolia</i> TORR	Mormon See
34.5	-112.5	<i>A. oblongifolia</i> TORR	Watson See
34.0	-113.0	<i>A. oblongifolia</i> TORR	Willow Creek Reservoir
34.0	-117.5	<i>A. rhombifolia</i> TORR	Silverwood See
35.5	-105.5	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	See Isabel
36.0	-109.5	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	Tsaile See
37.5	-107.5	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	West Ute See
38.0	-108.5	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	Gurley Reservoir
39.0	-106.5	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	Turquoise See
40.0	-107.0	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	See Windemere
40.5	-106.0	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	Farvin See
42.5	-119.0	<i>A. incana</i> (L.) MOENCH	Baca See
43.5	-116.5	<i>A. rubra</i> BONG.	Lucky Peak State Recreation Area

5.1.5.2 Ländervergleich

In Tabelle 5.6 sind die Ergebnisse der verschiedenen Ausbaustufen des Modells auf Länderebene verglichen mit der Anzahl der Gitterelemente für das jeweilige Land, für welche die in der GBIF Datenbank [70] Nachweise für Erlen liefert.

Dabei wurden acht Länder mit einer relativ großen Dichte von Erlennachweisen (europäische Länder) oder mit einer mittleren Dichte von Erlennachweisen (USA) den drei Ländern mit sehr geringer Dichte von Erlennachweisen (Russland, China, Türkei) gegenübergestellt. Diese für nähere Analyse herangezogenen elf Länder verfügen über insgesamt ca. 97 Prozent aller 10 1777 Nachweise, die in der GBIF Datenbank vorhanden sind.

Die sieben europäischen Länder in Tabelle 5.6 weisen eine vollständige Bedeckung aller Gitterelemente des jeweiligen Landes mit Erlennachweisen auf. Für die USA liegen nur für rund die Hälfte der Gitterelemente des Landes Nachweise vor. Die schwach dokumentierten drei Länder Russland, China und Türkei haben Nachweise für Erlen in dieser Referenzdatenbank nur für weit unter einem Prozent der Gitterelemente des jeweiligen Landes. Dass dies nicht auf dem Fehlen von Erlen in so großen Gebieten beruht, kann zumindest für Russland als sicher

5 Ergebnisse

Tab. 5.6: Vergleich der Modellergebnisse des Alnus-Distribution-Modells auf den verschiedenen Stufen des Ausbaus mit Daten aus der GBIF Datenbank [70] für acht Länder mit hoher und drei Länder mit geringer relativer Anzahl Nachweise für Erlen in der Datenbank. Die Bedeutung der einzelnen Säulen:

b: Anzahl von Nachweisen für Erlen in der GBIF Datenbank für das Land

c: Gesamtzahl der Gitterelemente (0.5 Grad Gitter) des Landes

d: Anzahl der Gitterelemente, für die Erlennachweise in GBIF vorliegen

e: Anzahl der Gitterelemente, für die das Alnus-Distribution-Modell Erlenvorkommen modelliert

e₁: klimagetriebenes Alnus-Distribution-Modell

e₂: klima- und bodengetriebenes Alnus-Distribution-Modell

e₃: klima- und vegetationsgetriebenes Alnus-Distribution-Modell

e₄: kombiniertes Alnus-Distribution-Modell (klima- boden- und vegetationsgetrieben)

Land	b	c	d	e ₁	e ₂	e ₃	e ₄
Frankreich	22 139	261	261	261	238	244	228
Deutschland	5 963	191	191	191	165	186	162
Irland	4 941	43	43	43	43	38	38
Niederlande	18 846	17	17	17	17	17	16
Norwegen	9 970	271	271	267	267	267	267
Schweden	6 721	321	321	319	319	319	319
G. Britannien	24 989	146	146	146	138	118	110
USA	5 430	4 469	2 202	3 215	3 096	2 245	2 052
Total	98 999	5 719	3 452	4 459	4 283	3 434	3 192
Russland	94	14 283	21	10 162	7 531	8 465	6 325
China	240	3 834	16	2 834	2 754	1 251	1 238
Türkei	79	332	2	316	309	189	182
Total	413	18 449	39	13 312	10 594	9 905	7 745

angenommen werden, da das benachbarte Nordeuropa, vom Klima und Boden her ähnlich wie der Westen Russlands, dicht mit Erlennachweisen versehen ist.

Betrachtet man nun die Modellergebnisse, dann weist die klimagetriebene Version des Alnus-Distribution-Modells für die sieben europäischen Länder eine vollständige oder wenigstens beinahe vollständige Deckung aller Gitterelemente mit Erlen auf (Spalte e₁ in Tabelle 5.6). Das Modell ist hier bereits in der ersten Ausbaustufe imstande, die Nachweise der GBIF Datenbank zu reproduzieren. Für die USA werden rund ein Drittel mehr Gitterelemente mit Erlen modelliert, als mit Nachweisen aus der Datenbank vorhanden sind. Für die drei Länder mit geringer Deckung durch Nachweise ergibt das Modell eine viel höhere Anzahl erlengeeigneter Gitterelemente, als aus der Datenlage resultieren. In Russland und China scheinen nach dem Modell rund zwei Drittel der Gitterelemente des jeweiligen Landes erlengeeignet. Im Fall der Türkei sogar fast das gesamte Land.

Die weiteren Ausbaustufen des Alnus-Distribution-Modell, die den Einbezug der potentiellen

5 Ergebnisse

natürlichen Vegetation, des Bodentyps und schließlich aller Prädiktoren gemeinsam bedeuten (Spalten e2–e4 in Tabelle 5.6) bringen in allen Fällen eine Reduktion der Anzahl der modellierten erlengeeigneten Gitterelemente. Für die sieben europäischen Länder fällt die Reduktion gering aus oder fehlt ganz (Schweden, Norwegen). Für die USA liegt sie bei rund einem Drittel der betreffenden Gitterelemente und nähert sich in der höchsten Ausbaustufe des Modells der Anzahl der Gitterelemente mit Nachweisen aus der Datenbank, wobei zwar die Anzahl ähnlich ist, die betroffenen Flächen allerdings teilweise in unterschiedlichen Gebieten liegen (vgl. Abbildung 5.12).

Für die drei Länder mit geringer Anzahl Nachweise in der GBIF Datenbank kommt es durch die verschiedenen Ausbaustufen des Alnus-Distribution-Modells zu einer immer stärkeren Reduktion der Anzahl als erlengeeignet modellierten Gitterelemente. Schließlich ist ihre Anzahl auf rund die Hälfte derjenigen des ausschließlich klimagetriebenen Modells reduziert. Trotzdem übertrifft die Anzahl als erlengeeignet modellierter Gitterelemente noch immer die Anzahl von Gitterelementen mit Nachweisen in der Datenbank bei weitem.

5.2 Die Ergebnisse für das Global Density of Legumes (GDL) Modell

Zunächst werden die aus der Literatur entnommenen Ergebnisse für die Leguminosendichte an verschiedenen Standorten und die damit assoziierten Klima- und Bodenwerte vorgestellt. Im nächsten Schritt werden die Ergebnisse der Untersuchungen der Korrelation zwischen den Leguminosendichten und den damit assoziierten Daten erläutert und auf dieser Basis ein Modell zur Berechnung der Leguminosendichte vorgestellt. Dieses Modell wird schließlich angewandt zur Berechnung der globalen Verteilung der Leguminosendichte und es wird mittels unabhängiger Daten validiert.

5.2.1 Ergebnisse der Datensuche

Nach ausführlicher Literatursuche wurden 70 Daten zu entweder dem Anteil der Leguminosenbiomasse an der Gesamtbio­masse des Standorts oder zur relativen Häufigkeit von Leguminosen am Standort gefunden, die beide als Leguminosendichte interpretiert wurden. In Tabelle 5.7 sind diese 70 Daten und einige Charakteristika der Standorte zusammengefasst.

Die meisten Standorte mit Werten der Leguminosendichte wurden für Indonesien gefunden [208], nämlich 28 von den insgesamt 70 Standorten. Sie liegen alle unterhalb einer Höhe von unterhalb 500 msm und tragen die Vegetationsbezeichnung Dipterocarpaceenwald. Die Leguminosendichte wurde in der verwendeten Publikation als mittlere relative Häufigkeit in Prozent angegeben. An diesen 28 Standorten beträgt die Leguminosendichte zwischen einem und drei Prozent.

Die Arbeit von Krishnamani & Kumar (2000) enthält 15 Nachweise für Indien [124]. Die Höhe dieser Standorte variiert zwischen 160 msm und 1 300 msm. Die *Fabaceae* (Leguminosen) stellen mit ihren elf dort aufgeführten Arten in etwa ein Prozent aller dort vorkommenden Pflanzenarten. Als Vegetation dieser Standorte wird tropischer Regenwald angegeben.

Weiterhin wurden Leguminosendichten für 13 Standorte in neun europäischen Ländern (Deutschland, Griechenland, Irland, Portugal, Schweden, Schweiz, Großbritannien, Türkei und Italien) in den Publikationen von Spehn E. M. et al. (2002), Oztas T et al. (2003), Comakli B. et al (2008). und Claps S. et al (1996) gefunden [214, 172, 35, 31]. Sieben Standorte befinden sich unterhalb einer Höhe von 100 msm, vier zwischen 250 msm und 440 msm und zwei in über 2 000 m Höhe. Diese Publikationen geben die Leguminosendichte als Anteil der Leguminosenbiomasse an der gesamten Biomasse in Prozent an. Die Leguminosendichte auf den 13 Standorten variiert zwischen 10 und 44 Prozent. Die in diesen Gebieten vorkommenden Gattungen sind im Wesentlichen *Trifolium*, *Medicago*, *Vicia* und *Lotus*. Es handelt sich um Grasland.

5 Ergebnisse

Tab. 5.7: 70 Standorte von Leguminosen, die für den Entwurf und die Konstruktion des GDL Modells verwendet wurden.

Land: Das Land, in dem sich die Standorte befinden. Die Zahlen in Klammern sind die Anzahl Standorte im jeweiligen Land. Lat.: Geografische Breite. Lon.: Geografische Länge. Höhe: Die Höhe des jeweiligen Standortes (msm). Veg. Potentielle natürliche Vegetation am Standort. Abkürzung wie "Dipt." steht für Dipterocarp und "Trop." für tropical. Art: Art der Leguminosendichte: relative Dichte (Art-1) oder der Anteil der Leguminosen an der gesamten Biomasse (Art-2). D: Die Dichte der Leguminosen (%). Quelle: Literatur.

Land	Lat.	Lon.	Höhe	Veg.	Art	D	Quelle	
Indonesien (28)	4°38'N	114°32'O	<500	Dipt. rainforest	Art-1	2	[208]	
	4°33'N	115°08'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	1°00'S	110°21'O		Dipt. rainforest	Art-1	3		
	1°15'S	110°10'O		Dipt. rainforest	Art-1	3		
	1°29'S	112°31'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	3°30'S	115°30'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	1°59'N	117°15'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	1°54'N	117°08'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	2°02'N	117°14'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	1°02'S	116°52'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	0°58'S	116°29'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	0°56'S	116°37'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	0°49'S	116°23'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	0°59'S	116°57'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	1°05'S	116°49'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	4°58'N	117°48'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	5°56'N	118°00'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	1°43'S	110°28'O		Dipt. rainforest	Art-1	3		
	3°38'N	114°06'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	2°46'N	112°35'O		Dipt. rainforest	Art-1	3		
	2°01'N	112°57'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	1°44'S	110°20'O		Dipt. rainforest	Art-1	3		
	2°31'N	113°06'O		Dipt. rainforest	Art-1	1		
	4°20'N	114°49'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	3°14'N	113°06'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	3°04'N	113°03'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	4°17'N	114°03'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	3°14'N	114°27'O		Dipt. rainforest	Art-1	2		
	Indien (15)	14°17'30"N	74°42'30"O	400-500	Trop. rainforest	Art-1	1	[124]
		14°3'N	74°42'O	190-200	Trop. rainforest	Art-1	1	
14°1'30"N		74°44'O	260-320	Trop. rainforest	Art-1	1		
13°53'48"N		74°50'O	440-560	Trop. rainforest	Art-1	1		
13°53'18"N		74°51'O	580-630	Trop. rainforest	Art-1	1		
13°53'N		74°46'30"O	340-420	Trop. rainforest	Art-1	1		
13°29'24"N		75°4'24"O	160-170	Trop. rainforest	Art-1	1		
...								

5 Ergebnisse

Tab.5.7...

Land	Lat.	Lon.	Höhe	Veg.	Art	D	Quelle
	13°30'N	75°5'O	600-610	Trop. rainforest	Art-1	1	
	13°30'N	75°4'54''O	620-640	Trop. rainforest	Art-1	1	
	13°19'36''N	75°9'24''O	660-710	Trop. rainforest	Art-1	1	
	13°8'36''N	75°18'42''O	720-740	Trop. rainforest	Art-1	1	
	13°14'N	75°11'O	960-1 020	Trop. rainforest	Art-1	1	
	12°7'N	75°46'O	580-600	Trop. rainforest	Art-1	1	
	12°7'30''N	75°48'O	660-690	Trop. rainforest	Art-1	1	
	12°7'12''N	75°48'O	500-560	Trop. rainforest	Art-1	1	
Türkei (4)	41°9'62''N	40°39'3''O	250	Grassland	Art-2	14	[172, 35]
	41°9'56''N	40°39'4''O	100	Grassland	Art-2	14	
	41°9'72''N	40°38'9''O	2 300	Grassland	Art-2	14	
	39°55'00''N	41°1'10''O	2 610	Grassland	Art-2	12	
G. Britannien (2)	51°N	01°W	50	Grassland	Art-2	10	[214]
	51°N	0°30'W	50	Grassland	Art-2	12	[214]
Deutschland (1)	50°N	12°O	350	Grassland	Art-2	32	[214]
Griechenland (1)	39°N	27°O	30	Grassland	Art-2	14	[214]
Irland (1)	52°N	08°W	75	Grassland	Art-2	28	[214]
Italien (1)	40°45'49''N	15°32'35''O	360	Grassland	Art-2	13	[31]
Portugal (1)	39°N	09°W	25	Grassland	Art-2	16	[214]
Schweden (1)	64°N	20°O	12	Grassland	Art-2	28	[214]
Schweiz (1)	47°N	08°O	439	Grassland	Art-2	44	[214]
China (4)	33°34'21''N	102°29'21''O	4 600	—	Art-2	3	[21]
	33°33'06''N	102°27'56''O		—	Art-2	3	
	33°36'15''N	102°29'09''O		—	Art-2	3	
	33°35'36''N	102°28'22''O		—	Art-2	3	
USA (4)	31°37'N	84°33'W	68	Pinus forest	Art-1	25	[86]
	33°39'N	83°18'W	133	Pinus forest	Art-1	15	[94]
	36°05'N	96°35'W	240	Grassland	Art-1	25	[226]
	44°42'N	93°20'W	300	Prairie	Art-1	3	[228]
Australien (3)	34° 18'S	140° 12'O	200	Trop. rainforest	Art-1	15	[13, 3, 16]
	34°38'S	117°32'O	200	Trop. rainforest	Art-1	31	[189]
	35°12'S	148°21'O		Trop. rainforest	Art-1	31	[13, 3, 16]
F. Guyana (1)	3°30'–3°45'N	53°–53°28'W	410	Grassland	Art-1	19	[157]
Venezuela (1)	8°45'N	69°12'W	200	evergreen forest	Art-1	32	[217]
Thailand (1)	14°31'N	101°55'O	200-800	—	Art-2	26	[125]

5 Ergebnisse

Für China fanden sich für vier Standorte Angaben über die Leguminosendichte in der Arbeit von Blasum H. (1997) [21]. Diese Standorte befinden sich in einer Höhe zwischen 4 000 msm und 4 600 msm in Zentralchina. Insgesamt wurden für diese Standorte 150 Pflanzenarten dokumentiert. Davon gehören 15 Arten zu den Leguminosen. Auch in dieser Publikation wurde die Leguminosendichte als Anteil an der gesamten Pflanzenbiomasse angegeben. Die dominanten Leguminosengattungen in diesen Standorten sind *Oxytropis*, *Astragalus* und *Thibetia*. Über die Vegetationsgruppe enthält die Arbeit keine Informationen, vermutlich findet man dort aber Alpine Matten als Vegetationsgruppe [193].

Für die USA lieferten die Publikationen [86, 94, 226, 228] für vier Standorte Angaben über die Leguminosendichte. Diese Publikationen nennen auch die dort vorkommende Leguminosenarten. Der Standort aus der Publikation von Hains et al. (1999) liegt zum Beispiel in einem aus Pinus-Wald und Grasland gemischten Ökosystem beim Joseph W. Jones Ecological Research Center in Ichauway im Südwesten von Georgia in einer Höhe von 68 msm [86]. Dort kommen unter anderem die Leguminosengattungen *Centrosema*, *Schrankia* und *Stylosanthes* vor. Die relative Dichte der Leguminosen wurde an diesem Standort mit 25 Prozent angegeben.

Der Standort aus der Publikation von Hendricks et al. (1999) befindet sich in einem Pinus-Wald im Oconee National Forest, Georgia, in einer Höhe von 133 msm [94]. In diesem Gebiet dominieren die Leguminosengattungen *Desmodium* und *Lespedeza*. Die relative Dichte beträgt dort ca. 15 Prozent.

Der Standort aus der Publikation von Tix und Charvat (2005) liegt in der Nähe vom Lake Murphy im Murphy Hanrehan Regional Park in Minnesota in einer Höhe von 240 msm [226]. Die Vegetation wird als Prärie bezeichnet. Es dominieren die Leguminosengattungen *Desmodium*, *Lespedeza* und *Trifolium*. Die Dichte beträgt dort etwa drei Prozent.

In der Publikation von Towne und Knapp (1996) wurde die Leguminosendichte für einen Standort für Grasland bei der Konza Prärie Biological Station (KPBS) im Nordwesten von Kansas in einer Höhe von 300 msm untersucht [228]. Die dortige Leguminosendichte beträgt ca. 25 Prozent der gesamten Pflanzenbiomasse. Häufig sind dort die Leguminosengattungen *Amorpha*, *Lespedeza* und *Psorela*.

Im Südwesten und Südosten von Australien wurden Angaben über die Leguminosendichte an drei Standorten aus den Publikationen von Bartlett (1975), Beadle (1981) und Beard et al. (2000) entnommen [3, 13, 16]. Dort kommen insbesondere holzige Leguminosenarten vor wie zum Beispiel *Acacia*, *Correa*, *Indigofera* und *Desmodium* [70, 1]. Die Angabe der Leguminosendichte erfolgt als relative Dichte der Leguminosen und beträgt zwischen 15 und 31 Prozent. Als Vegetationsgruppe wurde in den Publikationen für diesen Standort tropischer Regenwald angegeben.

Daten für Französisch Guayana wurden in der Publikation von Mori et al. (1987) gefunden [157]. Der Standort befindet sich in dem Gebiet von La Fumée Mountain im Nordwesten von Saul in einer Höhe von 410 msm. Die Pflanzenfamilien *Burseraceae*, *Spotaceae* und *Lecythiaceae* sowie die Unterfamilien *Caesalpinioideae* und *Mimosoideae* der Familie *Fabaceae* kommen dort hauptsächlich vor. Die Dichte der Leguminosen beträgt ca. 19 Prozent. Die Gattungen der Leguminosen sind *Inga*, *Pithecellobium*, *Dicorynia*, *Eperua* und *Martiodendron*. Informationen über die Vegetationsgruppe fehlen in dieser Publikation zwar, doch kann tropischer Regenwald angenommen werden [193].

Für Venezuela wurde ein Standort in dem Gebiet von Los Llanos gefunden in der Publikation von Stergios et al. (1998) [217]. Die Höhe des Standorts liegt bei 200 msm. An diesem Standort sind häufig holzige Leguminosenarten wie *Desmodium*, *Inga*, *Mimosa* und *Calopogonium* [70]. Die relative Leguminosendichte wurde hier mit 32 Prozent angegeben. In diesem Gebiet ist tropischer immergrüner Wald die dominante Vegetationsgruppe.

Für Thailand wurde die Leguminosendichte eines Standorts in der Arbeit von Lamotte (1998) gefunden [125]. Der Standort befindet sich bei der Sakaerat Environmental Research Station (SERS) südwestlich vom Korat Plateau im Nordosten von Thailand in einer Höhe zwischen 200 msm und 800 msm im trockenen, immergrünen Dipterocarpaceenwald. Die Unterfamilien *Caesalpinioideae* und *Mimosoideae* der Familie *Fabaceae* dominieren dort. Die Leguminosendichte wurde an diesem Standort mit 26 Prozent ermittelt.

5.2.2 Zusammenhang zwischen Leguminosendichte und Klimadaten

5.2.2.1 Die Klimadaten der Messorte zur Leguminosendichte

In Tabelle 5.8 sind verschiedene Klimawerte für Orte angegeben, für die Bestimmungen der Leguminosendichte vorlagen. Die 70 Standorte der Leguminosendichte lagen, nachdem sie anhand ihrer Koordinaten den Gitterelementen unseres Standardgitters in Halbgradauflösung zugeordnet waren, in 42 verschiedenen Gitterelementen. Die Klimawerte der Tabelle 5.8 wurden für diese Gitterelemente aus der Klimadatenbank von Cramer und Leemans [39] entnommen oder errechnet. Daher haben Orte, die in das gleiche Gitterelement fallen, auch einheitliche Klimawerte. Betrachtet man die Klimazonen, in welche die Klimate an den Messorten fallen, so zeigt sich eine recht ungleichmäßige Verteilung. Die meisten Bestimmungen liegen für die tropisch feuchten Gebiete vor, nämlich insgesamt 46. Dagegen nur drei für tropischen Trockengebiete. In die mediterrane Klimazone fallen sieben, in die warmgemäßigte Zone elf Bestimmungen. Die kühlgemäßigte Klimazone ist mit fünf, die boreale ebenfalls mit fünf und die subpolare und polare Klimazone sind gar nicht vertreten.

5 Ergebnisse

Tab. 5.8: Koordinaten, Leguminosendichte und Klimadaten der 70 Standorte, die für den Entwurf und die Konstruktion des GDL Modells verwendet wurden. Die Klimadaten der jeweiligen Standort wurden aus der Klimadatenbank von Cramer und Leemans [39] entnommen.

Land: Das Land, in dem sich die Leguminosenstandorte befinden. Die verwendeten Abkürzungen entsprechen dem ISO Standard 639. Lat.: Geografische Breite, Lon.: Geografische Länge. L_c : Leguminosendichte am jeweiligen Standort (%). P_y : Mittlere Jahressumme der Niederschläge (mm). P_{M_x} : Mittlere Niederschlagsmenge des feuchtesten Monats (mm). T_y : Mittlere Jahrestemperatur ($^{\circ}\text{C}$). T_{M_n} : Temperatur des kältesten Monats ($^{\circ}\text{C}$). T_{M_x} : Temperatur des wärmsten Monats ($^{\circ}\text{C}$). D_m : Anzahl der Trockenmonate.

Land	Lat.	Lon.	L_c	P_y	P_{M_x}	T_y	T_{M_n}	T_{M_x}	D_m
Indonesien (28)	4°38'N	114°32'O	2	3 209	385	25.8	25.3	26.6	0
	4°33'N	115°08'O	2	3 285	364	22.6	22.2	23.3	0
	1°00'S	110°21'O	3	3 108	342	26.9	26.3	27.3	0
	1°15'S	110°10'O	3	3 108	342	26.9	26.3	27.3	0
	1°29'S	112°31'O	2	2 971	357	26.0	25.4	26.4	0
	3°30'S	115°30'O	2	2 508	380	25.6	24.8	26.1	0
	1°59'N	117°15'O	2	3 250	322	24.4	24.0	24.8	0
	1°54'N	117°08'O	2	3 250	322	24.4	24.0	24.8	0
	2°02'N	117°14'O	2	3 366	333	25.8	25.4	26.2	0
	1°02'S	116°52'O	2	2 350	248	26.5	25.7	27.1	0
	0°58'S	116°29'O	2	2 450	250	26.1	25.2	26.7	0
	0°56'S	116°37'O	2	2 450	250	26.1	25.2	26.7	0
	0°49'S	116°23'O	2	2 450	250	26.1	25.2	26.7	0
	0°59'S	116°57'O	2	2 350	240	26.2	25.7	27.1	0
	1°05'S	116°49'O	2	2 450	250	26.1	25.2	26.7	0
	4°58'N	117°48'O	2	3 530	369	23.8	23.2	24.4	0
	5°56'N	118°00'O	2	3 225	440	26.8	26.0	27.5	0
	1°43'S	110°28'O	3	3 108	342	26.9	26.3	27.3	0
	3°38'N	114°06'O	2	3 307	406	23.8	23.4	24.5	0
	2°46'N	112°35'O	3	3 340	406	24.7	24.0	25.3	0
	2°01'N	112°57'O	2	3 393	394	24.1	23.5	24.7	0
	1°44'S	110°20'O	3	3 108	342	26.9	26.3	27.3	0
	2°31'N	113°06'O	1	3 398	398	24.7	24.1	25.0	0
	4°20'N	114°49'O	2	3 209	385	25.8	25.3	26.6	0
	3°14'N	113°06'O	2	3 727	436	25.4	24.8	26.0	0
	3°04'N	113°03'O	2	3 727	436	25.4	24.8	26.0	0
	4°17'N	114°03'O	2	3 209	385	25.8	25.3	26.6	0
	3°14'N	114°27'O	2	3 307	406	23.8	23.4	24.5	0
Indien (15)	14°17'30"N	74°42'30'O	1	3 441	1 142	25.2	24.2	27.5	5
	14°3'N	74°42'O	1	3 441	1 142	25.2	24.2	27.5	4
	14°1'30"N	74°44'O	1	3 441	1 142	25.2	24.2	27.5	5

...

5 Ergebnisse

Tab.5.8...

Land	Lat.	Lon.	L_c	P_y	P_{M_x}	T_y	T_{M_n}	T_{M_x}	D_m
	13°53'48"N	74°50'O	1	3 467	1 117	26.4	25.2	28.6	4
	13°53'18"N	74°51'O	1	3 467	1 117	26.4	25.2	28.6	4
	13°53'N	74°46'30"O	1	3 467	1 117	26.4	25.2	28.6	5
	13°29'24"N	75°4'24"O	1	3 289	1 060	24.6	23.1	27.0	4
	13°30'N	75°5'O	1	3 134	1 040	24.2	22.7	26.8	4
	13°30'N	75°4'54"O	1	3 134	1 040	24.2	22.7	26.8	4
	13°19'36"N	75°9'24"O	1	3 289	1 060	24.6	23.1	27.0	4
	13°8'36"N	75°18'42"O	1	3 289	1 060	24.6	23.1	27.0	4
	13°14'N	75°11'O	1	3 289	1 060	24.6	23.1	27.0	4
	12°7'N	75°46'O	1	3 217	959	23.8	22.1	26.2	4
	12°7'30"N	75°48'O	1	3 217	959	23.8	22.1	26.2	4
	12°7'12"N	75°48'O	1	3 217	959	23.8	22.1	26.2	4
Türkei (4)	41°9'62"N	40°39'3"O	14	529	85	3.4	-9.9	16.2	2
	41°9'56"N	40°39'4"O	14	529	85	3.4	-9.9	16.2	2
	41°9'72"N	40°38'9"O	14	529	85	3.4	-9.9	16.2	2
	39°55'00"N	41°1'10"O	12	550	80	5.4	-8.7	19.0	3
G. Britannien (2)	51°N	01°W	50	10	802	93	9.8	0.0	16.3 0
	51°N	0°30'W	50	12	802	93	9.7	3.7	16.2 0
Deutschland (1)	50°N	12°O	32	731	97	7.9	-1.8	17.4	0
Griechenland (1)	39°N	27°O	14	746	155	16.8	5.8	25.9	5
Irland (1)	52°N	08°W	28	1143	132	10.3	4.6	15.3	0
Italien (1)	40°45'49"N	15°32'35"O	13	943	134	11.7	3.0	20.8	2
Portugal (1)	39°N	09°W	16	624	97	16.2	10.3	21.8	4
Schweden (1)	64°N	20°O	28	596	77	3.6	-6.4	15.5	0
Schweiz (1)	47°N	08°O	44	1139	123	9.1	-0.2	18.2	0
China (4)	33°34'21"N	102°29'21"O	3	626	110	0.7	-10.8	10.7	0
	33°33'06"N	102°27'56"O	3	626	110	0.7	-10.8	10.7	0
	33°36'15"N	102°29'09"O	3	626	110	0.7	-10.8	10.7	0
	33°35'36"N	102°28'22"O	3	626	110	0.7	-10.8	10.7	0
USA (4)	31°37'N	84°33'W	25	1 139	123	18.7	9.5	27.0	0
	33°39'N	83°18'W	15	2 350	252	15.8	6.6	25.5	0
	36°05'N	96°35'W	25	793	127	15.7	4.4	28.0	0
	44°42'N	93°20'W	3	795	92	6.9	-11.3	22.4	0
Australien (3)	34° 18'S	140° 12'O	15	284	37	16.4	11.6	23.2	7
	34°38'S	117°32'O	31	556	85	15.0	12.3	20.9	4
	35°12'S	148°21'O	31	556	85	15.0	12.3	20.9	4
F. Guyana (1)	3°30'–3°45'N	53°–53°28'W	19	2 484	386	25.3	24.5	26.2	0
Venezuela (1)	8°45'N	69°12'W	32	1 519	252	26.6	26.3	27.2	4
Thailand (1)	14°31'N	101°55'O	26	1 570	303	26.2	22.8	28.3	4

5.2.2.2 Ergebnisse zum Zusammenhang der Leguminosendichte mit den Klimadaten

Im Folgenden werden die Ergebnisse einer umfassenden Analyse des Zusammenhangs zwischen der Leguminosendichte und verschiedenen Klimadaten vorgestellt. Die Qualität dieses Zusammenhangs wird dokumentiert durch jeweils die Korrelationsfunktionen und deren Bestimmungsmaß zwischen der Leguminosendichte und den Klimadaten der 42 Gitterelemente, welchen die Orte der Bestimmung der Leguminosendichte zugeordnet werden konnten (Tabelle 5.7).

Zusammenhang mit Temperaturdaten sowie der Anzahl der Trockenmonate

In Abbildung 5.13–a wurde die die Leguminosendichte gegen die mittlere Jahrestemperatur aufgetragen. In dieser und den folgenden Grafiken sind jeweils auch die benutzte lineare Korrelationsfunktion $f(x)$ gezeigt und grafisch dargestellt sowie das Bestimmungsmaß (r^2) angegeben. Es ist zu sehen, dass das Bestimmungsmaß zwischen der mittleren Jahrestemperatur und der Leguminosendichte bei 19 Prozent liegt. Diese Korrelation wird in der Statistikrechnung als eine niedrige Korrelation akzeptiert.

Die Abbildung 5.13–b zeigt den Zusammenhang zwischen der Temperatur des kältesten Monats und der Leguminosendichte. Das Bestimmungsmaß liegt hier bei 15 Prozent.

In der Abbildung 5.13–c ist der Zusammenhang zwischen der Temperatur des wärmsten Monats und die Leguminosendichte dargestellt. Das Bestimmungsmaß zwischen diesen Daten liegt bei 29 Prozent.

Die geringste Korrelation wurde zwischen der Anzahl der Trockenmonate und der Leguminosendichte gefunden (Abbildung 5.13–d). Das Bestimmungsmaß zwischen diesen Daten beträgt hier drei Tausendstel. Die Funktion $f(x)$ beschreibt also keinen Zusammenhang.

In keinem der vier Fälle konnte eine deutliche lineare Korrelation der Leguminosendichte mit den untersuchten Temperaturdaten gefunden werden.

5 Ergebnisse

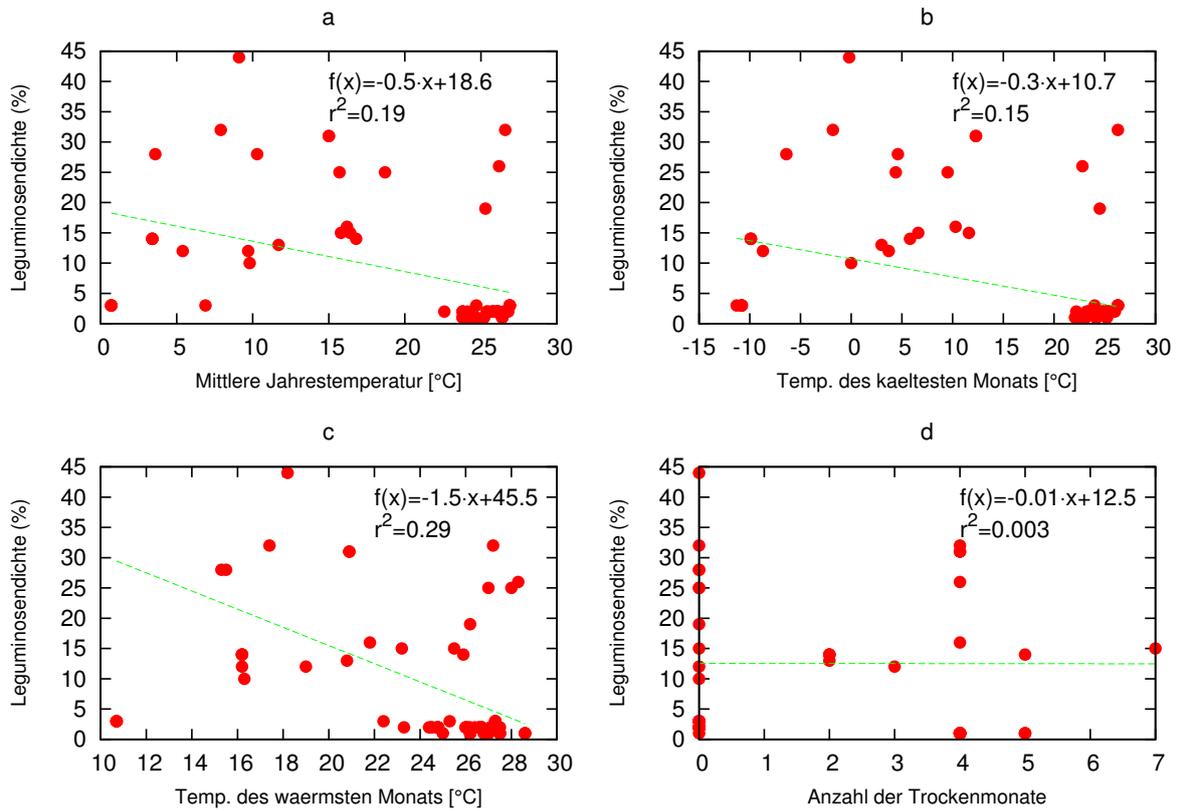


Abb. 5.13: Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahrestemperatur (a), der mittleren Temperatur des kältesten Monats (b), der mittleren Temperatur des wärmsten Monats (c), sowie der mittleren Anzahl der Trockenmonate (d) für die in 42 Gitterelemente des Halbgradgitters fallenden Leguminosenstandorte aus Tabelle 5.7. Das Bestimmungsmaß r^2 bezieht sich jeweils auf das zugrundeliegende lineare Modell, dessen Gleichungen in den einzelnen Teilgrafiken dargestellt sind.

Zusammenhang mit Niederschlagsdaten

Hier werden die Ergebnisse der Untersuchung eines möglichen Zusammenhangs zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahressumme der Niederschläge sowie der mittleren Niederschlagsmenge des jeweils feuchtesten Monats dargestellt. Dabei wurden sowohl lineare als auch nichtlineare statistische Modelle unterstellt. Die Ergebnisse finden sich in den Abbildungen 5.14-a—5.14-d.

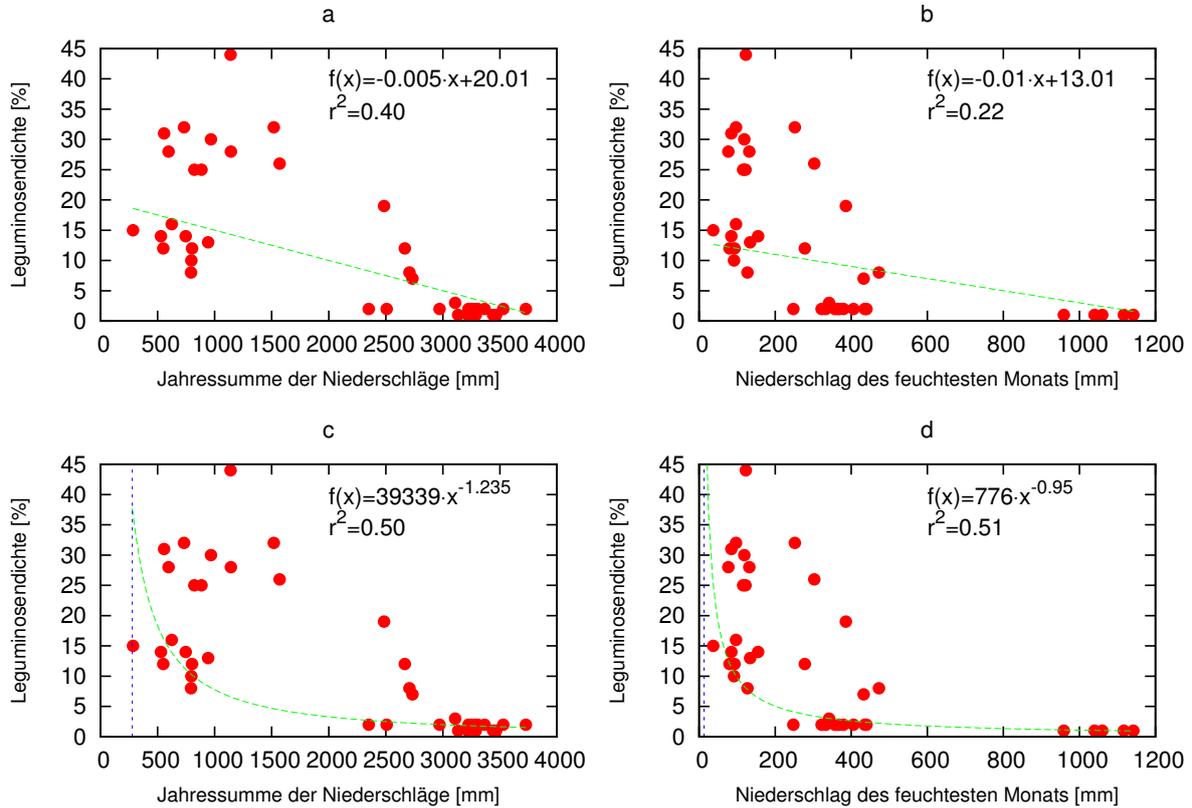


Abb. 5.14: Der Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahressumme der Niederschläge (a, c) sowie der mittleren Niederschlagsmenge des feuchtesten Monats (b, d). Die Bestimmungsmaße r^2 sind jeweils für ein lineares (a, b) und für ein nichtlineares Modell (c, d) dargestellt. Die Leguminosenstandorte sind die gleichen wie in Abbildung 5.13.

Es zeigt sich bereits mit dem linearen Modell eine Korrelation beider Datenarten mit der Leguminosendichte. Diese konnte durch Anwendung eines nichtlinearen Modells verbessert werden, das durch folgende Gleichungen beschrieben wird:

$$\text{Leguminosendichte}(P_{ann}) = 174.721 \cdot P_{ann}^{-1.131} \quad (5.4)$$

$$\text{Leguminosendichte}(P_{max}) = 4.875 \cdot P_{max}^{-0.878} \quad (5.5)$$

Hier bedeuten P_{ann} die mittlere Jahressumme der Niederschläge und P_{max} die Niederschlagssumme des feuchtesten Monats.

5 Ergebnisse

Die mittleren Niederschlagsmengen des feuchtesten Monats und die mittlere Jahressumme der Niederschläge weisen in der Regel bereits untereinander einen gewissen Zusammenhang auf. Da auf der Basis des feuchtesten Monats keine bessere Beziehung gefunden wurde als auf der Basis der Jahressumme der Niederschläge, wurde mit dieser weitergearbeitet.

Die Datenstruktur in Abbildung 5.14-c legt visuell einen anderen als einen exponentiellen Zusammenhang mit der Jahressumme der Niederschläge nahe. Es wurde daher eine Maximumfunktion an die Daten angepasst, die folgende Form erhielt:

$$\text{Leguminosendichte}(P_{ann}) = 32.95 \cdot \exp\left(-0.36 \cdot \left(\frac{\log(P_{ann}/1130)}{0.38}\right)^2\right) - 0.1 \quad (5.6)$$

Das Bestimmungsmaß zwischen den Daten und der Maximumfunktion, berechnet durch eine nicht-lineare Korrelationsanalyse, liegt bei 53 Prozent. Sie ist damit das beste bisher gefundene Modell (Abbildung 5.15).

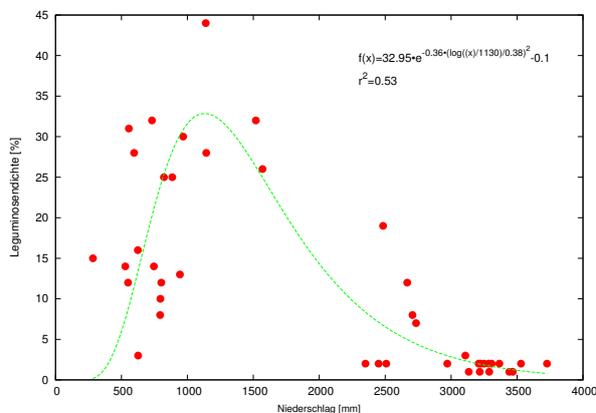


Abb. 5.15: Der Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahressumme der Niederschläge wie in Abbildung 5.14 (a, c), jetzt beschrieben durch eine schiefe Maximumfunktion (Gleichung 5.6).

Nach diesem Modell erreicht die Leguminosendichte ihren höchsten Wert von über 30% in Gebieten mit einer mittleren Jahressumme der Niederschläge von ca. 1100 mm. Unterhalb einer mittleren Jahressumme der Niederschläge von 249 mm gibt es nach diesem Modell keine Leguminosen mehr. Die Obergrenze für das Vorkommen der Leguminosen liegt danach bei 5120 mm. Im Bereich der Jahressumme der Niederschläge zwischen 249 mm und 1100 mm nimmt die Leguminosendichte mit zunehmenden Niederschlägen zu. Im Bereich der Jahressumme der Niederschläge von 1100 mm bis 5120 mm kehrt sich die Änderung der Leguminosendichte um. Hier nimmt die Leguminosendichte ab, wenn die durchschnittliche Jahressumme der Niederschläge zunimmt.

5.2.3 Validierung des klimagetriebenen GDL Modells

Bei der Untersuchung der Klimaabhängigkeit der Leguminosendichte wurden drei Gleichungen mit ähnlich hohem Korrelationskoeffizienten gefunden (Gleichungen 5.4 bis 5.6). Dabei lässt die Grafik 5.14, Teilgrafiken c und d, bereits visuell erkennen, dass im unteren Bereich der jeweiligen Niederschlagswerte durch die angepassten Funktionen jeweils viel zu niedrige Leguminosendichten vorhergesagt werden. Bei der Maximumfunktion, Gleichung 5.6 und

5 Ergebnisse

Grafik 5.15, dagegen verläuft die angepasste Kurve recht gut in der Mitte der jeweiligen Streuung. Es war daher mit unabhängigen Daten zu prüfen, welche der drei Funktionen die besten Vorhersageergebnisse liefert.

Im Folgenden Unterabschnitt werden zunächst die Daten, welche für die Überprüfung des verwendet wurden, vorgestellt. Danach werden diese Validierungsdaten mit den durch die drei Modelle berechneten Werten verglichen. Das Modell mit der besten Korrelation zu den Validierungsdaten wird ausgewählt.

5.2.3.1 Daten für die Validierung

Eine Auswertung der neueren Literatur auf Leguminosendichten ergab 30 Werte, deren Standorte alle in Südamerika liegen (Tabelle 5.9).

29 der 30 Standorte liegen in Brasilien, und zwar vom südlichen Amazonien bis zum Bundesstaat Minas Gerais. Sie umfassen daher verschiedene Vegetationszonen vom immergrünen Wald bis zum Trockenwald sowie Savannengesellschaften der Campos Cerrados. Wert 30 liegt im Mangrovegebiet von französisch Guayana.

Diese Werte waren nicht für die Konstruktion der Modelle benutzt worden und standen daher für die Überprüfung der drei Modelle zur Verfügung.

5 Ergebnisse

Tab. 5.9: Ergebnis der Datensammlung unabhängiger Bestimmungen der Leguminosendichte an einigen Standorten Südamerikas. Die Symbole im Tabellenkopf bedeuten: Nr. laufende Nummer, Az. Anzahl der Messpunkte am Standort, Lat. Lon. geographische Breiten/Längen, D Dichte der Leguminosen als Anteil der Leguminosenbiomasse an der Gesamtbio­masse in Prozent (Mittelwert der Anzahl Bestimmungen), Vegetation Vegetationsangabe in der zitierten Literatur, Quelle Literaturstelle.

Nr.	Az.	Lat.	Lon.	D	Vegetation	Quelle
1	50	15°37'25" S	47°39'45" W	25	Campo Cerrado	[108]
2	20	13°40'31" S	57°53'31" W	16	trop. deciduous moist forest	[42]
3	10	19°14'52" S	43°49'32" W	18	trop. evergreen river forest	[107]
4	20	9°43'	48°03'	18	trop. evergreen river forest	[45]
		bis 10°28'S	bis 48°21'W			
5	1	13°49'58" S	47°27'11" W	24	Campo Cerrado	[28]
6	1	14°11'42" S	47°03'34" W	24	Campo Cerrado	
7	1	14°11'45" S	47°03'33" W	24	Campo Cerrado	
8	1	14°11'04" S	47°03'15" W	24	Campo Cerrado	
9	1	13°49'14" S	47°10'45" W	24	Campo Cerrado	
10	1	13°49'38" S	47°27'03" W	24	Campo Cerrado	
11	1	13°49'44" S	47°26'56" W	24	Campo Cerrado	
12	1	13°48'58" S	47°48'18" W	24	Campo Cerrado	
13	1	13°49'00" S	47°48'07" W	24	Campo Cerrado	
14	1	11°10'44" S	47°08'27" W	24	Campo Cerrado	
15	1	11°12'14" S	47°10'49" W	24	Campo Cerrado	
16	1	11°15'42" S	47°09'35" W	24	Campo Cerrado	
17	1	13°55'09" S	49°14'45" W	24	Campo Cerrado	
18	1	13°55'22" S	49°14'23" W	24	Campo Cerrado	
19	1	13°55'02" S	49°22'31" W	24	Campo Cerrado	
20	1	14°05'25" S	49°16'50" W	24	Campo Cerrado	
21	1	06°10'	44°43'	26	trop. semidecid. forest	[41]
22	1	bis 06°42'S	bis 45°54'W	26	moist savanna	
23	1			26	open woodland	
24	1			26	Campo Cerrado	
25	1			26	Campo Cerrado	
26	1			26	Campo Cerrado	
27	1	15°43'	48°02'	19	trop. dec. dry forest	[207]
28	1	bis 15°48'S	bis 48°07'W	19	Campo Cerrado	
29	1	19°20'S	44°20'W	10	Campo Cerrado	[7]
30	1	5°15'N	52°56'W	4	mangrove	[122]

5.2.3.2 Überprüfung der Modellergebnisse

In Tabelle 5.10 finden sich für die Standorte der Tabelle 5.9 jeweils Angaben zur mittleren Jahressumme der Niederschläge und zur Niederschlagssumme des feuchtesten Monats, die nach Zuordnung der Standorte zu Gitterelementen aus den gitterbasierten Klimadatenbanken

5 Ergebnisse

entnommen worden sind.

In den letzten drei Spalten stehen die aus diesen Niederschlagsdaten mithilfe der Gleichungen 5.4 bis 5.6 auf Seite 80 errechneten Modellvorhersagen der Leguminosendichte. Sie können nun zur Überprüfung der drei Modellansätze mit den gemessenen Werten (D) der Spalte 4 in Tabelle 5.10 verglichen werden.

Zur Überprüfung der Modellergebnisse wurden in drei Grafiken die berechneten Werte jeweils gegen die gemessenen aufgezeichnet. Zusätzlich wurden Korrelationsanalysen durchgeführt. Die Ergebnisse finden sich in den Abbildungen 5.16, 5.17 und 5.18.

Bei einer vollständigen Übereinstimmung der Modellergebnisse mit den gemessenen Validierungsdaten sollten die Werte jeweils auf einer Geraden mit der Steigung Eins und dem Offset Null liegen. In den Abbildungen 5.16 (Gleichung 5.4) und 5.17 (Gleichung 5.5) liegt die Steigung bei 6.38 und 4.5. Sie ist also viel zu hoch. Die Modelle berechnen viel zu geringe Werte der Leguminosendichte.

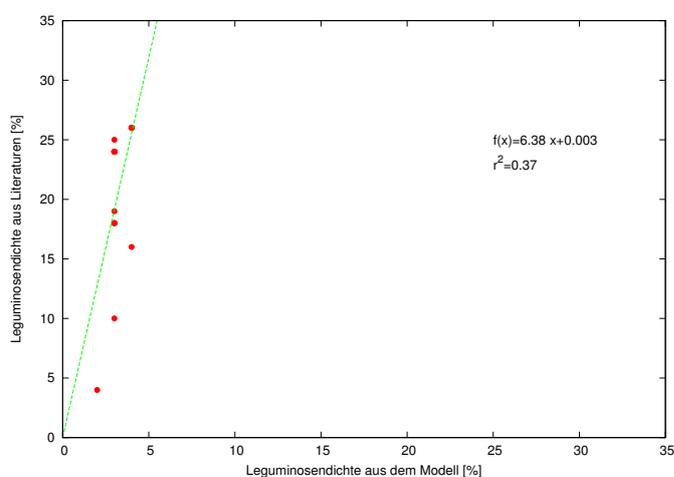


Abb. 5.16: Vergleich der 30 Validierungsdaten für die Leguminosendichte aus Tabelle 5.9 mit der mittels Gleichung (5.4) aus der mittleren Jahressumme der Niederschläge für diese Orte berechneten Leguminosendichte. Das Modell unterschätzt die Werte stark, denn die Steigung der Geraden liegt bei 6.38. Sie sollte 1.0 betragen.

5 Ergebnisse

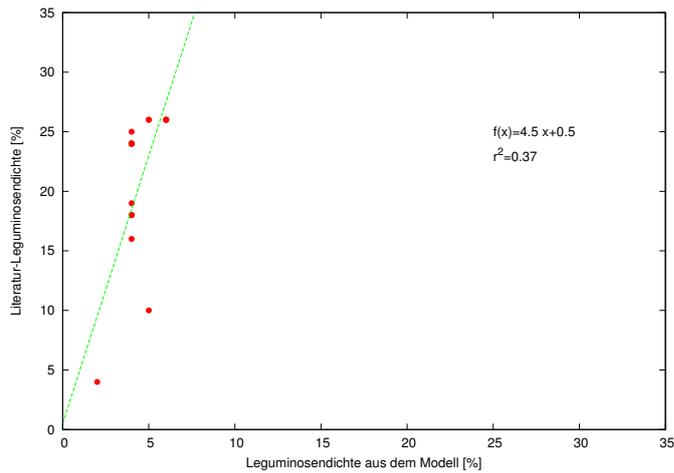


Abb. 5.17: Vergleich der 30 Validierungsdaten für die Leguminosendichte aus Tabelle 5.9 mit der mittels Gleichung (5.5) aus der mittleren Niederschlagssumme des feuchtesten Monats für diese Orte berechneten Leguminosendichte. Auch dieses Modell unterschätzt die Werte stark, denn die Steigung der Geraden liegt bei 4.5. Sie sollte 1.0 betragen.

In Abbildung 5.18 (Gleichung 5.6) ist die Steigung mit 0.73 nahe bei Eins. Der Offset in Höhe von 3 verschiebt die berechneten Werte etwas nach unten und gleicht damit die zu geringe Steigung teilweise aus. Aufgrund der stark streuenden Daten wäre in Abbildung 5.18 auch eine Gerade mit der Steigung 1 und dem Offset 0 vorstellbar.

Das mit der Maximumfunktion arbeitende Modell (Gleichung 5.6) liefert also die besten Ergebnisse für die Vorhersage der Leguminosendichte im Rahmen dieser Validierung. Dieses Modell wird daher für weitere Untersuchungen verwendet und zukünftig als Global Density of Legumes Model (GDL) bezeichnet.

5 Ergebnisse

Tab. 5.10: Die Leguminosendichten aus Tabelle 5.9 an 30 Standorten in Südamerika im Vergleich zu den zugehörigen, aus dem entsprechenden Gitterelement entnommenen Klimadaten sowie den daraus berechneten Leguminosendichten nach den drei Modellansätzen (Gleichung (5.4) bis (5.6)). Die Symbole im Tabellenkopf bedeuten: Nr. laufende Nummer wie in Tabelle 5.9, P_{ann} mittlere jährliche Niederschlagssumme (mm), PFM Niederschlagssumme des feuchtesten Monats (mm), D die am Standort bestimmte Leguminosendichte (Anteil Leguminosenbiomasse in Prozent). Die aus den drei Modellen berechneten Dichten in Prozent.

Nr.	P_{ann}	PFM	D	Dichte (%) berechnet mit Gleichung		
				(5.4)	(5.5)	(5.6)
1	1 905	320	25	4	3	26
2	1 716	332	16	4	4	21
3	1 559	335	18	4	3	25
4	1 684	331	18	4	3	21
5	1 511	313	24	4	3	27
6	1 517	323	24	4	3	26
7	1 510	334	24	4	3	26
8	1 521	328	24	4	3	26
9	1 480	337	24	4	3	27
10	1 480	337	24	4	3	27
11	1 480	337	24	4	3	27
12	1 496	335	24	4	3	26
13	1 496	335	24	4	3	26
14	1 570	339	24	4	3	25
15	1 570	339	24	4	3	25
16	1 570	339	24	4	3	25
17	1 636	341	24	4	3	23
18	1 636	341	24	4	3	23
19	1 636	341	24	4	3	23
20	1 684	324	24	4	3	22
21	1 309	254	26	5	4	31
22	1 309	254	26	5	4	31
23	1 135	218	26	6	4	33
24	1 200	231	26	6	4	33
25	1 104	213	26	6	4	33
26	1 365	240	26	6	4	33
27	1 615	345	19	4	3	25
28	1 583	330	19	4	3	25
29	2 119	334	10	5	3	12
30	3 271	504	4	2	2	2

5 Ergebnisse

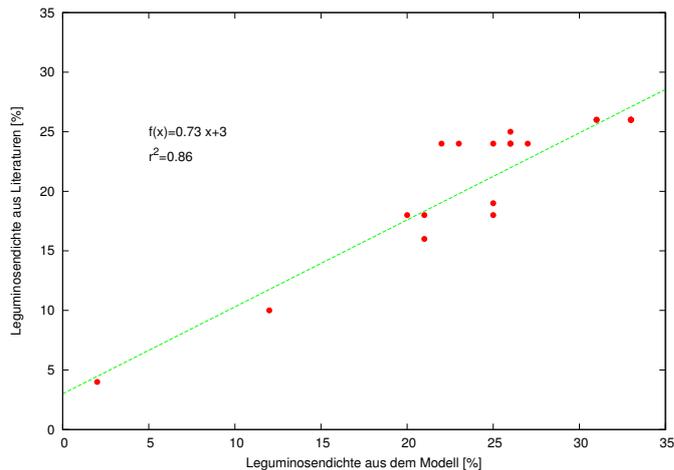


Abb. 5.18: Vergleich der 30 Validierungsdaten für die Leguminosendichte aus Tabelle 5.9 mit der mittels Gleichung (5.6) aus der mittleren Jahressumme der Niederschläge für diese Orte berechneten Leguminosendichte. Die Steigung der Vergleichsgeraden von 0.73 liegt nur wenig unter dem Idealwert von 1.0.

5.2.4 Ergebnisse zum Zusammenhang der Leguminosendichte mit Bodendaten

Zur Untersuchung eines eventuellen Zusammenhangs zwischen der Leguminosendichte und Eigenschaften des jeweiligen Bodens am Standort wurden die in Abschnitt 4.2.1.3 auf Seite 43 aufgeführten Bodeneigenschaften herangezogen.

Die entsprechenden Werte für die Böden an den für die Konstruktion des Modells verfügbaren Leguminosenstandorten sind in der Tabelle 5.11 zu finden. Diese Werte entstammen Publikationen von Batjes (1995 und 2002) [11, 12]. Die Zuordnung zu den Leguminosenstandorten erfolgte, wie schon in Abschnitt 4.2.1.3 beschrieben, über die Bodenklassen der FAO-UNESCO [61] auf Ebene des Halbgradgitters. Für die Eigenschaften AWC, TOT-N, Bulk und Pore (vgl. Abschnitt 4.2.1.3 auf Seite 43) wurden jeweils Werte für eine einzige Bodenschicht (0–100 cm) erhalten. Für die Eigenschaften pH, OC, CEC, CMK und die ESP wurden Werte für zwei unterschiedliche Bodenschichten erhalten (0–30 cm und 30–100 cm).

In den 42 Gitterelementen mit zugeordneten Leguminosendichten sind 13 der insgesamt 36 Bodenklassen der Weltbodenkarte [61] vertreten. Am häufigsten kommt die Bodenklasse Acrisols vor (28 Gitterelemente).

Die Ergebnisse der Untersuchungen zum Zusammenhang der Leguminosendichte mit einzelnen Bodeneigenschaften werden in den folgenden Abschnitten 5.2.4.1 bis 5.2.4.9 vorgestellt

5 Ergebnisse

Tab. 5.11: Bodenwerte nach Batjes (1995, 2002) der 70 Leguminosenstandorte, die für die Konstruktion des GDL Modells verwendet wurden. Oberboden bedeutet hier die Schicht 0–30 cm, Unterboden entsprechend 30–100 cm. Die Symbole im Tabellenkopf bedeuten: Land: Das Land, in dem sich die Leguminosenstandorte befinden. Die Abkürzungen der Ländernamen nach ISO Standard 639.

Typ.: Bodentypen nach FAO-UNESCO (1974).

L_c : Dichte der Leguminosen am jeweiligen Standort (%).

a: Mittlerer Boden pH im Oberboden (in Wasser gemessen) pH_T .

b: Mittlerer Boden pH im Unterboden (in Wasser gemessen) pH_S .

c: Mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff im Oberboden (OC_T) (%).

d: Mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff im Unterboden (OC_S) (%).

e: Mittlere Kationen–Austauschkapazität im Oberboden (CEC_T) ($cmolc \cdot kg^{-1}$).

f: Mittlere Kationen–Austauschkapazität im Unterboden (CEC_S) ($cmolc \cdot kg^{-1}$).

g: Mittlerer austauschbarer Gehalt an Ca^{2+} , Mg^{2+} , und K^+ im Oberboden (CMK_T) ($cmolc \cdot kg^{-1}$).

h: Mittlerer austauschbarer Gehalt an Ca^{2+} , Mg^{2+} , und K^+ im Unterboden (CMK_S) ($cmolc \cdot kg^{-1}$).

i: Mittlerer austauschbarer Natriumgehalt im Oberboden (ESP_T) (%).

j: Mittlerer austauschbarer Natriumgehalt im Unterboden (ESP_S) (%).

k: Mittlere Lagerungsdichte des Bodens bis 100 cm Tiefe (Bulk) ($g \cdot cm^{-3}$).

l: Mittleres Porenvolumen des Bodens bis 100 cm Tiefe (Pore) (%).

m: Verfügbare Wasserkapazität bis 100 cm Tiefe (AWC) (mm).

n: Mittlerer Gesamtstickstoff des Bodens bis 100 cm (TOT-N) (%).

Land	Typ.	L_c	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n
Indonesien (28)	OD	2	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	AO	2	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4
	FO	3	5.0	5.2	1.1	0.4	8.9	4.7	1.2	0.5	0.0	0.0	1.4	47	0.1	13.6
	FO	3	5.0	5.2	1.1	0.4	8.9	4.7	1.2	0.5	0.0	0.0	1.4	47	0.1	13.6
	FH	2	4.9	5.1	2.3	1.0	9.6	6.7	1.5	1.1	1.0	1.0	1.2	54	0.1	11.7
	FX	2	4.5	4.8	1.0	0.3	5.9	3.6	0.5	0.3	0.0	0.0	1.3	52	0.1	11.7
	LO	2	6.3	6.7	0.6	0.3	11.5	13.0	10.1	12.0	1.0	1.0	1.6	42	0.1	11.1
	LO	2	6.3	6.7	0.6	0.3	11.5	13.0	10.1	12.0	1.0	1.0	1.6	42	0.1	11.1
	JE	2	7.0	7.5	0.8	0.4	16.8	17.2	11.3	15.0	2.0	2.0	1.4	46	0.1	17.5
	JD	2	4.8	5.0	1.6	0.4	11.9	6.8	3.7	3.5	1.0	2.0	1.4	49	0.1	14.5
	OD	2	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	OD	2	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	OD	2	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	OD	2	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	JD	2	4.8	5.0	1.6	0.4	11.9	6.8	3.7	3.5	1.0	2.0	1.4	49	0.1	14.5
	AO	2	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4
	AO	2	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4
	FO	3	5.0	5.2	1.1	0.4	8.9	4.7	1.2	0.5	0.0	0.0	1.4	47	0.1	13.6
	AO	2	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4
	AO	3	5.0	4.9	0.8	0.3	6.4	5.4	1.6	1.0	1.0	1.0	1.4	46	0.1	10.8

...

5 Ergebnisse

Tab.5.11...

Land	Typ.	L _c	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n
	AO	2	5.0	4.9	0.8	0.3	6.4	5.4	1.6	1.0	1.0	1.0	1.4	46	0.1	10.8
	FO	3	5.0	5.2	1.1	0.4	8.9	4.7	1.2	0.5	0.0	0.0	1.4	47	0.1	13.6
	AO	1	5.0	4.9	0.8	0.3	6.4	5.4	1.6	1.0	1.0	1.0	1.4	46	0.1	10.8
	OD	2	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	AO	2	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4
	AO	2	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4
	OD	2	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	AO	2	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4
Indien (15)	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.7	4.8	1.0	0.3	6.2	5.1	1.3	0.7	1.0	0.0	1.5	42	0.1	12.3
	AP	1	4.9	5.0	0.9	0.3	7.9	8.6	1.7	1.3	1.0	1.0	1.4	46	0.1	9.2
	AP	1	4.9	5.0	0.9	0.3	7.9	8.6	1.7	1.3	1.0	1.0	1.4	46	0.1	9.2
	AP	1	4.9	5.0	0.9	0.3	7.9	8.6	1.7	1.3	1.0	1.0	1.4	46	0.1	9.2
Türkei (4)	BE	14	7.4	7.7	1.3	0.5	19.6	31.0	19.9	33.7	1.0	3.0	1.8	32	0.1	-1.0
	BE	14	7.4	7.7	1.3	0.5	19.6	31.0	19.9	33.7	1.0	3.0	1.8	32	0.1	-1.0
	BE	14	7.4	7.7	1.3	0.5	19.6	31.0	19.9	33.7	1.0	3.0	1.8	32	0.1	-1.0
	BE	12	6.7	6.9	0.9	0.3	18.6	18.2	14.9	12.1	1.0	2.0	1.4	45	0.1	14.6
G. Britannien (2)	E	10	6.4	6.5	0.7	0.4	13.0	14.9	10.3	14.4	1.0	1.0	1.5	42	0.1	11.1
	LC	12	6.4	6.5	0.7	0.4	13.0	14.9	10.3	14.4	1.0	1.0	1.5	42	0.1	11.1
Deutschland (1)	BD	32	7.6	8.1	2.0	0.6	35.9	14.7	33.8	46.8	1.0	6.0	1.3	49	0.2	22.7
Griechenland (1)	LO	14	6.3	6.7	0.6	0.3	11.5	13.0	10.1	12.0	1.0	1.0	1.6	42	0.1	11.1
Irland (1)	LO	28	4.2	5.0	6.7	1.3	25.8	7.7	0.4	0.1	1.0	0.0	1.3	52	0.2	18.7
Italien (1)	BE	13	6.7	6.9	0.9	0.3	18.6	18.2	14.9	12.1	1.0	2.0	1.4	45	0.1	14.6
Portugal (1)	PO	16	4.3	5.0	3.1	0.6	20.6	8.8	0.7	0.3	0.0	0.0	1.3	50	0.2	28.0
Schweden (1)	PO	28	4.3	5.0	3.1	0.6	20.6	8.8	0.7	0.3	0.0	0.0	1.3	50	0.2	28.0
Schweiz (1)	LO	44	6.3	6.7	0.6	0.3	11.5	13.0	10.1	12.0	1.0	1.0	1.6	42	0.1	11.1
China (4)	OD	3	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	OD	3	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	OD	3	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
	OD	3	4.5	4.5	35.0	37.4	75.5	84.4	22.1	27.8	1.0	1.0	0.3	88	480	0.01
USA (4)	AF	25	4.5	4.8	1.0	0.3	5.9	3.6	0.5	0.3	0.0	0.0	1.3	52	0.1	11.7
	AO	15	6.4	6.5	0.7	0.4	13.0	14.9	10.3	14.4	1.0	1.0	1.5	42	0.1	11.1
	HL	25	6.4	6.7	1.8	0.5	24.2	23.2	20.9	21.4	1.0	1.0	1.4	46	0.1	20.1

...

5 Ergebnisse

Tab.5.11...

Land	Typ.	L _c	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n
Australien (3)	LO	3	6.4	6.7	1.8	0.5	24.2	23.2	20.9	21.4	1.0	1.0	1.4	46	0.1	20.1
	XK	15	7.9	8.3	0.7	0.3	12.5	9.7	44.3	49.2	3.0	23.0	1.4	46	0.1	0.0
	FR	31	5.5	5.5	1.2	0.4	9.1	6.0	2.9	2.2	1.0	1.0	1.2	53	0.1	9.6
	WS	31	6.4	7.8	0.5	0.3	6.6	12.8	5.3	11.7	7.0	15.0	1.7	35	0.1	11.3
F. Guyana (1)	ND	19	4.9	5.0	0.9	0.3	7.9	8.6	1.7	1.3	1.0	1.0	1.4	46	0.1	9.2
Venezuela (1)	GM	32	6.6	7.2	2.2	0.4	33.5	21.4	26.8	18.3	1.0	2.0	1.4	46	0.1	14.8
Thailand (1)	AO	26	4.9	5.0	0.8	0.3	7.5	8.0	1.5	1.4	1.0	1.0	1.4	48	0.1	10.4

5.2.4.1 AWC (verfügbare Wasserkapazität)

Die Datenverteilung in Abbildung 5.19–a zeigt, dass keine Korrelationen zwischen der verfügbaren Wasserkapazität und der Leguminosendichte angenommen werden kann. Dies wird bestätigt durch das auf die entsprechende lineare Funktion bezogene Bestimmungsmaß, das bei fünf Prozent liegt.

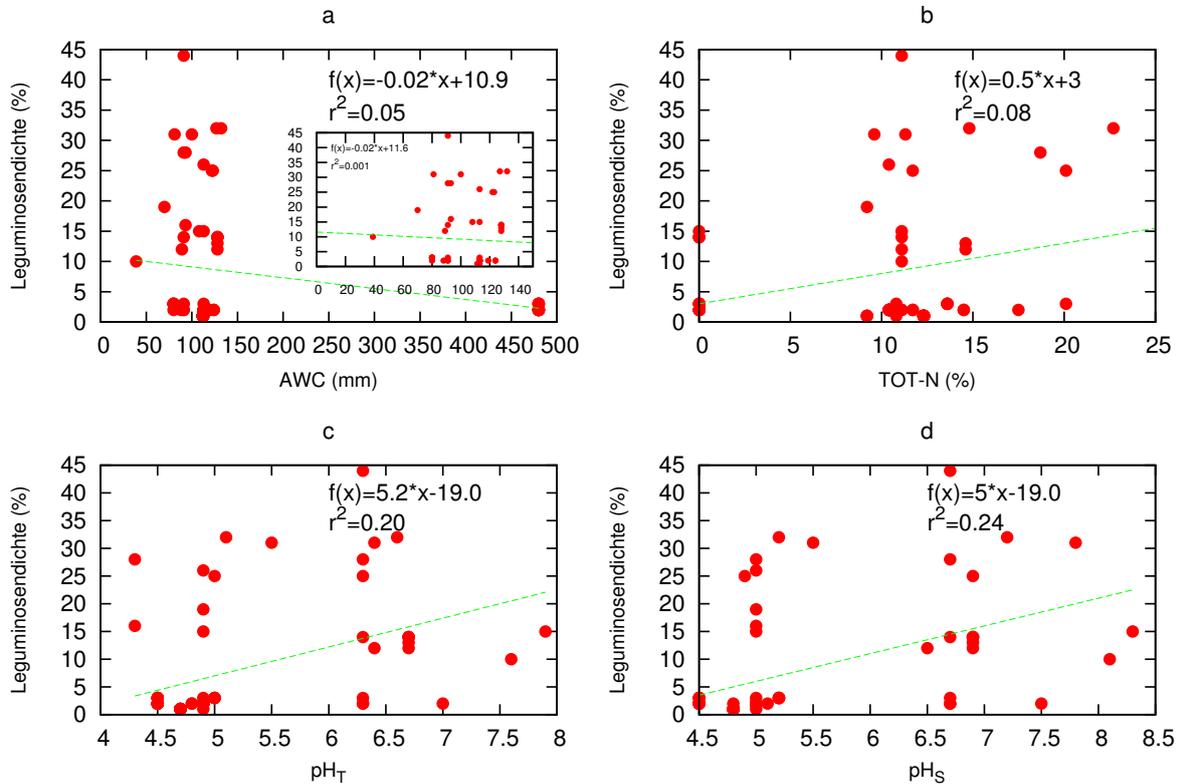


Abb. 5.19: Leguminosendichte aufgetragen gegen vier Eigenschaften der jeweiligen Böden am Standort: (a) Verfügbare Wasserkapazität bis 100 cm Tiefe; (b) Gesamtstickstoff bis 100 cm Tiefe; (c) Boden-pH 0–30 cm Tiefe (pH_T); (d) Boden-pH 30–100 cm Tiefe (pH_S). Es sind jeweils lineare Funktionen und die darauf bezogenen Bestimmungsmaße r^2 angegeben. Die kleine Abbildung in Teilbild (a) verwendet zusätzlich eine alternative Funktion, die die sehr hohen Werte von AWC nicht berücksichtigt.

Zu berücksichtigen ist dabei, dass die verfügbare Wasserkapazität an elf Standorten extrem von den anderen Werten abweicht. Für diese elf Standorte ist die Bodenklasse Histosols ausgewiesen.

5.2.4.2 TOT-N (mittlerer Gesamtstickstoff des Bodens)

Abbildung 5.19–b zeigt den Vergleich der Leguminosendichte mit dem mittleren Gesamtstickstoffgehalt des jeweiligen Bodens. Das Bestimmungsmaß zwischen den TOT-N und den Leguminosendichten liegt für die verwendete lineare Funktion bei ca. acht Prozent. Die TOT-N

Werte der Standorte zeigen eine Häufung zwischen neun und 20 Prozent. Die Leguminosendichte in diesem Bereich liegt zwischen einem und 44 Prozent.

5.2.4.3 pH (mittlerer Boden pH-Wert für zwei Tiefen)

Teilabbildungen 5.19–c und 5.19–d zeigen die Ergebnisse für die Korrelationen zwischen dem pH-Wert in einer Tiefe von 0–30 cm (Oberschicht) bzw. 30–100 cm (Unterschicht) des Bodens und der Leguminosendichte. Das Bestimmungsmaß liegt bei ca. 20 Prozent (Oberschicht pH_T) und ca. 24 Prozent in der Unterschicht (pH_U). Aufgrund der niedrigen Werte der Bestimmungsmaße kann nur von einer sehr schwachen Korrelation gesprochen werden.

5.2.4.4 OC (mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff des Bodens)

Die Abbildungen 5.20–a und 5.20–b zeigen den Zusammenhang zwischen dem mittleren organisch gebundenen Kohlenstoffgehalt des Bodens (OC) und der Leguminosendichte (Bulk), jeweils für zwei unterschiedlich tief liegende Bodenschichten.

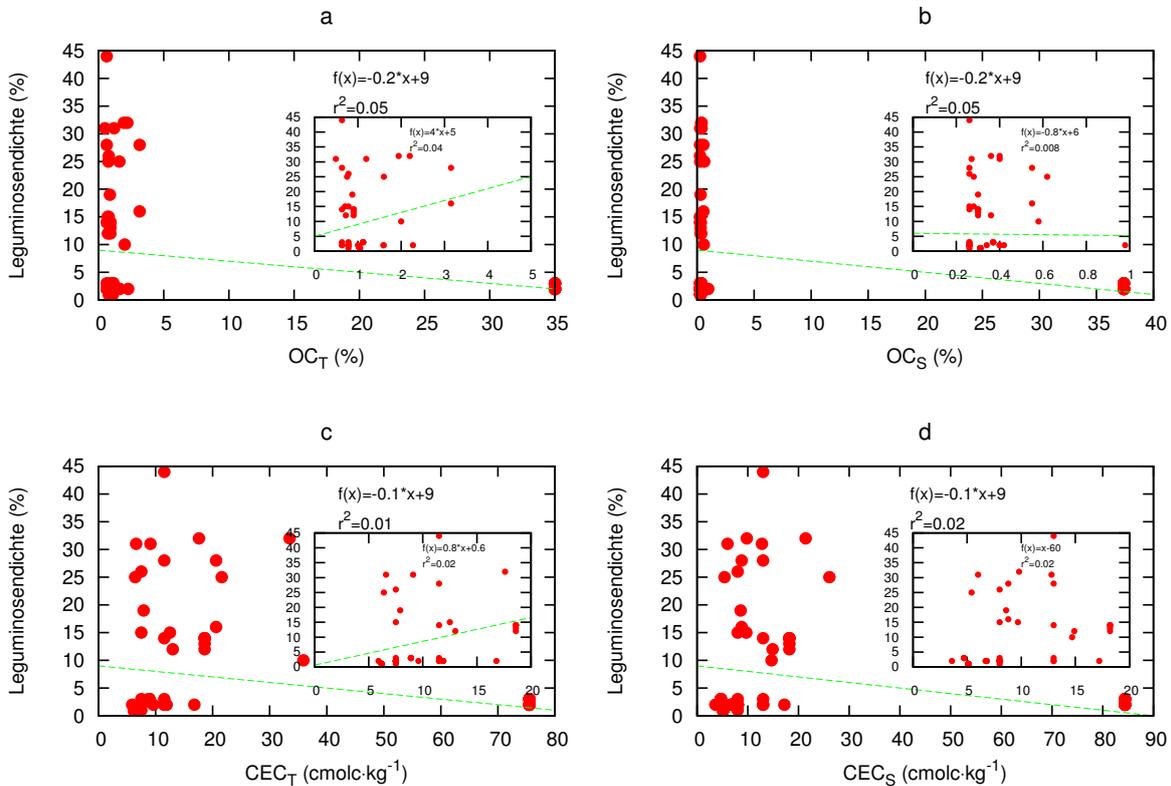


Abb. 5.20: Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und den Bodeneigenschaften Mittlerer organisch gebundener Kohlenstoff (OC) sowie mittlere Kationenaustauschkapazität (CEC), jeweils für die Bodenschicht 0–30 cm (Subskript T) bzw. 30–100 cm (Subskript S). In den kleinen Bildern wird der Zusammenhang jeweils ohne die stark abweichenden hohen Werte (Histosols) dargestellt.

5 Ergebnisse

Das Bestimmungsmaß liegt bei fünf Prozent für beide Bodenschichten. Die elf Werte für den OC Gehalt der Bodenklasse Histosols weichen sehr stark von den anderen Werten ab. Wenn man die elf Standorte mit hohem OC Gehalt außer Betracht lässt, liegt das Bestimmungsmaß bei vier Prozent statt fünf Prozent in der oberen sowie bei acht Prozent statt fünf Prozent in der unteren Schicht des Bodens. Durch die niedrigen Bestimmungsmaße kann man für beide Schichten von keiner Korrelation zwischen dem OC Gehalt des Bodens und der Leguminosendichte sprechen.

5.2.4.5 CEC (mittlere Kationenaustauschkapazität des Bodens)

Die Teilabbildungen 5.20–c und 5.20–d zeigen die mittlere Kationen-Austauschkapazität des Bodens (CEC) gegen die Leguminosendichte in zwei Bodenschichten. Die Korrelationsanalyse zeigt, dass das Bestimmungsmaß in der oberen Bodenschicht bei einem Prozent liegt. In der unteren Schicht des Bodens ist die Korrelation ähnlich gering, nämlich zwei Prozent. Ohne die abweichenden Werte der Histosols liegt das Bestimmungsmaß bei zwei Prozent in beiden Bodenschichten. Es lässt sich also kein Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Kationenaustauschkapazität belegen.

5.2.4.6 CMK (mittlerer austauschbarer Gehalt an Ca^{2+} , Mg^{2+} , und K^+)

Die Ergebnisse der Korrelationen zwischen dem mittleren austauschbaren Gehalt an den drei Pflanzennährstoffen Ca^{2+} , Mg^{2+} und K^+ und den Leguminosendichten wurden in den Abbildungen 5.21–a und 5.21–b dargestellt. Zu sehen ist, dass das Bestimmungsmaß bei etwa einem Prozent für die Korrelationsanalyse in beiden Bodenschichten liegt. Es besteht also wahrscheinlich zwischen der Leguminosendichte und dem CMK kein Zusammenhang.

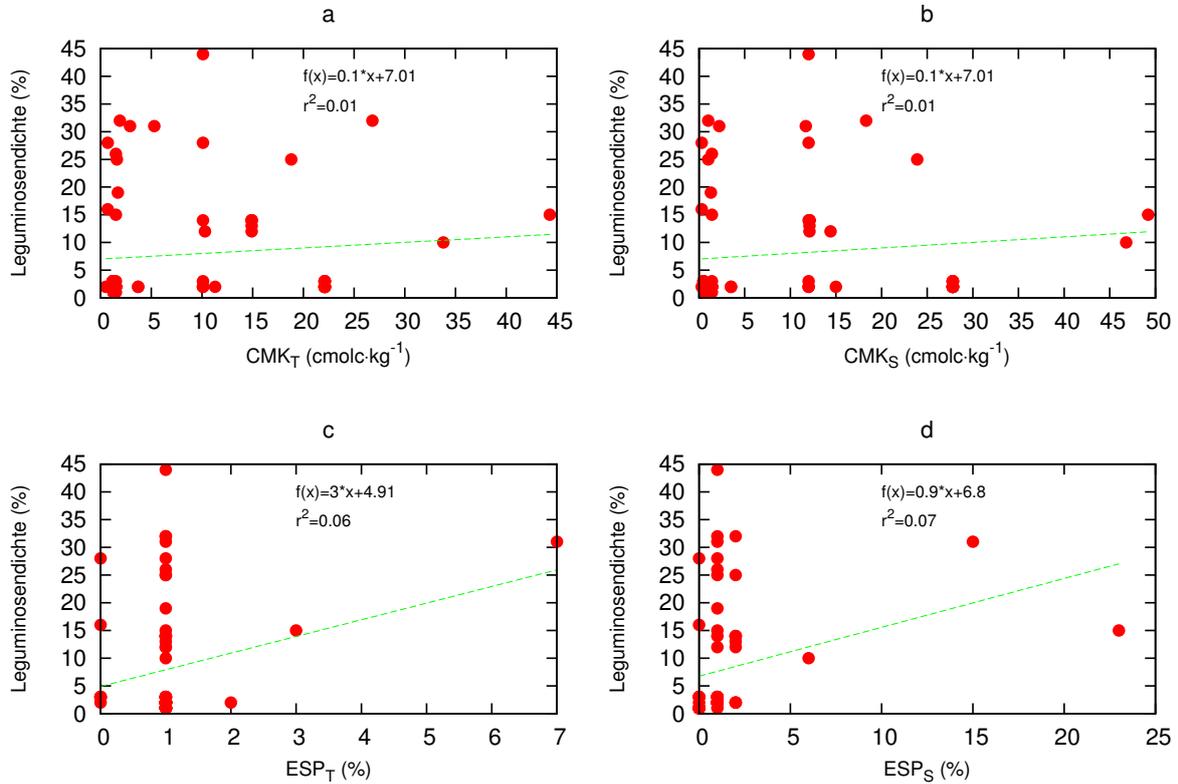


Abb. 5.21: Hier sind die Ergebnisse für die Bodeneigenschaft mittlerer austauschbarer Gehalt an den Ionen Ca^{2+} , Mg^{2+} und K^+ (CMK) für die Bodenschicht 0–30 cm (Subskript T) sowie 30–100 cm (Subskript S) gegen die Leguminosendichte aufgetragen (a, b). In den Teilabbildungen c und d der mittlere austauschbare Natriumgehalt. Bestimmungsmaß r^2 und die benutzte lineare Funktion sind in die Grafiken eingetragen.

5.2.4.7 ESP (mittlerer austauschbarer Natriumgehalt)

In den Abbildungen 5.21–c und 5.21–d wurden die Werte des mittleren austauschbaren Natriumgehalts (ESP) gegen die Leguminosendichte eingetragen. Ein für Modelle verwertbarer Zusammenhang konnte auch hier nicht gefunden werden.

5.2.4.8 Bulk (mittlere Lagerungsdichte des Bodens)

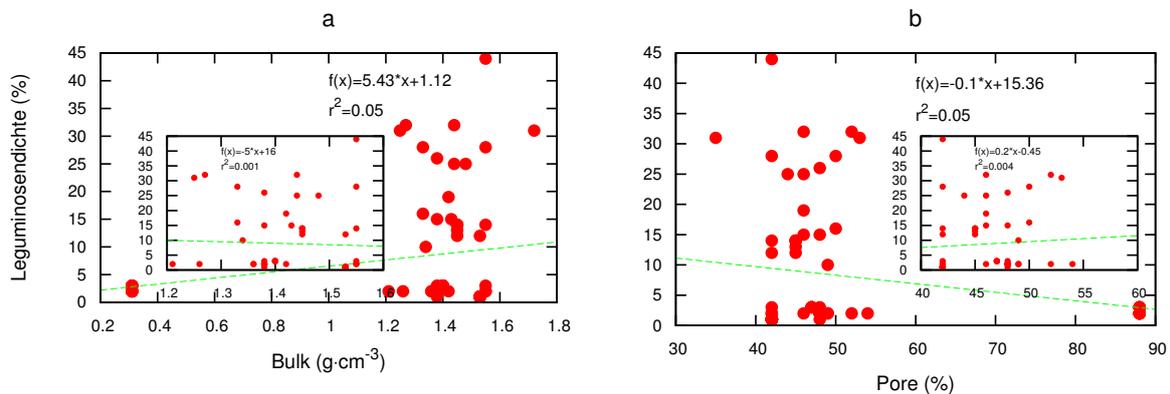


Abb. 5.22: Hier ist die Leguminosendichte gegen die beiden Bodeneigenschaften mittlere Lagerungsdichte (Bulk Density, Bulk, a) und mittleres Porenvolumen (Pore, b) aufgetragen. Für die kleinen eingesetzten Grafiken wurden die jeweils extremen Datenwerte für die Analyse weggelassen.

In Abbildung 5.22–a wurden die Werte der mittleren Lagerungsdichte (Bulk) gegen die Leguminosendichte aufgetragen. Die Korrelationsanalyse zeigt ein Bestimmungsmaß von fünf Prozent. Die meisten Werte der mittleren Lagerungsdichte finden sich in einem Bereich von 1.2 g·cm⁻³ bis 1.6 g·cm⁻³. In diesem Bereich streut die Leguminosendichte sehr stark. Lässt man die niedrigen Werte von Bulk weg, benutzt für die Analyse also nur die Gruppe im Bereich zwischen 1.2 und 1.6 g·cm⁻³, so sinkt das Bestimmungsmaß weit unter eine Prozent. Es gibt offenbar keinen Zusammenhang zwischen der Größe Bulk und der Leguminosendichte.

5.2.4.9 Pore (Mittleres Porenvolumen des Bodens)

Abbildung 5.22–b stellt die Ergebnisse der Korrelationsanalyse zwischen dem Porenvolumen des Bodens und der Leguminosendichte dar. Es ist zu sehen, dass das Bestimmungsmaß hier bei fünf Prozent liegt. Die meisten Standorte haben ein Porenvolumen zwischen 40 Prozent und 55 Prozent. Wenn man die Korrelationsanalyse nur für diesen Bereich macht, ist zu erkennen, dass das Bestimmungsmaß dann weit unter einem Prozent liegt. Die Korrelationsanalyse hat hier wieder gezeigt, dass es keinen Zusammenhang zwischen dem Porenvolumen und der Leguminosendichte zu geben scheint.

5.2.4.10 Vergleich der Bodendaten mit Residuals aus dem klimagetriebenen GDL

Da durch direkten Vergleich der Leguminosendichten mit Bodendaten kein deutlicher Zusammenhang gefunden werden konnte, wurde die Analyse zusätzlich mit den Abweichungen der gemessenen Dichtedaten (Residuals) von den mittels Gleichung (5.6) berechneten Werten durchgeführt. Die Residuals wurden zu diesem Zweck zunächst berechnet nach der Gleichung:

$$RS = \frac{LD \text{ gemessen}}{LD \text{ berechnet nach Gleichung (5.6)}} \quad (5.7)$$

In Gleichung (5.7) bedeuten: *RS* relative Abweichung des Messwerts vom Vorhersagewert (Residual), *LD* Leguminosendichte in Prozent.

In Abbildung 5.23 sind die Ergebnisse für die Bodenparameter gegen diese so berechneten Residuals aufgetragen. In keinem Fall ergibt sich ein deutlicher Zusammenhang. Im schließlich verwendeten Modell werden Bodeneigenschaften daher nicht mehr berücksichtigt.

5 Ergebnisse

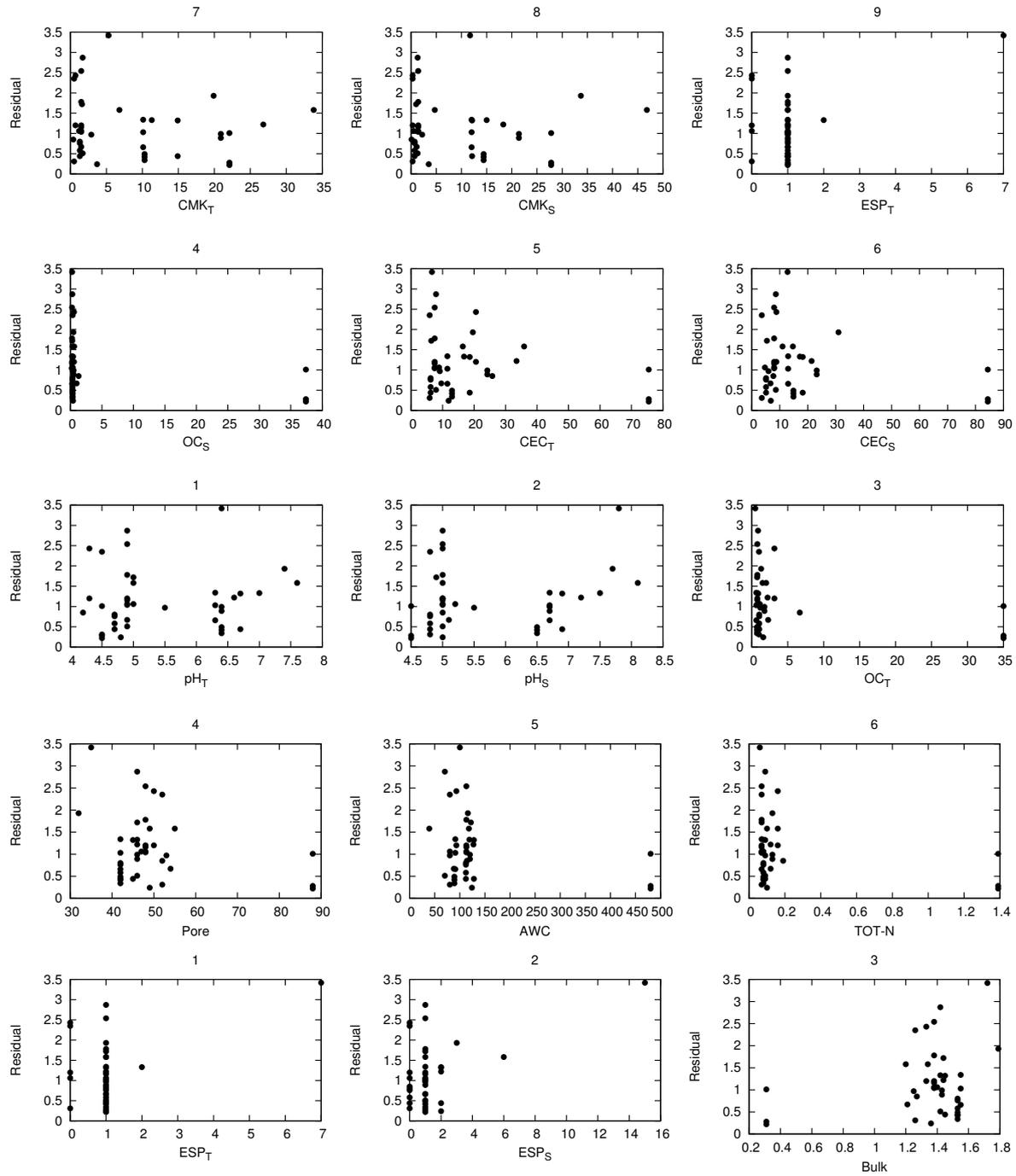


Abb. 5.23: Vergleich der Abweichungen (Residuals) der gemessenen Dichtedaten (Tabelle 5.7 auf Seite 72) von den berechneten (Gleichung (5.6)) mit den Bodeneigenschaften (vgl. Abschnitt 4.2.1.3 auf Seite 43).

5.2.4.11 Ergebnis der Korrelationsanalysen in Gesamtansicht

Die Korrelationsanalysen wurden zwischen sechs Klimaparametern und der Leguminosendichte durchgeführt. Es hat sich gezeigt, dass die Leguminosendichte von der Temperatur oder der Anzahl der Trockenmonate nicht abzuhängen scheint. Die Bestimmungsmaße liegen hier unter 30 Prozent.

Jedoch wurde festgestellt, dass die Leguminosendichte durch die Niederschläge beeinflusst werden kann. Hier wurden zwei Niederschlagsparameter näher betrachtet. Der erste ist die mittlere Jahressumme der Niederschläge und der zweite die mittlere Niederschlagsmenge des feuchtesten Monats. Die Korrelationsanalyse wurde hier sowohl linear als auch nicht-linear durchgeführt. Bei der linearen Korrelationsanalyse wurde kein Zusammenhang zwischen den beiden Niederschlagsparametern und der Leguminosendichte gefunden. Jedoch hat die nicht-lineare Korrelationsanalyse einen Zusammenhang zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Jahressumme der Niederschläge sowie zwischen der Leguminosendichte und der mittleren Niederschlagsmenge des feuchtesten Monats nahegelegt. Die Bestimmungsmaße durch nichtlineare Korrelationsanalyse liegen bei 50 Prozent, 51 Prozent und 53 Prozent (siehe Abbildungen 5.14 und 5.15). Die Funktionen der Korrelationsanalyse wurden hier bestimmt (siehe Funktionen (5.4), (5.5) und (5.6)).

Die Überprüfung der Ergebnisse der drei Modelle hat schließlich gezeigt, dass nur das Dritte (Gleichung (5.6)) in der Lage ist, die zum Vergleich herangezogenen unabhängigen Validierungsdaten mit einiger Genauigkeit zu reproduzieren.

Die nächsten Korrelationsanalysen wurden zwischen den neun Bodenparametern und der Leguminosendichte bzw. den Abweichungen der Leguminosendichte von den Modellergebnissen (Residuals) durchgeführt. Sie haben gezeigt, dass die Leguminosendichte von den in dieser Arbeit behandelten neun Bodeneigenschaften nicht abhängig zu sein scheint.

5.2.5 Globale Anwendung des GDL Modells

Für eine globale Anwendung des GDL Modells wurde alleine Gleichung (5.6) von Seite 81 herangezogen, da sie aufgrund der bisherigen Ergebnisse hinreichend zuverlässige Ergebnisse zu ermöglichen scheint. Die Bodenparameter wurden nicht weiter berücksichtigt. Die Leguminosendichte wurde also aus der mittleren Jahressumme der Niederschläge vorhergesagt.

5 Ergebnisse

Die als Ergebnis erhaltene Weltkarte der Leguminosendichten ist in Abbildung 5.24 zu sehen. Die Spanne der Werte für die Leguminosendichte reicht in dieser Karte von 0 Prozent bis über 30 Prozent, wobei die Wertegruppen 5.23 relativ gleichmäßig verteilt sind. Hohe Werte finden sich, wie nach der Gleichung (5.6) zu erwarten, in den mittleren Niederschlagsbereichen zwischen 1 000 und 1 500 mm Jahresniederschlag, die vor allem in den halbtrockenen Tropen und Subtropen auftreten. Interessant ist auch die hohe Leguminosendichte, die für den Osten Nordamerikas vorhergesagt wird. Die niedrigsten Werte finden sich nach diesem Modell in den Wüstengebieten der Erde und in den subpolaren und polaren Zonen. Eine Überprüfung dieser Ergebnisse des Modells ist auf globaler Ebene derzeit nicht möglich, da entsprechende Vergleichsdaten fehlen.

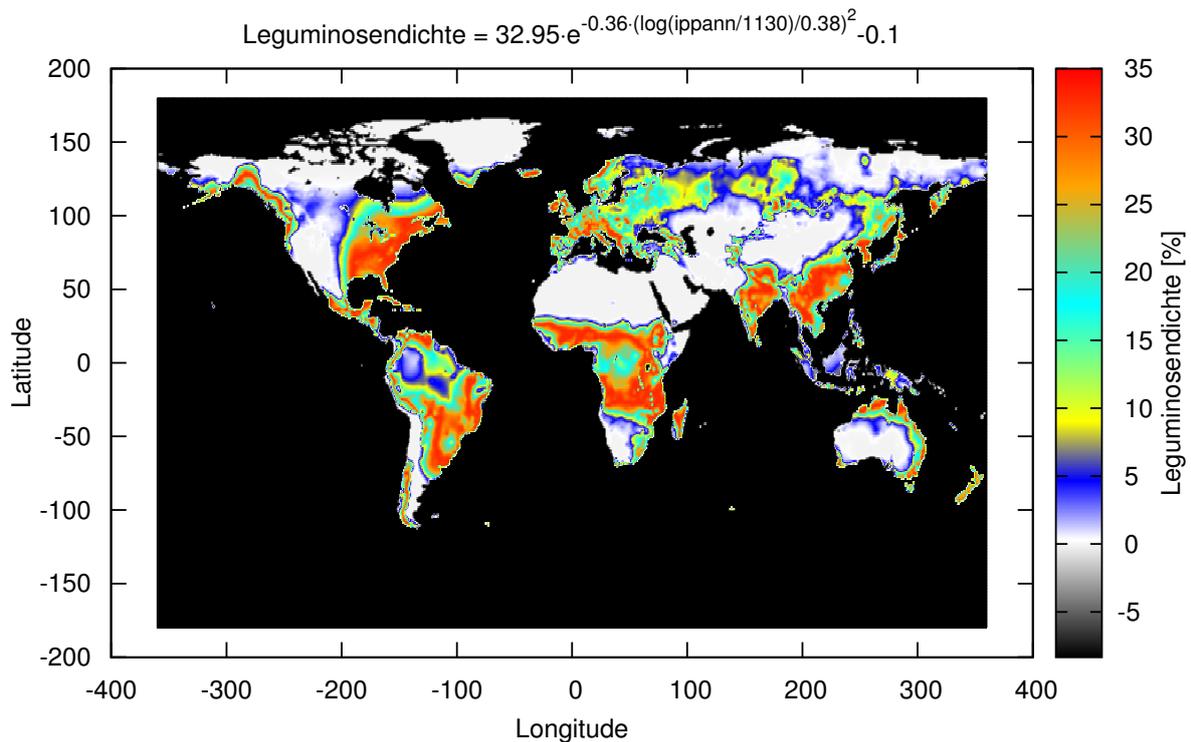


Abb. 5.24: Weltkarte der Leguminosendichte für ein 0.5 Grad Gitter auf der Basis der mittleren Jahressumme der Niederschläge. Als GDL Modell wurde Gleichung (5.6), siehe Seite 81, benutzt.

6 Diskussion

6.1 Alnus-Distribution-Modell

6.1.1 Modellgrundlagen

Die Pflanzendatenbank “The International Plant Names Index” publiziert 384 Erlenarten, Unterarten und Varianten für die Gattung [110]. Die USDA Pflanzendatenbank weist 48 Erlenarten und Unterarten aus. Um bei der recht unterschiedlichen und in vielen Gebieten unzureichenden Dokumentation der Erlenverbreitung eine halbwegs ausreichende globale Abdeckung zu erhalten wurden die neuen Untersuchungen von Chen und Li [30] herangezogen. Diese beiden Autoren berücksichtigen neue Untersuchungen zu den genetischen Eigenschaften und kommen damit auf eine Zahl von 34 Arten.

Für die Modellierung der Erlenverbreitung wurden die mittlere Jahrestemperatur und die mittlere Jahressumme der Niederschläge als Basisparameter ausgewählt, denn das Vorkommen von Pflanzen an einem Standort ist in erster Linie Klima abhängig [138, 173].

Vegetationsmodelle wie LPJ-GUESS (Lund–Potsdam–Jena General Ecosystem Simulator) [209], BIOME-BGC (BioGeochemical Cycles) [252] und andere benutzen für die Vorhersage der Verbreitung von funktionalen Pflanzentypen unter anderem die Wärmesumme GDD5 (Growing Degree Days, basiert auf 5°C). Andere Modelle wie NCIM (Nitrogen Carbon Interaction Model) [55], HRBM (High Resolution Biosphere Model) [54] und EMEP (European Monitoring and Evaluation Programme) [59] verwenden dagegen eine fest vorgegebene Verbreitung der Vegetation aus Vegetationsdatenbanken für die pflanzen-abhängigen Prozesse. Der Nachteil bei der Verwendung der GDD5 liegt darin, dass die Vegetationsdynamik nur von der mittleren Tagestemperatur abhängig ist und nicht auch von den Niederschlägen.

Neben dem Klima ist der Boden eine wichtige Einflussgröße für die Verbreitung von Pflanzen. Zur Zeit ist kein Modell bekannt, das das Vorkommen von Pflanzen oder Pflanzengruppen wie funktionale Typen mithilfe von Bodentypen bestimmt. Dabei ist jedoch der Einfluss der Bodentypen auf die Verbreitung bzw. auf das Vorkommen der Pflanzen in regionalen Gebieten gut dokumentiert [248, 68, 112, 212, 131]. Für die Modellierung der potentiellen Verbreitung der Erlen auf Globalebene wurden die Bodenklassen und Unterklassen aus der Digitalisierung der Weltbodenkarte verwendet. Diese ist die am häufigsten verwendete Bodentypendatenbank bei der Modellierung der bodenabhängigen Prozesse.

Dem Einbeziehen der Vegetation als weiteren Prädiktor in das Modell lag die folgende Überlegung zugrunde: Das Vorkommen einer Vegetationsform ist nicht alleine von Klima und Boden abhängig, sondern die vorkommenden Pflanzen beeinflussen sich auch gegenseitig. Daher kann nicht jede Pflanzenart in irgendeiner beliebigen Pflanzengesellschaft vorkommen [259]. Die Erweiterung des klimabasierten Alnus-Distribution-Modells durch die Vegetationsgrup-

pen nach Schmithüsen (1976), dem zur Zeit umfassendsten Inventar von Vegetationseinheiten, das weltweit verfügbar ist, ermöglicht dem Modell den Einfluss der potentiellen natürlichen Vegetationseinheiten auf das Vorkommen der Erlen in einem Gebiet zu berücksichtigen.

6.1.2 Ergebnisse und Validierung

Die Validierung der Ergebnisse des Alnus-Distribution-Modells wurde durchgeführt, indem die Ergebnisse einer jeden Stufe der Modellentwicklung mit Beobachtungsdaten verglichen wurden. Unter Beobachtungsdaten wird hier der Inhalt der für die Validierung verwendeten GBIF Datenbank [70] verstanden. Diese Datenbank befindet sich in einer fortlaufenden Entwicklung und weist noch viele Schwächen auf. Zwar bemühen sich die Herausgeber und Entwickler der GBIF Datenbank, für jede Pflanzenart auf der Welt die Verbreitung zu dokumentieren. Jedoch enthält die Verbreitungsdatenbank nicht nur wissenschaftlich fundierte Einträge, sondern auch Angaben von Wanderern oder Anwohnern, die Pflanzen möglicherweise nicht exakt bestimmen können. Nicht jeder, der Daten einträgt, besitzt dazu die biologischen bzw. botanischen Kenntnisse. Daher können die Daten in der Datenbank durchaus fehlerhaft sein, was die Qualität der Datensätze in vielen Gebieten verfälscht. Da es keine weitere globale Beobachtungsdatenbank für die Verbreitung der Erlen gibt, müssen diese Nachteile im Kauf genommen werden. Andererseits bedeutet nicht, dass in den Gebieten ohne Datensätze eine Pflanzenart überhaupt nicht vorkommt. Es ist möglich, dass die Datenbank einfach für diesen Ort keinen Datensatz enthält, obwohl die fragliche Pflanze dort verbreitet ist.

6.1.2.1 Klimagetriebenes Modell

Durch den visuellen Vergleich der Abbildungen 5.3 (Seite 56) und 5.7 (Seite 60) war gezeigt worden, dass es zwischen der globalen Verbreitungskarte nach GBIF und der modellierten Verbreitungskarte vor allem für Asien, Nordamerika, Südamerika, Afrika und Australien mit Neuseeland große Unterschiede gibt. Während das Modell eine weite Verbreitung von Erlen in diesen Gebieten zeigt, weist die GBIF Datenbank sehr wenige oder gar keine Datensätze für diese Gebiete aus.

Der Vergleich der Ergebnisse auf Länderebene gibt ähnliche Ergebnisse. Das klimabasierte Alnus-Distribution-Modell zeigt seine Stärke vor allem bei den sieben europäischen Ländern. Die Länder enthalten 93 569 der insgesamt 101 777 Datensätze und damit 91 Prozent aller Datensätze zur Erlenverbreitung (siehe Tabelle 5.6 Seite 69). Diese europäischen Länder verfügen über insgesamt 1 250 Gitterelemente des Halbgradgitters. Die Verbreitung der Erlen ist in der GBIF Datenbank in allen 1 250 Gitterelementen dokumentiert. Das Alnus-Distribution-Modell dagegen errechnet nur für 1 244 Gitterelemente eine Eignung für Erlen. Das sind sechs Gitterelemente weniger als die GBIF Datenbank angibt. Es ist möglich, dass die Erlen in diesen sechs Gitterelementen nur an Flussufern oder anderen Gewässern vorkommen. Ansonsten passen die Modellergebnisse zu den Daten der GBIF Datenbank für diese sieben europäischen Länder. In der Arbeit von Hulten & Fries (1986) werden Erlen vorkommen für ganz Europa dokumentiert. Die Verbreitung der Erlen greift dabei auf den Atlas für nordeuropäische Pflanzenarten [104] zurück.

6 Diskussion

Für die USA zeigt das Modell die Erlenverbreitung in 103 Gitterelementen mehr als die GBIF Datenbank. Jedoch sind die Unterschiede wesentlich größer, als durch diese Zahl unterstellt wird. Den größten Unterschied findet man im Südwesten der USA, wo das Modell nur wenige Gitterelemente als potentielle Verbreitungsgebiete für die Erlen nachweist (siehe Abbildung 5.9 auf Seite 64), die GBIF Datenbank jedoch in zahlreichen Gitterelementen Erlenvorkommen dokumentiert. Das klimabasierte Modell schließt diese Gitterelemente für die Erlenverbreitung aus, da ihre Klimawerte unterhalb der durch die drei für das Modell benutzten Funktionen (Gleichung (5.1), (5.2) und (5.3)) liegen, wie Abbildung 5.3 Seite 56) zeigt.

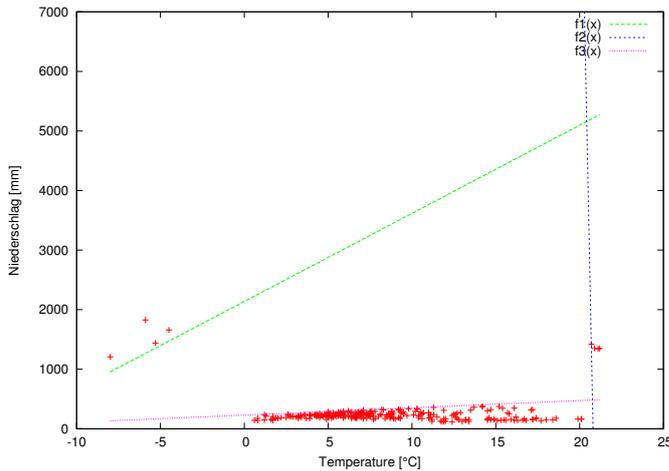


Abb. 6.1: Lage der Klimawerte derjenigen Gitterelemente in den USA, für welche die Vergleichsdatenbank GBIF Erlenvorkommen nachweist, nicht jedoch das Modell, im durch die Gleichungen (5.1), (5.2) und (5.3) definierten Klimafeld. Die meisten dieser Klimawerte liegen im trockenen Bereich außerhalb der umschriebenen Fläche.

Die Abbildung 6.1 zeigt, dass die meisten Gitterelemente unterhalb des unteren Niederschlagslimits liegen. Das Vorkommen von *Alnus* in diesen Gitterelementen ist offensichtlich durch das Vorkommen an Gewässern unterstützt, wie durch 15 willkürlich herausgenommene Beispiele belegt werden konnte (Tabelle 5.5 auf Seite 68).

Russland hat insgesamt 14 283 0.5 Grad Gitterelemente. Die GBIF Datenbank präsentiert die Verbreitung der Erlen nur auf 21 0.5 Grad Gitterelementen (siehe Tabelle 5.6). Diese 21 Gitterelemente haben 94 der gesamten 101 777 Dateneingaben für das Erlenvorkommen in der GBIF Datenbank. Wie in der GBIF Datenbank erläutert wurde, ist die Existenz der Erlen nicht in allen Staaten ausreichend dokumentiert [70].

Für Russland ist die Repräsentation von Erlenvorkommen in der GBIF Datenbank außerordentlich dünn, während das Modell eine sehr weite Verbreitung vorhersagte. Die geringe Dokumentation des Vorkommens der Erlen in GBIF kann von vielen Umständen abhängen, wie der Bedeutung bzw. Nutzbarkeit der Erlen, dem Stand der Wissenschaft und von der Wirtschaftslage der Staaten. So zeigen die Arbeit von Valery et al [232] oder die Pollendatenbank [203], dass Erlen in Russland weit verbreitet sind. Ebenso haben Sykes et al. (1996) die potentielle Verbreitung der verschiedenen Pflanzenarten wie *Alnus*, *Betula*, *Pinus* und anderen in dem von ihnen entwickelten potentiellen Verbreitungsmodell für nordeuropäische Pflanzenarten gezeigt, dass Erlen in Russland weit verbreiten sein können [219]. Leider liefern diese Quellen keine Information über die Anzahl der mit den Erlen besiedelten Standorte. Das klimabasierte *Alnus*-Distribution-Modell liefert ähnliche Ergebnisse wie diese drei Quellen für das potentielle Vorkommen der Erlen in Bezug auf die Klimadaten in Russland. Dort sagt das *Alnus*-Distribution-Modell die potentielle Verbreitung der Erlen in 10 162 von den gesamten

14 283 Gitterelementen des Landes vorher, also für ca. 71 Prozent der gesamten Gitterelemente Russlands. Bartalev et al. befassen sich mit der Bestimmung der Vegetationsabdeckung vom Eurasien in einer von ihren Arbeiten [10]. Die Arbeit zeigt, dass Russland in mehreren Gebieten vegetationsfreien Regionen hat. Das trifft die Vorhersage des Vorkommens vom klimabasierten *Alnus*-Distribution-Modell zu.

Für China gibt es eine ähnliche Diskrepanz zwischen den Nachweisen in der GBIF Datenbank und den Modellergebnissen: Die GBIF Datenbank liefert Informationen über die Verbreitung der Erlen in 16 der 3 834 Gitterelemente mit insgesamt 240 Datensätzen (siehe Tabelle 5.6). Dagegen wurde alleine für die beiden Erlenarten *A. nepalensis* D. DON und *A. nitida* (SPACH) ENDL. in zahlreichen Publikationen und Datenbanken eine weite Verbreitung in mehreren Provinzen Chinas belegt [200, 171, 106]. Die Datenbanken Agroforestree Database [171] und ICIMOD [106] bieten eine Verbreitungskarte für die Erlenart *A. nepalensis* D. DON in Süd-asien an. In diesen Verbreitungskarten ist zu sehen, dass schon die Erlenart *A. nepalensis* D. DON in weit mehr als 16 Gitterelementen vorkommt (siehe Abbildung 6.2). Leider geben beide Datenbanken aber keine Informationen über die Anzahl der Standorte, auf welchen die Erlen vorkommen. Der visuelle Vergleich zeigt, dass das *Alnus*-Distribution-Modell die potentielle Verbreitung der Erlen (Abbildung 6.2 oberes Bild) im Süden von China ähnlich abbildet. Im Norden von China passen die Modellergebnisse nicht zu den Angaben von der Agroforestree Datenbank (siehe Abbildung 6.2 unteres Bild).

Für die Türkei weist GBIF für *Alnus* nur zwei der insgesamt 332 Gitterelemente aus. Doch ist bekannt, dass die zwei Erlenarten *A. glutinosa* (BURKILL) MAKINO und *A. orientalis* DECNE an feuchten Gebieten im Norden, Westen und Süden der Türkei verbreitet sind [84]. Das Modell berechnet die Verbreitung der Erlen auf 316 Gitterelementen in diesem Land und zeigt, dass die Erlen außer an der Nordseite der Torosgebirges fast überall vorkommen können. Nur in der Mitte der Türkei in der Provinz “Ic Anadolu Bölgesi” sind die Klimabedingungen für das Vorkommen von Erlen nicht geeignet. Die beiden Erlenarten *A. glutinosa* (BURKILL) MAKINO und *A. orientalis* DECNE können in diesem Gebiet sehr bedingt nur entlang der Flüsse bzw. anderen Gewässern vorkommen.

6 Diskussion

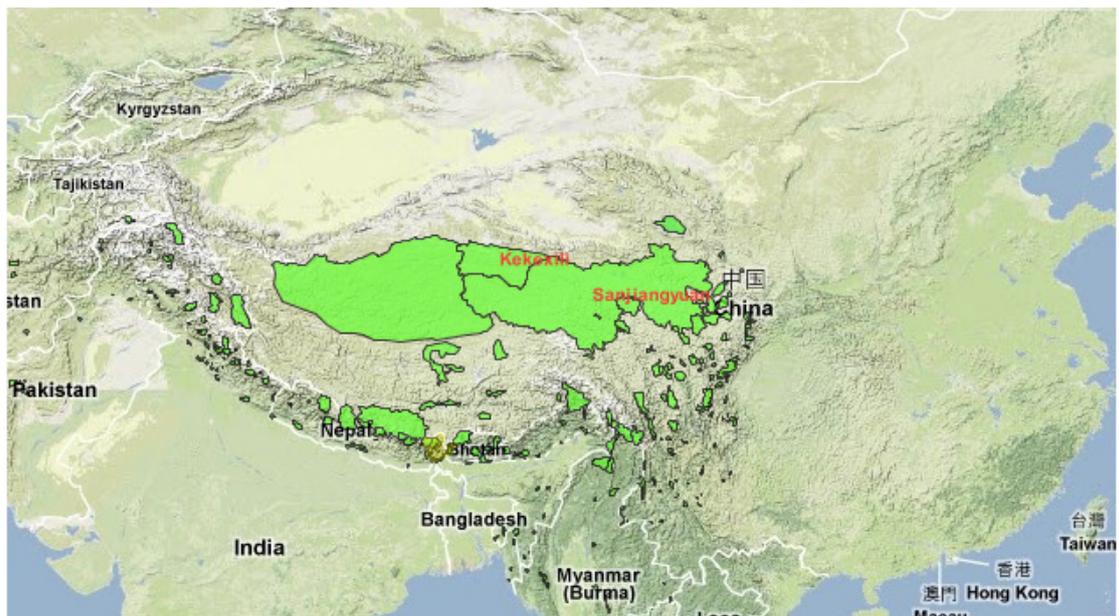


Abb. 6.2: Verbreitung der Erlenart *Alnus nepalensis* D. DON in Ost- und Südostasien nach der Agroforestree Datenbank [171] (oberes Bild) und nach der ICIMOD Datenbank [106] (unteres Bild).

6.1.2.2 Die Rolle des Bodens

In zahlreichen Publikationen wurden die Einflüsse der Bodeneigenschaften auf die Stickstofffixierung bei den Erlenarten behandelt [235, 257, 229, 97]. Da die Erlen ihren Stickstoffbedarf durch die Stickstofffixierung decken und die Stickstofffixierung bei den Erlenarten durch die Bodeneigenschaften beeinflusst wird, spielen die Bodeneigenschaften und damit die Bodentypen bzw. Bodenklassen eine wichtige Rolle bei der Verbreitung der Erlenarten [195].

Maaik (2007) sowie Constantino und Alvin (1994) schreiben, dass die Erlen auf den Bodenklassen "Humic Andosols", "Eutric Nitosols" und "Calcic Luvisols" vorkommen [36, 6]. Das Modell zeigt jedoch auf solchen Böden kein Vorkommen. Die Gründe dafür ließen sich in dieser Arbeit nicht feststellen.

In Russland wurde die Verbreitung der Erlen durch das zusätzlich bodengetriebene Alnus-Distribution-Modell in 7 531 Gitterelementen und damit 2 631 Gitterelementen weniger als mit dem nur klimagetriebenen Modell errechnet. Die eliminierten Gitterelemente haben die Bodenklasse "Eutric Podzoluvisols". Diese Bodenklasse ist in Russland, aber auch auf geringerer Fläche im Norden und Nordwesten Europas und im Norden der USA zu finden. Koptsik et al. (2001) publizierten eine Arbeit über die Einflüsse der Bodeneigenschaften auf die Biodiversität in einem borealen Waldökosystem im Norden von Russland [123]. Dort haben sie die Erlenart *A. incana* (DU ROI) SPRENG. auf einem Standort mit der Bodenunterklasse "Eutric Podzoluvisols" dokumentiert. Es wurden vier Individuen von der *A. incana* (DU ROI) SPRENG. dort gefunden bei insgesamt 267 holzigen Pflanzenindividuen. Die Erlenart *A. incana* (DU ROI) SPRENG. wird in dieser Arbeit von Koptsik et al. als eine exotische Pflanzenart für diese Region bezeichnet. Das Modell scheint also zurecht Erlen auf "Eutric Podzoluvisol" auszuschließen. Die 80 Gitterelemente, die die Einführung des Bodens für China zusätzlich ausschließt, haben die Bodenklasse "Ferralic Cambisol". Es gibt keine Literaturhinweise oder Informationen über die Verbreitung von Erlen an einem Standort mit der Bodenklasse "Ferralic Cambisol". Deswegen scheint die Annahme des Modells, dass die Erlen auf einem Standort mit dieser Bodenunterklasse nicht vorkommen, nicht unwahrscheinlich.

Durch die Einfügung der Bodenklassen in Alnus-Distribution-Modell werden sieben Gitterelemente für die Türkei eliminiert, welche die Bodenklasse "Eutric Fluvisols" haben. Dagegen zeigt Tobiasova (2011) in ihrer Arbeit, dass die Erle *A. glutinosa* (BURKILL) MAKINO in der Slowakei an einem Standort mit der Bodenklasse "Eutric Fluvisols" eine der dominanten Pflanzenarten ist [227]. Allerdings handelt es sich um eine Agroforstwirtschaftsregion und daher kann man hier das Vorkommen auf diesem Boden nicht verallgemeinern.

6.1.2.3 Die Rolle der Vegetation

Das Alnus-Distribution-Modell weist die Erlenverbreitung in Afrika bei passendem Klima in Gitterelementen mit der Vegetationsgruppe "tropical forests of higher elevation" aus. Es gibt zwar zahlreiche Veröffentlichungen über die Verbreitung der Erlen in Gebieten von Südamerika mit dieser Vegetationsgruppe [69, 247, 89, 87]. Jedoch keine für Afrika in Gebieten mit dieser Vegetationsgruppe. Wajja-Musukwe et al. schreiben, dass die Erle in Afrika genau in den Gebieten in Agroforestry-Projekten verwendet wird, wo das Alnus-Distribution-Modell die Verbreitung von Erlen ausweist. Das zeigt, dass die Klima- und Vegetationsbedingungen

für die Erlenverbreitung in Afrika durchaus geeignet sein können, wenngleich es kein natürliches Vorkommen dort zu geben scheint.

Das klima- und vegetationsbasierte *Alnus*-Distribution-Modell zeichnet die Verbreitung der Erlen entlang der Anden, im Pantepuizentrum in Venezuela und im Serra-do-Mar-Zentrum in Brasilien. Die durch das Modell als potentielle Verbreitungsgebiete für die Erlen markierten Gebiete haben in den nördlichen Anden die Vegetationsgruppe “tropical forests of higher elevation”. In den südlichen Anden dagegen die Vegetationsgruppe “extra-tropical deciduous forests”. Die Verbreitung der Erlen entlang der Anden ist bereits bekannt und wurde in mehreren Regional-Floren veröffentlicht [153, 137]. Die Verbreitung der Erlen in der GBIF Datenbank passt zu den Modellergebnissen der nördlichen Anden (siehe Abbildungen 5.4 und 5.7). In den südlichen Anden, in Gebieten, in welchen Modell die Verbreitung der Erlen markiert hat, enthält die GBIF Datenbank keine Daten für die Erlenverbreitung in diesen Gebieten. Dennoch haben Miller et al. (2010) in ihrer Arbeit “Flora of Chile” gezeigt, dass die Erlen in den chilenischen Anden natürlicherweise vorkommen [153]. Das zeigt wieder, dass die Verbreitung der Erlen in der GBIF Datenbank nicht vollständig ist, und für viele Gebiete noch Daten fehlen.

Im Südosten von Australien werden die Gitterelemente, die die Vegetationsgruppe “tropical forests of higher elevation” haben, als potentielle Verbreitungsgebiete für Erlen durch das Modell gekennzeichnet. Die GBIF Datenbank sowie die Arbeit von Rentch und Schuler (2009) enthalten Datensätze für die Erlenverbreitung in diesen Gebieten. Das zeigt, dass das *Alnus*-Distribution-Modell in diesen Gebieten gute Ergebnisse liefert.

Das klima- und vegetationsbasierte *Alnus*-Distribution-Modell modelliert die Erlenverbreitung in 1 189 Gitterelementen in den untersuchten sieben europäischen Ländern. Das sind 85 weniger als die Ergebnisse des klimabasierte *Alnus*-Distribution-Modells aufweisen. Diese 85 Gitterelemente haben die Vegetationsgruppen “montane cold-deciduous mesophytic broadleaved trees with *Quercus* and *Fagus* trees” und “cold-deciduous mesophytic broadleaved forest with *Fraxinus* trees”. Nach Schmithüsen (1976) kommt die Vegetationsgruppe “cold-deciduous mesophytic broadleaved forest with *Quercus* and *Fagus* trees” unter anderem im Norden Deutschlands und im Norden sowie im Süden von Frankreich im Gebirge vor [193]. Obwohl das klima- und vegetationsbasierte *Alnus*-Distribution-Modell in den Gebieten, in welchen diese Vegetationsgruppe vorkommt, keine Verbreitung von den Erlen zeigt, gibt die GBIF Datenbank für diese Gebiete für jedes 1° Gitterelement zwischen 100 und 999 Einträge an (siehe Abbildung 6.3). Beim Zoomen auf 0.1° wird deutlich, dass die Quellen der Einträge nicht bekannt sind. Daher scheinen diese Einträge für die Verbreitung der Erlen nicht zuverlässig. Weitere Untersuchungen zum Vorkommen von Erlen in dieser Vegetationseinheit scheinen zu fehlen.

Der Vegetationsgruppe “cold-deciduous mesophytic broadleaved forest with *Fraxinus* trees” kommt im Osten und Südwesten von England sowie in Irland vor. Es ist bekannt, dass die Erlen mit Eschen (*Fraxinus*) zusammen in Auenwälder vorkommen können, jedoch nicht in den “cold-deciduous mesophytic broadleaved” Wäldern [90].

Eine Studie von Join Nature Conservation Committee “JNCC” zeigt die Verbreitung der Erlen zusammen mit *Fraxinus* in britischen Gebieten mit Auenwäldern [90]. In der digitalisierten Vegetationsdatenbank nach Schmithüsen haben diese Gebiete die Vegetationsgruppe “cold-deciduous mesophytic broadleaved forest with *Fraxinus* trees”. Es ist möglich, dass die Auen-

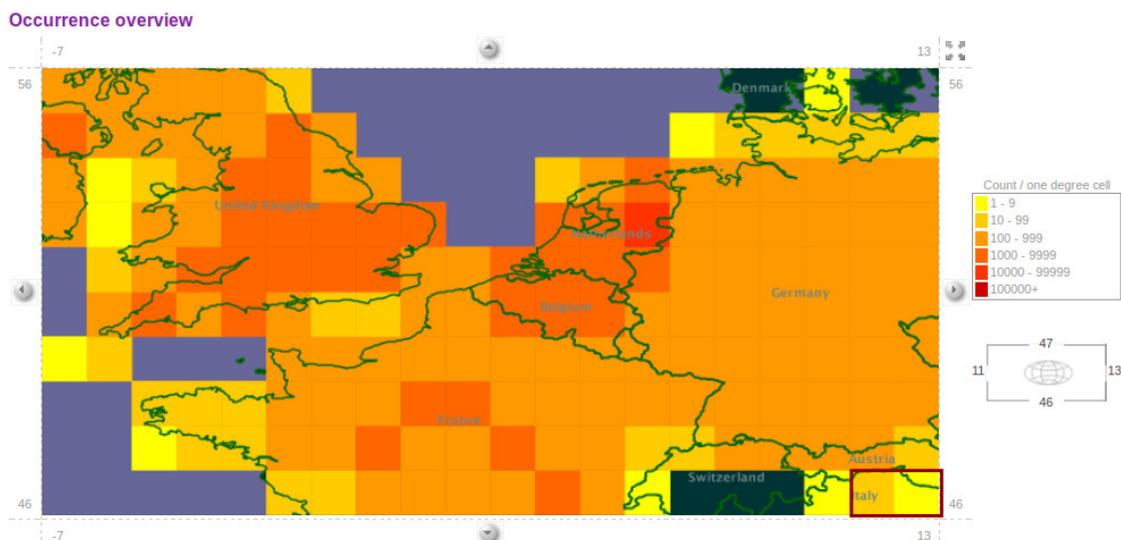


Abb. 6.3: Die Verteilung der Erlenarten in Europa in 1° Gitterelementen in der GBIF Datenbank (Quelle <http://data.gbif.org/species/2876099>, Zugriff 10.06.2008). Die Anzahl der Beobachtungsdaten in den Gitterelementen wurden in verschiedenen Farben dargestellt (siehe Legende).

wälder in diesen Gebieten zu klein für ein 0.5 Grad Gitter sind.

In Russland werden durch die Einführung der Vegetation in das Modell 1 697 Gitterelemente eliminiert. Sie haben die Vegetationsgruppe "Peat-moss raised bog with coniferous trees". Diese Vegetationsgruppe findet man außerhalb Russlands in einigen Gebieten der USA. Für diese Vegetationseinheit lagen bei der Konstruktion des Modells keine Erlenbelege vor. Es sind mir auch keine Veröffentlichungen bekannt, die Erlen in den Gebieten mit dieser Vegetationsgruppe ausweisen. Deswegen nehme ich an, dass die Erlen sich in den Gebieten mit dieser Vegetationsgruppe tatsächlich fehlen.

Der Einbezug der Vegetationsgruppen in das klimabasierte Modell hat in China 1 583 Gitterelemente als Erlenstandorte eliminiert. In den eliminierten Gitterelementen herrschen die Vegetationsgruppen "Paramo laurel woodland", "alpine swards", "mountain steppe" und "short grass dry steppe" vor. Außer der Vegetationsgruppe "mountain steppe" kommen diese Vegetationsgruppen in den zur Modellkonstruktion verwendeten 295 Gitterelementen nicht vor. Die Vegetationsgruppe "mountain steppe" kommt nur an einem Standort vor und wurde deswegen bei der Modellkonstruktion nicht berücksichtigt. Die Vegetationsgruppen "Paramo laurel woodland", "alpine swards", und "short grass dry steppe" beschränken sich auf trockene Klimagebiete. Der Grund, warum diese Trockengebiete bei dem klimabasierten *Alnus*-Distribution-Modell für die Erlenverbreitung als geeignet eingestuft werden, liegt darin, dass eine von den 31 Erlenarten (*A. cordata* (LOISEL.) DUBY.) in Trockenklimagebieten vorkommt und die Trockenperiode im Sommer erträgt.

6.1.3 Das integrierte Modell

Die für die Vorhersage der Erlenverbreitung im Modell benutzten Größen wie Klimaparameter, Bodenklassen oder Vegetationsgruppen haben deutliche, jedoch unterschiedliche Einflüsse auf die Modellierung der Erlenverbreitung. Die mittlere Jahrestemperatur und die mittlere Jahressumme der Niederschläge als Klimaparameter wirkten sich auf die Erlenverbreitung wesentlich in der südlichen Hemisphäre aus. Der hinzukommende Einfluss der Böden tritt dagegen hauptsächlich in der nördlichen Hemisphäre auf. Dagegen beeinflussen die Vegetationsgruppen die Modellierung der Erlenverbreitung überwiegend auf der Südhemisphäre. Das integrierte Modell, das alle drei Einflüsse, nämlich Klima, Boden und Vegetation, berücksichtigt, verhält sich für die südliche Hemisphäre ähnlich wie das nur klima- und vegetationsbasierte Modell.

Wesentliche Einflüsse treten auf der Südhemisphäre in den tropischen Gebieten von Afrika auf. Hier werden durch das integrierte Modell eine Reihe von Gitterelementen als erlengeeignet eliminiert, die die Bodentypen "Kastanozems" und "Albic Luvisol" sowie die Vegetationsgruppe "tropical deciduous dry forest" haben. Diese beiden Bodentypen werden eliminiert, da sie bei der Modellbildung nur in jeweils einem Gitterelement auftraten und daher nicht als erlengeeignet eingestuft wurden. Die genannte Vegetationsgruppe tritt dagegen in fünf der 295 für die Modellkonstruktion benutzten Gitterelemente auf. Die Eliminierung ist also hier bodenbedingt.

Die tropische Gebiete im mittleren Ostafrika, die auch bei diesem Modell noch als potentielle Verbreitungsgebiete für die Erlen bestehen bleiben, haben den Bodentyp "Humic Cambisol" und die Vegetationsgruppe "tropical deciduous moist mountain forest". Da diese Vegetationsgruppe in elf und der Bodentyp in 69 (zweithäufigst auftretende Bodenklasse) der 295 zur Modellkonstruktion benutzten Gitterelemente vorkommen, werden sie für die Erlenverbreitung als geeignet eingestuft.

Im Südosten Australiens hat die Einführung des integrierten Modells einen sehr großen Einfluss im Vergleich zum ausschließlich klima- und bodengetriebenen Modell. In diesem Gebiet sind die dominant vorkommenden Bodenklassen "Lithosol", "Humic Cambisol" und "Chromic Luvisol". Die Eigenschaften dieser Bodenklassen sind für das Vorkommen der Erlen geeignet [101, 34, 199]. Das Vorkommen der Erlen auf "Chromic Luvisols" wurde von Sabater et al. dokumentiert [188].

Die südaustralischen Gebiete mit Erleneignung nach dem zunächst nur klima- und bodengetriebenen Modell haben folgende potentielle natürliche Vegetationsgruppen nach Schmithüsen (1976): "mountain vegetation above tree line", "coniferous dry forest", "open coniferous dry woodland with cold-deciduous coniferous trees" und "open mop-headed tree formation". Von diesen vier Vegetationsgruppen kommt nur die Vegetationsgruppe "mountain vegetation above tree line" in den zur Modellkonstruktion benutzten Gitterelementen vor, und zwar in 15 der 295 Gitterelementen. In diesen Gebieten ist die Erlenart *A. viridis* (CHAIX) D. C. am häufigsten [25, 254, 49]. Für das Vorkommen von Erlen innerhalb der anderen drei Vegetationsgruppen wurden keine Hinweise gefunden. Auch in der GBIF Datenbank sind in diesen Gebieten Erlen nicht dokumentiert.

In Südamerika spielt die potentielle natürliche Vegetation als Einflussgröße für die Modellierung der Erlenverbreitung eine entscheidende Rolle gegenüber der Bodenklasse. In Amazoni-

en sowie im Südosten von Brasilien und in Tieflandgebieten von Venezuela und Argentinien werden durch das integrierte Modell nun die meisten der vorher noch erlengeeigneten Gitterelemente für die Erlenverbreitung ausgeschlossen. Die eliminierten Gebiete haben zwar passende Klimabedingungen, zumindest in den höheren Lagen, und geeignete Böden, aber keine geeignete Vegetationsgruppe. Die den Ausschluss wesentlich bewirkenden Vegetationsgruppen sind “dry savanna”, “pampa grassland”, “subtropical evergreen rain forest” und “Araucaria forest”. Mit Ausnahme des Araukarienwaldes (ein Vorkommen) kommt keine dieser Vegetationsgruppen in den 295 Gitterelementen vor, auf die das Modell aufbaut.

In den Gebieten mit der Vegetationsgruppe “dry savanna” kommt allerdings *Alnus* in räumlich sehr begrenzten Wäldern entlang der Flüsse, in Abhängigkeit vom Niederschlagsregime ihres Einzugsgebiets entweder Galeriewäldern oder Dammuferwäldern, vor [145]. Aufgrund ihres räumlich begrenzten Vorkommens jedoch können diese Wälder nicht in 0.5 Grad Gitterelementen abgebildet werden. Ähnliches gilt für potentielle Erlenvorkommen in der Vegetationsgruppe “pampa grassland”. Dort schränken zusätzlich Vegetationsfeuer das Vorkommen von Bäumen ein.

Die Vegetationsgruppe “subtropical evergreen rain forest” wird in der Literatur gelegentlich auch als “tropical coniferous rain forest” bezeichnet [249]. Bei einer mittleren Jahrestemperatur von 18°C und ausreichend hohen Jahresniederschlägen wäre die Eignung für Erlen vom Klima her wohl gegeben, doch gibt es keine Information zum Vorkommen von Erlen in Gebieten mit dieser Vegetationsgruppe. Die Vegetationsgruppe “Araucaria forest” findet sich südlich von Brasilien bis Argentinien und Chile entlang der Gebirge. Erleneignung wäre auch hier vom Klima her gegeben, doch dominieren hier die Pflanzenfamilien Araucariaceae, Myrtaceae und die Leguminosen. Die Verbreitung der Erlen in diesen Gebieten ist nicht bekannt. Wahrscheinlich übernehmen die Leguminosen die Stickstoffversorgung durch die Stickstofffixierung in diesen Gebieten und vermutlich deswegen können die Erlen mit den Leguminosen in diesen Gebieten nicht konkurrieren.

Für die Gebiete in den Anden im Süden von Chile und entlang der Küste im Südosten Brasiliens bleibt Erleneignung nach wie vor auch durch das integrierte Modell bestehen, obwohl die GBIF Datenbank keinen Nachweis zum Vorkommen von Erlen in diesen Gebieten liefert. Dort findet man “tropical mountain rain forest” und “mountain cold-deciduous mesophytic broadleafed forest” als potentielle natürliche Vegetation und “Lithosol” als Bodenklasse. In den Abschnitten 6.1.2.2 und 6.1.3 wurde das Vorkommen der Erlen innerhalb diesen Vegetationsgruppen und der Bodenklasse diskutiert.

In GBIF Datenbank kommen die Erlen in allen 1 250 Gitterelementen der sieben näher untersuchten europäischen Länder vor (siehe Tabelle 5.6 Seite 69). Das integrierte Modell weist für diese Länder nur Vorkommen in 1 140 Gitterelementen aus, und zwar in 104 Gitterelementen weniger als im rein klimagetriebenen Modell. Diese eliminierten Gitterelemente liegen in Großbritannien und in Irland und haben zwar geeignete Bodenklassen, aber keine nach dem Modell geeigneten Vegetationsgruppen. Das Modell schließt Gitterelemente mit der Vegetationsgruppe “heath of the temperate zone” für die Erlenverbreitung aus. In der Vegetationsdatenbank nach Schmithüsen (1976) wird diese Vegetationsgruppe in Europa nur in wenigen Gebieten in Irland, Schottland und England angetroffen. Das seltene Vorkommen von Kiefern oder Wacholderbäumen dort ist zwar bekannt, doch wurde keine Information über das Vorkommen der Erlen in den Gebieten mit dieser Vegetationsgruppe gefunden.

Andererseits haben eliminierte Gitterelemente in Schweden, Holland, Frankreich und Deutschland die für die Verbreitung der Erlen geeigneten Vegetationsgruppe, nämlich “cold-deciduous mesophytic broadleafed forest”, aber nicht die geeigneten Bodenklassen. Tabelle 5.3 (Seite 51) zeigt diese Vegetation an 20 der 410 Erlenstandorte, was auch aus der Literatur gestützt wird [58]. Die vorkommende Bodenklasse jedoch ist “Rendzina”. Es gibt keine Information, dass die Erlen in den Gebieten mit dieser Bodenklasse vorkommen. Da GBIF für Gitterelemente mit dieser Bodenklasse Erlennachweise enthält ist anzunehmen, dass diese auf subdominant vorkommenden anderen Böden stehen.

In den USA nähern sich die Ergebnisse des integrierten Modells im Osten der USA den Beobachtungsdaten. Im Westen der USA jedoch weichen die Ergebnisse des Modells noch immer von den Beobachtungsdaten ab. Die zusätzlich eliminierten 150 Gitterelemente, haben zwar passende Klimabedingungen und Vegetationsgruppen aber keine passende Bodenklassen. “Boreal evergreen coniferous forest” als dominante Vegetationsgruppe und “Haplic Chernozems” als dominante Bodenklasse werden dort angegeben. Diese Vegetationsgruppe ist nach dem integrierten Modell zwar erlentauglich, da sie in sieben der 295 zur Modellkonstruktion verwendeten Gitterelementen vorkommt, doch wurde die entsprechende Bodenunterklassen in keinem dieser Gitterelemente gefunden. Javorekova et al. (2004) haben eine Arbeit über die Eigenschaften der Bodenunterklasse “Haplic Chernozems” veröffentlicht [113]. Sie stellen darin fest, dass diese Bodenklasse nährstoffreich ist und eine hohe mikrobielle Aktivität weist, insbesondere der Bakteriengruppe “Actinomycetes”. Erlenarten sind die Wirtspflanzen dieser Mikroorganismen. Javorekova et al. haben kein direktes Vorkommen von Erlen auf diesem Boden berichtet. Aber Aufgrund des Vorkommens der Bakteriengruppe “Actinomycetes” ist es sehr wahrscheinlich, dass die Erlen auf diesem Boden vorkommen.

Es gibt immer noch einen enormen Unterschied zwischen dem Modellergebnis und den Beobachtungsdaten für Russland. Wie schon in den Abschnitten 6.1.2.1, 6.1.2.2 und 6.1.3 diskutiert wurde, gibt es mehrere Hinweise, dass die Erlen größere Verbreitungsgebiete in Russland haben als in der GBIF Datenbank ausgewiesen. Die Erlenverbreitung in nur 21 der 14 283 Gitterelemente mit nur 94 Datensätze in der GBIF Datenbank gegenüber 6 325 Gitterelementen des integrierten Modells mit Erlen mag seinen Grund in einer mangelhaften Dokumentation der Erlen, womöglich aus fehlendem wirtschaftlichen Interesse für diese Gattung, haben.

Für China liefert das Modell ähnliche Ergebnisse wie für Russland. Das Modell zeigt Erlen in 1 238 der 3 834 Gitterelementen dieses Landes, die GBIF Datenbank jedoch nur in 16. Verschiedene Publikationen legen jedoch eine Verbreitung wie durch das integrierte Modell vorhergesagt nahe [200, 171, 106].

Für die Türkei weist das integrierte Modell Erlen in 182 der insgesamt 332 Gitterelemente aus. Der Unterschied zwischen dem Modellergebnis und der Beobachtungsdaten der GBIF Datenbank ist immer noch groß. Die GBIF Datenbank hat nur für zwei Gitterelemente Datensätze. Erlen scheinen in der Türkei nach Literaturlage [84] recht große Verbreitungsgebiete zu haben, was bedeuten würde, dass das Modell in diesem Land ebenso wie in Russland und China realistischere Ergebnisse liefert als die GBIF Datenbank.

6.2 Leguminosen-Dichte-Modell

Die Stickstofffixierung durch die Symbionten der Leguminosen ist ein wesentlicher Prozess im globalen Haushalt dieses Elements. Sie zu berechnen erfordert globale Modelle, die in der Lage sind, die Dichte der Leguminosen als Basisgröße global vorherzusagen.

Die Leguminosendichte ändert sich, anders als physiologische Prozesse, als Folge ökologischer Prozesse wie die interspezifische Konkurrenz, auf der Zeitbasis von Jahren bis Jahrzehnten. Infolgedessen wurde sie in einigen bisher verfügbaren Modellen als Fixgröße vorgeschrieben (z.B. Nitrogen Carbon Interaction Model [53]). Dies in der Regel auf die Vegetationseinheit bezogen.

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass sich die Leguminosendichte in Modellen durchaus auch dynamisch behandeln lässt. Sie ist eine Folge von Umwelteigenschaften, z.B. dem Klima eines Gebiets. Sie bleibt daher auch dann gültig, wenn sich diese Umwelteigenschaften verändern, wie beispielsweise im Zuge einer Klimaveränderung. Die durch die lange Zeitbasis des Anpassungsprozesses auftretende Verzögerung lässt sich einfach dadurch berücksichtigen, dass man als Klimavariablen nicht die jeweils aktuellen Werte, sondern ihre entsprechend langfristigen laufenden Mittelwerte (running means) einsetzt.

6.2.1 Leguminosendichte und Klimawerte

Drei Temperaturwerte und zwei Niederschlagswerte sowie ein kombinierter Klimawert wurden auf einen eventuellen Zusammenhang mit der Leguminosendichte im globalen Maßstab untersucht. Ein Problem dabei war sicherlich die geringe Anzahl von verfügbaren Messdaten für die Leguminosendichte. Es mussten sowohl Daten, die die Biomassendichte als prozentualen Anteil an der Gesamtbiomasse des Standorts betrafen, als auch die Anzahl Leguminosenarten an der Gesamtartenzahl des Standorts jeweils nach Verfügbarkeit als Leguminosendichte anerkannt werden. Weiterhin mussten die dazugehörigen Klimadaten aus globalen gitterbezogenen Datensätzen entnommen werden, da in der Literatur, aus der die Leguminosendichten entnommen worden waren, regelmäßig keine Angaben zum Klima gemacht wurden. Solche gitterbezogene Datensätze, z.B. derjenige von Cramer und Leemans [39], sind eine bewährte und vielleicht die beste heute verfügbare Möglichkeit, um Daten für jeden Ort der Erde zu erhalten, auch wenn es dafür keine Klimastation gibt. Die Interpolations- und Korrekturtechniken, die bei der Herstellung und Pflege dieser Datensätze verwendet werden, sind weit entwickelt und scheinen zuverlässig.

Trotz dieser Einschränkungen konnten Datensätze für die Entwicklung des Modells GDL verwendet werden, die die globale Spanne der jeweiligen Klimawerte bemerkenswert gut abdecken (Abbildungen 5.13 und 5.14 auf Seite 79).

Die Spanne der mittleren Jahrestemperatur in diesen Daten liegt zwischen 0 und 28 °C und reicht damit von den Polargebieten bis in die Tropen. Dies spiegeln auch die Spanne der Temperatur des kältesten Monats von -12 bis +28 °C und die des wärmsten Monats von +12 bis +29 °C wider.

Die Anzahl der Trockenmonate ist ein kombinierter Wert, der sowohl die monatliche Niederschlagssumme, als auch die mittlere Monatstemperatur zugrundelegt [245]. Die Spanne von

0 bis 7 reicht von immerfeuchten bis in semiaride Gebiete. Für die Halbwüsten und Wüsten wurden keine Daten zur Leguminosendichte gefunden.

Temperatur und Anzahl der Trockenmonate

Zwischen der mittleren Jahrestemperatur sowie anderen Temperaturwerten und der Leguminosendichte wurde keine Korrelation gefunden. Es gibt viele Untersuchungen zum Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Leguminosen, meist Kulturpflanzen. Hugh et al. (1985) publizierten einen Artikel über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung der Leguminosenart (*Cajanus cajan* (L.) MILLSP.) [103]. Sie schreiben, dass es einen Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Entwicklung bei dieser Leguminosenart gibt. In ihrer Untersuchung variierte die Temperatur zwischen 20 und 24 °C. Aber natürlich lässt eine solche Untersuchung zum physiologischen Temperaturoptimum keinerlei Aussage zum ökologischen Optimum vieler verschiedener Arten weltweit zu, das unter anderem von der jeweiligen Konkurrenzsituation abhängt. Die Einflüsse einer mittleren Tagestemperatur auf die Entwicklung, Produktivität und Stickstofffixierung bei Leguminosen wurden in mehreren Arbeiten untersucht [95, 105]. Jedoch wurde in keiner dieser Arbeiten der Einfluss der mittleren Jahrestemperatur auf die Dichte der Leguminosen untersucht, vor allem nicht am natürlichen Standort. Die starke Streuung der Dichtedaten auf allen Temperaturniveaus (Abbildung 5.13 Seite 79) lässt nicht auf so einen Zusammenhang schließen.

Eine ähnliche Aussage wurde im Ergebnisteil dieser Arbeit für die beiden anderen Temperaturwerte, mittlere Temperatur des kältesten und des wärmsten Monats, gemacht.

Es wurde vermutet, dass die Temperatur des kältesten Monats die Leguminosendichte beeinflussen könnte, da in mehreren Arbeiten über den negativen Effekt des Frosts auf das Wachstum und die Produktivität zahlreicher Leguminosenarten berichtet wird [201, 33, 263]. Aber offenbar können sich auch viele Leguminosenarten an Frostbedingungen anpassen [33, 263]. McDonald und Paulsen (1997) haben unter anderen den Einfluss der hohen Temperaturen (20/15, 30/15, oder 30/25 °C Tag/Nacht) auf die Leguminosendichte, das Trockengewicht der Leguminosen sowie die Wachstumsrate und die Leguminosendichte für vier Leguminosenarten (*Phaseolus vulgaris* L., *Vigna unguiculata* (L.) WALP., *Vicia faba* L. und *Pisum sativum* L.) untersucht [147]. Zwar fanden diese Autoren einen negativen Einfluss hoher Temperaturen auf die untersuchten Parameter, jedoch ist auch hier ein Rückschluss auf die Verhältnisse bei langfristigen ökologischen Prozessen unter Beteiligung vieler wechselnder Arten unmöglich. Auch mit der Anzahl der jährlichen Trockenmonate wurde keine Korrelation gefunden (Abbildung 5.13–d Seite 79). Die Spanne der Leguminosendichte in den für die Modellkonstruktion verwendeten Daten reicht bei immerfeuchten Bedingungen (Null Trockenmonate) von fast Null bis 45%, schließt also die jeweils niedrigsten und höchsten Werte der Leguminosendichte des gesamten Datensatzes ein. Auch bei zunehmender Zahl der Trockenmonate bleibt die Streuung ähnlich groß. Leguminosen können in ihren Verbreitungsgebieten, beispielsweise in Afrika oder Australien, in trockenen Gebieten als dominante Pflanzen vorkommen [129]. Man findet auch zahlreiche Leguminosenarten, die zum größten Teil zur Unterfamilie (*Caesalpinioideae*) gehören, in den tropischen feuchten Gebieten von Südamerika, Afrika und Asien mit keinen oder wenigen Trockenmonaten [204]. Jedoch dominieren die Leguminosen dort

nicht in der Vegetation [129].

Niederschlagsdaten

Weiterhin hat die Betrachtung der Abbildung 5.14–c gezeigt, dass man zwischen der durchschnittlichen Jahressumme der Niederschläge und der Leguminosendichte eine andere nicht-lineare Korrelation definieren kann. Für diese nicht-lineare Korrelation wurde eine Maximumfunktion (siehe Funktion (5.6) Seite 81) definiert und mit der durchschnittlichen Jahressumme der Niederschläge und der Leguminosendichte in der Abbildung 5.15 eingetragen. Die Korrelationskoeffizient liegt dort bei 53%. Sie ist der höchste Korrelationskoeffizient von den bis dahin gemachten Korrelationsanalysen in dieser Arbeit. In der Abbildung 5.15 ist zu sehen, dass die Leguminosen in den Gebieten mit einer durchschnittlichen Jahressumme der Niederschläge unter 249 mm und über 5 120 mm bei der Verwendung der Funktion (5.6) nicht vorkommen.

Die beste Korrelation der Leguminosendichte wurde zum Klimawert Jahressumme der Niederschläge gefunden. Es scheint, dass die Leguminosendichte mit steigender Niederschlagssumme einer Maximumfunktion folgt, wobei das Maximum bei ca. 1 250 mm liegt. Banett et al. (2003) und Beale et al. (1991, 1993) berichten, dass verschiedene Arten von *Trifolium* in solchen Gebieten Marokkos vorkommen, in welchen die mittlere Jahressumme der Niederschläge über 500 mm liegt, und außerdem in Gebieten auf der italienischen Insel Sardinien, in welchen die mittlere Jahressumme der Niederschläge zwischen 600 und 1 150 mm liegt [14, 15, 9]. Es scheint dabei in diesen Gebieten eine Korrelation zwischen der Jahressumme der Niederschläge und dem Vorkommen von (*Trifolium sp.*) zu geben. Leider werden keine Daten zur Leguminosendichte geliefert.

6.2.2 Validierung des klimagetriebenen Modells

Zunächst war eine solche Validierung durchzuführen, bevor der Versuch einer Weiterentwicklung des Modells durch Einbezug weiterer Variablen, beispielsweise solchen des Bodens, durchgeführt werden konnte. Dies war erforderlich, um zwischen mehreren Gleichungen mit ähnlichem Korrelationskoeffizienten unterscheiden zu können.

Für diese Validierung war ein Datensatz zu beschaffen, der für die Konstruktion des Modells nicht benutzt worden war. Bei der sehr selten bestimmten Größe Dichte der Leguminosen konnten nur einige Arbeiten mit neuen Daten gefunden werden, die ausschließlich Untersuchungen in den feuchten bis halbtrockenen Wäldern und den Savannen Südamerikas betrafen. In dieser Beschränkung liegt eine gewisse, wenn auch unvermeidliche Einschränkung der Überprüfung des Modells. Sie scheint tolerierbar, da letztlich vor allem die Niederschlagswerte als treibende Kräfte für die Leguminosendichte infrage zu kommen scheinen und diese in dem sonst recht beschränkten Datensatz immerhin die Spanne 1 104 – 3 271 mm und damit das Maximum und die gesamte absteigenden Seite der später benutzten Maximumfunktion (Gleichung (5.6) Seite 81) überdecken.

Die Entscheidung für eine der Funktionen vor der Überprüfung des Einflusses weiterer Größen neben denen des Klimas war erforderlich, da neben der Untersuchung des Zusammenhangs

der Leguminosendichte selbst, was eine Dominanz des Einflusses dieser zusätzlichen Größen unterstellt, auch der Zusammenhang der Abweichungen der gemessenen Leguminosendichte von der durch Gleichung (5.6) vorhergesagten (Residuals) untersucht werden musste, was wiederum einen geringeren Einfluss neben dem der Jahresniederschläge unterstellt.

6.2.3 Einfluss der Bodenparameter

Beale et al. (1993) publizierten Untersuchungen, die zeigten, dass das Vorkommen von Leguminosen in Marokko unter anderem auch vom pH Wert des Bodens abhängig ist. Eugene et al. (2010), Correa et al. (2001) und Soussi et al. (1998) untersuchten die Einflüsse von Bodeneigenschaften wie pH Wert, Salzgehalt, organischer Kohlenstoffgehalt, CMK (Calcium, Magnesium und Kalium), Austauschkapazität und Porenvolumen des Bodens auf das Wachstum der Leguminosen und fanden Zusammenhänge [57, 37, 213]. Aufgrund solcher Hinweise wurden diese Bodeneigenschaften in die Korrelationsuntersuchungen einbezogen.

Auch hier ist zu berücksichtigen, dass Bodendaten in der Originalliteratur, aus der die Leguminosendichten entnommen wurden, in der Regel nicht enthalten sind. Daher musste auch hier ein kompliziertes Verfahren ähnlich dem bei den Klimadaten angewandt werden, indem zunächst die Lage des Bestimmungsorts der Leguminosendichte in einem bestimmten Gitterelement des globalen Halbgradgitters festgestellt wurde und dann über den Bodentyp die erforderlichen Daten abgeleitet wurden. Natürlich können sich auch hier Fehler einschleichen, beispielsweise wenn der Boden des Bestimmungsorts nicht der dominante Boden des Gitterelements ist.

Verfügbares Wasser (AWC) im Boden

Publikationen deuten darauf hin, dass Trockenstress sich sowohl auf das Trockengewicht bei Pflanzen [220, 140] als auch auf die Stickstofffixierung bei Leguminosen auswirkt [180, 215]. Tawfik (2008) veröffentlichte Ergebnisse über die Untersuchung des Einflusses des Trockenstresses auf das Wachstum der Leguminosenart *Vigna radiata* (L.) R. WILCZEK [220]. Danach wurden Trockengewicht und Wachstum von *Vigna radiata* (L.) R. WILCZEK signifikant bei Trockenstress reduziert. Manjeru et al. (2007) veröffentlichten ähnliche Ergebnisse bei einer Untersuchung des Einflusses des Trockenstresses auf das Trockengewicht der Leguminosenart *Phaseolus vulgaris* L. in Zimbabwe [140]. Sie berichten ebenfalls über ein reduziertes Wachstum und Trockengewicht bei Trockenstress. Allerdings kann man bei Pflanzen an ihrem natürlichen Standort, mittlere Bedingungen vorausgesetzt, von Trockenstress nicht sprechen: Eine Pflanzenart, die an einem Standort mit 150 mm mittlerem Jahresniederschlag natürlicherweise vorkommt und angepasst ist, erleidet dort keinen Trockenstress. Sie würde vielmehr gestresst, wenn die Bedingungen plötzlich feuchter würden. Das Stresskonzept hilft also für langfristige Geschehen am natürlichen Standort, so wie im Fall der Leguminosendichten, nicht weiter. In dieser Arbeit ergaben sich keine Beziehungen zwischen der Wasserverfügbarkeit und der Leguminosendichte beziehungsweise ihrer Residuals.

Gesamter verfügbarer Stickstoffgehalt des Bodens

Der Einfluss des verfügbaren Stickstoffs des Bodens auf die Stickstofffixierung bei den Leguminosen wurde bei Feldexperimenten oft untersucht. Die Zunahme des verfügbaren Stickstoffs im Boden hemmt die N_2 Fixierung bei den Leguminosen. In Labor- und Feldversuchen wurde gezeigt, dass Leguminosen den für den Pflanzen verfügbaren Stickstoff des Bodens gegenüber der Stickstofffixierung für ihr Wachstum und ihre biochemischen Prozesse bevorzugen [102, 40]. Ähnliche Ergebnisse erhielten Becker et al. in einer Studie, in der sie die Effekte von Harnsäure und Nitrat auf das Wachstum, die N_2 Fixierungsrate und das Nodulengewicht von Leguminosen untersucht haben [17]. Ihre Ergebnisse zeigen, dass der Nitratgehalt des Bodens die N_2 Fixierung bei den Leguminosen negativ beeinflusst, aber nicht ihre Biomassenbildung. In der Korrelationsanalyse zwischen dem gesamten verfügbaren Stickstoffgehalt des Bodens (TOT-N) und der Leguminosendichte wurde in dieser Arbeit kein Zusammenhang gefunden. Ein solcher ist jedoch zu erwarten zwischen der Fixierungsrate je Leguminoseneinheit. Das war aber nicht Gegenstand dieser Arbeit. Deswegen wurde der Stickstoffgehalt des Bodens bei der Konstruktion des Modells nicht weiter berücksichtigt.

pH Wert des Bodens

Mulder und Van Veen haben im Jahr 1960 den Einfluss des pH Werts auf die N_2 Fixierung bei einer Leguminosenart untersucht [159]. Es ist wohl bekannt, dass die Leguminosen auf sauren Böden schlechter als auf neutralen oder leicht alkalischen Böden wachsen können [239]. Dieses wird hauptsächlich durch die verringerte Stickstoffgewinnung aus der Luft bei Leguminosennodulen in sauren Böden verursacht. In diesen Böden kommen meistens andere Stickstofffixierer, wie beispielsweise Erlen, vor. Correa et al. haben gezeigt, dass Leguminosen auf den pH Wert im Boden unterschiedlich reagieren können. Während das Wachstum von *Sinorhizobium meliloti* DANGEARD bei einem pH Wert von 4.0 gehemmt wurde, wuchs *Mesorhizobium loti* JARVIS bei diesem pH Wert unbeeinflusst [37]. In der vorliegenden Arbeit wurde kein Zusammenhang zwischen Leguminosendichte und Boden pH gefunden.

Organisch gebundener Kohlenstoff (OC)

Der organische Kohlenstoffgehalt des Bodens beeinflusst die physikalischen, chemischen und biologischen Prozesse wie die Verbesserung der Wasserspeicherkapazität, Kationen-Austauschkapazität und die Mikroorganismenaktivität im Boden [236, 218, 194]. Dadurch kann der organische Kohlenstoffgehalt des Bodens das Pflanzenwachstum und damit die Dichte der Pflanzen an ihren natürlichen Standorten beeinflussen. Ebenso wurde der Einfluss von Leguminosen auf den organischen Kohlenstoffgehalt des Bodens in vielfach untersucht [251, 116, 93]. Untersuchungen zur Einwirkung des organischen Kohlenstoffgehalt auf die Leguminosendichte oder das Leguminosenwachstum fehlen allerdings.

Obwohl in der vorliegenden Arbeit kein Zusammenhang zwischen diesem Bodenparameter und der Leguminosendichte gefunden wurde, ist es interessant zu sehen, dass der Kohlenstoffgehalt der Bodens an den zur Modellkonstruktion herangezogenen Orten zwischen ca. 0.5 und

vier Prozent in 0–30 cm Tiefe und zwischen 0.2 und einem Prozent in 30–100 cm Tiefe liegt, also wenigstens teilweise im humusreichen Bereich. Hoher Gehalt an organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden kann bei Fehlen ausreichender Basensättigung zur Acidität des Bodens führen [126]. Das kann die Nodule-Bildung, die N_2 Fixierung und das Wachstum der Leguminosen und dadurch die Dichte der Leguminosen in diesen Gebieten hemmen. Möglicherweise ist die 0.5 Grad Auflösung für die Untersuchung der Korrelation zwischen dieser Einflussgröße und der Leguminosendichte zu grob. Vielleicht fände man einen Zusammenhang, wenn man die Untersuchung auf kleineren Flächen ausführte.

Kationen–Austauschkapazität (CEC)

Die Kationen sind wichtig für die Nährstoffversorgung der Pflanzen und den Mineralhaushalt des Bodens. Außerdem beeinflussen sie wichtige Bodeneigenschaften und die biologischen Aktivitäten im Boden. Die Kationen–Austauschkapazität des Bodens kann daher als ein Bodenbewertungsmaß angesehen werden [114]. Böden mit hohem CEC Gehalt weisen auf einen hohen Gehalt an organischen Verbindungen und auf einem hohen Tongehalt, meist in montmorillonitischer Ausprägung, hin. Die CEC ist damit ein wesentliche Parameter für Bodenfruchtbarkeit. Aus diesem Grund war es relevant, den Zusammenhang zwischen der CEC des Bodens und der Leguminosendichte zu untersuchen.

In der vorliegenden Arbeit wurde keine Korrelation zwischen der CEC und der Leguminosendichte in beiden Bodenschichten gefunden.

Ca–Mg–K Austauschkapazität (CMK)

Knöllchenbildung, Stickstofffixierung und die Biomassenbildung bei den Leguminosen werden in Abwesenheit oder bei niedrigen Ca^{2+} und Mg^{2+} Konzentrationen (CMK) im Boden beeinflusst. Die niedrige Ca^{2+} Konzentration mindert erheblich die Knöllchenanzahl, Knöllchenbiomasse und die Acetylen-Reduktions-Aktivität (ARA)¹ der Knöllchen [22]. Miller et al. (2008) berichten, dass die Leguminosen bei einem Mangel an Ca^{2+} und Mg^{2+} im Boden mangelhafte Knöllchen bilden und deren Wachstum negativ beeinflusst wird [154]. Die Bakterioiden an den Wurzeln von Leguminosen brauchen die hohe Konzentration von Mg^{2+} für die maximale Verwendung des extern gelieferten ATP (Adenosintriphosphat) [22]. Lopez et al. berichten, dass die Ca^{2+} und Mg^{2+} einen Einfluss auf die Biomassenbildung haben, dagegen K keinen Einfluss darauf hat [134]. Man könnte also davon ausgehen, dass ein Einfluss der Konzentration dieser drei Ionen im Boden auf die Leguminosendichte möglich erscheint. Im Gegensatz dazu hat allerdings die Korrelationsanalyse zwischen der CMK des Bodens und der Leguminosendichte in der vorliegenden Arbeit gezeigt, dass keine solche Verbindung zu bestehen scheint. Wiederum kann man hier auf eine Anpassung von Pflanzen an ihren natürlichen Standort verweisen.

¹ARA ist eine Methode für die Bestimmung der N_2 Fixierung bei den Stickstofffixierern. Das zeigt die Stickstofffixierungskapazität der Bakterioiden bezogen auf die Knöllchenbiomasse

Mittlere austauschbare Natriumkonzentration (ESP)

Natrium ruft die Bodensalinität hervor. In einer Arbeit von Russell et al. (1996) wurde über die Toleranz der Leguminosen auf die Bodensalinität berichtet [186]. Das Trockengewicht der Leguminosen nimmt mit der zunehmenden Salzkonzentration des Bodens ab. Auf einen Salzstress reagieren die Pflanzen, indem sie ihre molekularen, biochemischen und physiologischen Eigenschaften ändern [205]. Salzstress bezieht ein Wasserdefizit mit ein, das durch die Salzkonzentration in der Rhizosphäre² verursacht wird. Das Resultat ist Zerstörung der Homöostase und Ionenverteilung in den Zellen und Denaturierung des strukturellen und funktionalen Proteins. Morphologische Symptome sind die Indikatoren der schädlichen Auswirkungen des Salzstress. Salinität kann direkt das Wachstum beeinflussen. Das verringerte Spross- und Triebwachstum wird möglicherweise die Dichte der Pflanze in ihrem Standort beeinflussen [206].

Alle diese Untersuchungen deuteten darauf hin, dass die Dichte der Leguminosen von der ESP beeinflusst werden kann. Jedoch zeigten die Ergebnisse der Korrelationsanalysen in der vorliegenden Arbeit keine Korrelation zwischen der ESP des Bodens und der Leguminosendichte in beiden untersuchten Bodenschichten. Da Na⁺ wasserlöslich ist, ist die Konzentration des austauschbaren Na⁺ des Bodens stark niederschlagsabhängig. Deswegen wird die Leguminosendichte möglicherweise nicht direkt von der Konzentration des austauschbaren Na⁺ des Bodens beeinflusst. Aufgrund der nicht bestehenden Korrelation zwischen der ESP und der Leguminosendichte wurde die ESP bei der Konstruktion des Modells nicht weiter berücksichtigt.

Mittlere Lagerungsdichte des Bodens (Bulk density, Bulk)

Die Lagerungsdichte des Bodens fällt zumeist in den Bereich 1.0 und 2.0 g·cm⁻³. Bei über 1.6 g·cm⁻³ Lagerungsdichte des Bodens haben die Wurzeln Schwierigkeiten, in den Boden einzudringen. Durch die Zunahme der Lagerungsdichte des Bodens nehmen Porenvolumen, Luftmenge und Wassermenge im Boden ab [262]. Nadian et al. haben in einer Studie gezeigt, dass sich die Lagerungsdichte des Bodens bei der Leguminosenart *Trifolium subterraneum* L. direkt auf das Wurzelwachstum und auf die Aufnahme von Phosphor und damit auch auf das Wachstum und die Biomassenbildung auswirkt [163]. Nan et al. (2002) beobachteten ähnliche Effekte der Lagerungsdichte bei *Vicia faba* L. [164]. Sie berichten, dass die Biomasse und die Samenbildung dieser Leguminosenart abnimmt, wenn die Lagerungsdichte im Boden zunimmt.

In der vorliegenden Arbeit wurde jedoch kein Zusammenhang zwischen Lagerungsdichte und Leguminosendichte gefunden. Es mag sein, dass die vorgenannten Effekte nicht in direktem Zusammenhang mit der Konkurrenzfähigkeit am natürlichen Standort stehen, da die Konkurrenten der Leguminosen möglicherweise ebenso betroffen sind. Die Daten der Leguminosendichte in der vorliegenden Arbeit stammen meistens aus den Gebieten mit holzigen Leguminosenarten, während die obengenannten Untersuchungen an krautigen Arten durchgeführt

²Rhizosphäre ist ein durch die Pflanzenwurzeln physikalisch, chemisch und biologisch beeinflusster Raum

worden waren. Für die Konstruktion des Modells wurde die Lagerungsdichte nicht weiter berücksichtigt.

Mittleres Porenvolumen

Das Porenvolumen quantifiziert die tatsächlich vorliegenden Hohlräume im Boden. Diese können ganz oder teilweise mit Wasser gefüllt sein. Die Spanne des mittleren Porenvolumens beeinflusst die Einlagerung des Wassers und die Zirkulation der Luft im Boden. Außerdem ist die Größe des Porenvolumens mit dem Wasserpotenzial des Bodens bei gegebenem Wassergehalt korreliert, was die Wasserverfügbarkeit für Pflanzen beeinflusst.

Grable und Siemer (1968) haben den Einfluss des Porenvolumens auf das Pflanzenwachstum an Mais untersucht [81]. Das Wachstum der Wurzeln und der Pflanzen insgesamt wurde durch ein verringertes Porenvolumen negativ beeinflusst.

Athar et al. (2007) zeigen in einer Arbeit über Leguminosen, dass das Porenvolumen das verfügbare Wasser beeinflusst [5]. Dadurch wird auch die Biomassenbildung bei den Leguminosen beeinflusst. Die meisten dieser Studien wurden auf Versuchsfeldern an Kulturpflanzen durchgeführt. Eine Studie mit Leguminosenarten an ihren natürlichen Vorkommensgebieten wurde nicht gefunden. Da bei den für die Konstruktion des Modells benutzten Daten kein Zusammenhang der Leguminosendichte mit dem mittleren Porenvolumen gefunden wurde, wurde das Porenvolumen bei der Konstruktion des Modells nicht mehr berücksichtigt.

6.2.4 Globale Anwendung des GDL Modells

Die globale Anwendbarkeit des Modells ist Voraussetzung dafür, dass es als Basis für die Berechnung der Leguminosendichte in globalen Modellen des Kohlenstoff- und Stickstoffkreislaufs verwendet werden kann. Im Nitrogen Carbon Interaction Model (NCIM, [53]) beispielsweise könnte ein berechneter Wert der Leguminosendichte direkt den vorgeschriebenen Wert für die Variable *legnpp* ersetzen.

Die globale Anwendung des GDL ist unschwer durchzuführen, da ein globaler Datensatz für die mittlere Jahrestemperatur für das heute in Modellen bevorzugte Gitter von einem halben Grad geographischer Länge und Breite (55 km Seitenlänge am Äquator) Auflösung verfügbar ist und laufend gepflegt wird [39]. Das Ergebnis des GDL ist somit eine Weltkarte der Leguminosendichte mit dieser Auflösung, wie sie in Abbildung 5.24 auf Seite 99 gezeigt wurde. Leider stand für die Validierung kein globaler Datensatz wie im Fall des Alnus Distribution Model (ADM) zur Verfügung. Zwar enthält die GBIF Datenbank, die für die Überprüfung des Alnus Modells benutzt wurde, auch Daten zu Leguminosen. Da, im Gegensatz zu Erlen, die Leguminosen weltweit verbreitet sind, wäre das Resultat der Auswertung der GBIF Datenbank lediglich eine mehr oder weniger gleichmäßige globale Abdeckung, nicht jedoch Information zur Erlendichte.

Ammann (1999) untersuchte die Bedeutung der Leguminosen in den Schweizer Alpen [2] und fand eine Leguminosendichte von im Mittel 15 Prozent. Komarkova (1979) und Mary und Webber (1982) bestimmten die Leguminosendichte in den Gebirgen der USA auf über 20 Prozent [121, 143]. Die Modellergebnisse widersprechen dem nicht, wenngleich natürlich nur

eine begrenzte Auflösung erreicht wird.

Hohe Leguminosendichten berechnet das Modell für die semihumiden Gebiete der warmgemäßigten Zone in den USA und Ostasien und in den semihumiden Gebieten Süd- und Mittelamerikas, Afrikas, sowie Nordaustraliens. Dies passt zu Hinweisen in der Literatur, dass nämlich Leguminosen in tropischen Trockenwäldern und Savannen Südamerikas die dominierende Pflanzenfamilie sind [185, 78, 71, 142]. Wird der Anteil von Leguminosen angegeben, so liegt dieser zwischen 25 und 35 Prozent und kann sogar zwischen 14 und 90 Prozent streuen [185, 71, 142].

Geringer ist die modellierte Leguminosendichte in ariden Gebieten sowie in borealen, subpolaren und polaren Gebieten, da dort die Höhe der Jahresniederschläge ähnlich gering ist wie in wärmeren Trockengebieten. Es gibt Untersuchungen, dass Leguminosen nicht in Gebieten mit einer durchschnittlichen Jahressumme der Niederschläge von weniger 200 mm vorkommen [19]. In einem von Ramawat (2010) herausgegebenen Buch sind die in Wüsten vorkommenden Pflanzen und die Klimafaktoren in ihren Gebieten detailliert beschrieben [179]. Leguminosen fehlten in Gebieten mit einer mittleren Jahressumme der Niederschläge von weniger als 200 mm. Kakteenarten können in Trockengebieten, die eine Jahressumme der Niederschläge von bis zu 40 mm vorkommen, wo keine Leguminosen auftreten [141]. Im Süden Grönlands kommen noch insgesamt 575 Pflanzenarten vor. Davon gehören nur elf Arten zur Familie der Leguminosen [26].

Das Modell berechnet in borealen Gebieten Leguminosendichten von bis zu fünf Prozent. Sprent (2009) hat über die in den borealen Gebieten vorkommenden Leguminosenarten berichtet [216]. Er fand Leguminosenarten wie *Oxytropis arctobia* (PALL.) FISCH. EX SC, *Trifolium spp.*, *Medicago spp.* und *Lotus spp.*. Es fehlt jedoch die Angabe über den Anteil der Leguminosen in diesen Gebieten. Sie nehmen jedoch keinen bedeutenden Platz im Arteninventar dieser Gebiete ein.

In tropischen Regenwäldern wird die Leguminosendichte mit ca. fünf Prozent berechnet. Rundel (1989) und Crews (1999) geben die Leguminosendichte in den tropischen Regenwäldern mit zwei bis acht Prozent an [185, 40]. Das entspricht den Ergebnissen des Modells in diesen Gebieten.

Für temperierte Gebiete wird eine Leguminosendichte zwischen 15 und 35 Prozent durch das Modell berechnet, je nach dem mittleren Jahresniederschlag in diesen Gebieten. Crews (1999) berichtete über das Vorkommen der krautigen Leguminosen in temperierten Gebieten, aber er gibt keine Information über den Anteil der Leguminosen [40]. Arianoutsou und Thanos (1996) geben den Anteil der Leguminosen nach Artenanzahl in temperierten Gebieten Europas mit zwischen vier und 13 Prozent der gesamten Artenanzahl an [4].

7 Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurden zwei Modelle entwickelt. Das Alnus-Distribution-Modell (ADM) beschreibt die Verbreitung der Erlen mithilfe der Klimaparameter mittlere Jahressumme der Niederschläge und mittlere Jahrestemperatur unter Einbezug von Information über die potentielle natürliche Vegetation des Gebiets und der Bodentypen. Das Global Density of Legumes Modell (GDL) sagt die Leguminosendichte vorher auf der Basis der mittleren Jahressumme der Niederschläge. Beide Modelle sind zur Anwendung im globalen Maßstab für das heute übliche Gitter von 0.5 Grad geographischer Länge und Breite gedacht. Sie sollen die Modellierung des Stickstoffhaushalts in globalen Biosphärenmodellen verbessern helfen, indem sie die Modellierung der Fixierung von Luftstickstoff unterstützen. Die Konstruktionen der Modelle basiert auf Datensätzen über die Verbreitung der Erlen bzw. über die Dichte der Leguminosen in ihren natürlichen Standorten.

Die Untersuchungen haben gezeigt, dass es für die Verbreitung der Erlen klare Grenzen in einem Feld der entsprechenden Klimavariablen gibt, das sich durch drei Geraden umschreiben lässt.

Für die Modellierung der Verbreitung der Erlen weltweit wurden bessere Ergebnisse erzielt, indem zur Modellierung der Erlenverbreitung zusätzlich zu den Klimaparametern die potentielle natürliche Vegetationen und die Bodentypen einbezogen wurden. Beim Vergleich dieser Modellergebnisse mit einer globalen Datenbank GBIF [70] zur Verbreitung von Pflanzenarten ergaben sich noch gewisse Unterschiede, die aber vermutlich auf eine ungenügende Dokumentation in der Datenbank zurückgeführt werden können, wie ein Vergleich mit Literaturangaben belegt.

Im zweiten Teil der Arbeit, der Entwicklung eines Modells zur Vorhersage der Leguminosendichte, wurden zur Bestimmung geeigneter Variablen zunächst Korrelationsanalysen zwischen der Leguminosendichte und sechs Klimawerten sowie neun Bodenwerten durchgeführt. Dabei wurde festgestellt, dass die Leguminosendichte durch die mittlere Jahressumme der Niederschläge im Wesentlichen bestimmt wird. Die entsprechende Funktion, die beide Größen koppelt, ist eine Maximumfunktion, die eine niedrige Leguminosendichte für geringe und für sehr hohe Niederschläge vorhersagt. Die größte Leguminosendichte mit bis zu 35 Prozent Anteil der Leguminosenbiomasse an der Gesamtbiomasse ergibt sich für eine mittlere Jahressumme der Niederschläge von rund 1 250 mm.

Die Validierung der beiden Modelle hat eine verhältnismäßig gute Übereinstimmung der Modellergebnisse mit den verfügbaren Beobachtungsdaten gezeigt.

8 Anhang

8.1 Benutzte Erlenstandorte

Tabelle 8.1 enthält alle zur Konstruktion des Alnus Distribution Model benutzten Daten zur Erlenverbreitung weltweit. Insgesamt wurden Datensätze für die Erlenverbreitung an 410 Standorten in sieben Datenbanken gefunden [48, 230, 111, 244, 130, 77, 62]. Neben der Höhenlage des Standorts und seinen Koordinaten wurden auch Angaben zur mittleren Jahrestemperatur und zur Jahressumme der Niederschläge aus der jeweiligen Datenbank entnommen. Für den Fall, dass die Originalangaben diese Klimawerte nicht enthielten, wurden diese aus einem gitterbezogenen Datensatz [39] entnommen, nachdem der jeweilige Standort nach seinen Koordinaten einem Gitterelement zugeordnet worden war. Die Höhenangaben sowie die Klimawerte wurden dann auf Plausibilität überprüft und nötigenfalls korrigiert.

Tab. 8.1: Die für die Konstruktion des Alnus Distribution Model benutzten Erlenarten und ihre Standorte aus sieben Datenbanken. Alle Angaben wurden manuell auf ihre Plausibilität hin geprüft und gegebenenfalls entsprechend korrigiert (siehe Material und Methode). Klimawerte, die aus einem gitterbezogenen Datensatz hinzugefügt werden mussten sind fett hervorgehoben. Die jeweilige Erlenart wird jeweils in der linken Spalte vor ihren Standorten genannt. Standort: Lage der Standorte. Höhe: Die Höhenlage der Standorte (msm). Lat.: Geografische Breite. Lon.: Geografische Länge. Temp.: Mittlere Jahrestemperatur des jeweiligen Standorts (°C). Nied.: Mittlere Jahressumme der Niederschläge des jeweiligen Standorts (mm).

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
<i>A. acuminata</i> HBK(91)					
Argentina, Catamarca	1 507	27°23'44" S	65°58'53" W	13.1	929
Argentina, Tucuman	2 340	26°57' S	65°46' W	13.9	555
Brazil, Amazonas	253	8°49'00" S	74°54'00" W	20.2	958
Bolivia, Provincia Sud Cinti	2 340	21°4'12" S	64°21'36" W	17.1	1 288
Bolivia, Chuquisaca, Cerro Bufete	2 250-2 300	20°50' S	64°22' W	18.6	839
Bolivia, Chuquisaca	3 183	18°57'52" S	65°20'38" W	13.9	899
Bolivia, Chuquisaca	2 552	19°37'24" S	64°19'02" W	18.6	1 079
Bolivia Chuquisaca, San Lorenzo	1 840	19°57'06" S	64°14'24" W	17.2	1 228
Bolivia, Chuquisaca, Primera Seccion Monteagudo	2 438	20°12'04" S	64°17'54" W	18.4	704
Bolivia, Cochabamba, Siberia	2 700	17°46'59" S	64°47'39" W	16.9	708
Bolivia, Cochabamba, Siberia	2 950	17°48'45" S	64°45'59" W	16.9	708
Bolivia, la Paz	3 600	16°31' S	68°08' W	8.3	660
...					

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
Bolivia, la Paz,					
Parque Nac. de Choq.	3 550-3 680	16°56' S	67°17' W	17.1	540
Bolivia, la Paz	3 550-3 850	16°57' S	67°10' W	17.1	540
Bolivia, la Paz					
Anmi, Apolobamba	2 530	15°11'24'' S	68°53'08'' W	13.1	615
Bolivia, Potosi	3 280	18°52'59'' S	65°26'25'' W	14.2	1 453
Bolivia, Santa Cruz	2 580	18°43' S	64°01' W	18.5	1 375
Bolivia, Santa Cruz	1 700	18°12'00'' S	63°52'05'' W	18.6	824
Bolivia, Santa Cruz					
de la sierra	450	12°24' S	85°32' W	8.5	652
Bolivia, Santa Cruz, Guapural	2 150	18°40' S	64°01' W	18.6	524
Bolivia, Santa Cruz, Siberia	2 850	17°50'38'' S	64°41'34'' W	14.2	1 453
Bolivia, Tarija	1 480	22°06' S	64°40' W	13.3	660
Bolivia, Tarija	2 260-2 380	22°10'44'' S	64°36'33'' W	13.3	660
Kolombien, Cauca	2 973	2°42'12'' N	76°08'08'' W	13.2	1 350
Costa Rica, San Isidro	2 006	9°28'48'' N	83°40'48'' W	13.2	2 679
Costa Rica, Alajuela, monteverde	1 100	10°22'00'' N	84°47'00'' W	14.6	2 330
Costa Rica, Cartago,					
Cerro de la Muerte	1 750	9°45'00'' N	83°57'00'' W	17.0	2 195
Costa Rica, Heredia	2 500	10°07'48'' N	84°05'24'' W	17.0	2 195
Costa Rica, Limon	2 400	9°25'12'' N	83°18'00'' W	20.5	4 136
Costa Rica, Limon	2 500	9°07'15'' N	82°57'55'' W	19.5	1 875
Costa Rica, San Jose					
Cerros Escazala Carpintera	1 950-2 100	9°50'24'' N	84°07'12'' W	18.0	4 800
Costa Sica, San Jose	1 653	9°40' N	84°00' W	18.0	4 800
El Salvador, Santa Ana,					
Volcan de Santa Ana	2 055	13°52' N	89°37'46'' W	20.6	1 600
Honduras, Lempira, Celaque	2 100	14°33' N	88°40' W	17.8	1 113
Ekuador, Azuay	2 500	2°55'12'' S	78°59'55'' W	13.7	555
Ekuador, Azuay	3 120	03°08' S	79°02' W	14.8	626
Ekuador, Canar	30	2°30' S	78°53' W	24.6	2 330
Ekuador, Canar	2 000	2°30'36'' S	79°07'12'' W	10.3	495
Ekuador, Canar	3 340	2°34' S	78°56' W	10.3	495
Ekuador, Carchi	2 950	0°37' N	77°58' W	14.6	1 151
Ekuador, Chimborazo	2 840	2°15'24'' S	78°48'30'' W	13.7	555
Ekuador, Chimborazo	2 690	1°31'09'' S	78°30'08'' W	13.2	630
Ekuador, Chimborazo, Palictahua	2 800	1°30' S	78°27' W	13.2	630
Ekuador, Chimborazo, Licto	2 900	1°46' S	78°36' W	13.0	914
Ekuador, Cotopaxi	2 680	0°58' S	77°47' W	18.5	1 378
Ekuador, Cotopaxi	3 020	0°47' S	78°34' W	18.5	1 378
Ekuador, El Oro	3 011	03°33' S	79°11' W	14.8	626
Ekuador, El Oro	3 000-3 100	3°30' S	79°28' W	14.8	626
Ekuador, Imbabura	2 900	0°22' N	78°03' W	13.9	1 099

...

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
Ekuador, Imbabura	3 100	0°12' S	78°22' W	10.8	1 258
Ekuador, Loja	2 400	03°38' S	79°14' W	13.4	692
Ekuador, Loja, Cerro Villonaco	2 340	04°01'08" S	79°14'41" W	16.5	910
Ekuador, Loja	2 700	04°25' S	79°15' W	16.5	910
Ekuador, Loja	2 610	03°54'08" S	79°14'54" W	13.4	692
Ekuador, Napo	2 650	0°23' S	78°01' W	10.8	1 258
Ekuador, Napo	3 200-3 250	0°13' S	78°3' W	10.8	1 258
Ekuador, Pichincha	3 000-3 500	0°27' S	78°18' W	10.8	1 258
Ekuador, Pichincha	3 000-3 500	2°22' S	78°27' W	13.4	849
Ekuador, Tungurahua	2 800-3 000	1°25' S	78°26' W	13.0	914
Ekuador, Tungurahua	3 400	1°26' S	78°07' W	13.0	914
Ekuador, Zamora-chinchiipe	2 310	03°58' S	79°04' W	13.4	692
Ekuador, Zamora-chinchiipe	2 254	04°24'43" S	79°09'33" W	16.5	910
Mexico, Chiapas	1 800	15°06'00" N	92°05'24" W	18.7	2 330
Mexico, Chiapas	1 600	16°51'00" N	92°28'48" W	17.6	1 207
Mexico, Chiapas	1 400	16°46'48" N	92°30'36" W	17.6	1 207
Mexico, Chihuahua	1 560	28°30' N	105°59' W	17.6	1 198
Mexico, Guerrero	1 160	17°40' N	100°00' W	20.7	1 412
Mexico, Jalisco	600	20°57'36" N	103°55'12" W	18.1	1 550
Mexico, Mexico	2 500	19°20' N	99°30' W	13.2	719
Mexico, Michoacan	2 700	19°10' N	101°50' W	17.3	539
Mexico, Oaxaca	1 650	17°00' N	96°30' W	18.5	716
Mexico, Oaxaca	2 300	17°44' N	97°06' W	16.9	806
Mexico, Oaxaca	1 600	17°45' N	96°30' W	17.0	437
Mexico, Puebla	1 500-2 000	18°50' N	98°00' W	10.5	1 150
Mexico, Jesus del Monte	2 100	19°39'59" N	101°9'9" W	17.3	539
Mexico, Mun. de Totontepec	1 900	17°15'00" N	96°1'23" W	18.5	668
Mexico, Rancho Mitzitón	2 383	16°38'40" N	92°32'40" W	18.7	1 097
Mexico, S. Pablo Macuiltianguis	2 100	17°33'00" N	96°3'00" W	20.6	1 600
Panama,					
Despues de Altos	1 670	8°30'00"N	82°30'00" W	18.5	2 333
Panama, Parque					
Internacional la Amistad	1 500	8°34'00"N	83°52'00" W	14.6	2 776
Peru, Cajamarca	2 970	7°01'28" S	78°54'59" W	13.8	600
Peru, Cajamarca	2 800	6°30' S	79°03' W	18.6	824
Peru, Cusco, Vilcabamba	2 650	13°03'46" S	72°55'51" W	11.0	929
Peru, Cusco, Limatambo	2 450-2 710	13°33'10" S	72°32'11" W	8.6	1 090
Peru, Huanuco	2 430	9°35' S	76°05' W	13.5	661
Peru, Celendin-Balsas	2 700	6°52'20" S	78°7'20" W	13.1	649
Peru, Challhuanca	2 887	14°3'00" S	73°15'00" W	7.0	749
Peru, Choctamal	2 400	6°24'00" S	77°57'60" W	18.7	1 071
Peru, Pedro Ruíz-Moyobamba	2 000	6°00'00" S	78°00'00" W	17.2	768
Peru, Province of Huanuco	2 800	9°55'20" S	76°13'48" W	17.2	1 258

...

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
Peru, Tankarpata	3 500	13°31'12" S	71°58'12" W	12.0	899
<i>A. barbata</i> C. A. MEY (2)					
Republic of Georgia	1 150	41°36'06" N	41°51'00" E	12.8	1 797
Republic of Georgia, kartli	1 200	41°48'15" N	42°29'56" E	6.3	715
<i>A. cordata</i> (LOISEL.) DUBY. und <i>A. subcordata</i> C.A. MEY (3)					
Niederlande	0	52°37' N	5°51' E	8.9	1 105
Deutschland, NRW	130	51°38'41" N	7°36'59" E	12.3	621
Belgien, Hainaut	400	50°24'00" N	6°44'00" E	6.2	764
<i>A. cremastogyne</i> BURKILL (1)					
China, Yunnan	2 050-2 200	27°48'05" N	98°34'07" E	6.9	779
<i>A. crispa</i> (DRYAND. IN AIT.) PURSH (1)					
USA, North Carolina, Mitchell	1 900	36°07' N	82°07' W	11.9	1 290
<i>A. fernandi-coburgii</i> C.K. SCHNEIDER (1)					
China, Yunnan	2 050-2 200	27°48'05" N	98°34'07" E	6.3	779
<i>A. firma</i> SIEB. & ZUCC. (1)					
Japan, Ibaraki	60	36°30'05" N	140°21'00" E	12.4	1 529
<i>A. formasana</i> (BURKILL) MAKINO (4)					
China	2 800	26°24'67" N	97°33'01" E	11.0	1 532
Chinese, Taipei	1 890	23°16'48" N	120°53'24" E	19.4	1 872
Chinese, Taipei	2 100	23°31'12" N	120°53'24" E	13.6	2 801
Chinese, Taipei	1 130	24°22'12" N	121°44'24" E	15.8	2 600
<i>A. fruticosa</i> (DU ROI) SPRENG. (1)					
Russland, Primorminye	1 600	43°20'36" N	133°39'23" E	-2.1	704
<i>A. glutinosa</i> (L.) GAERTEN (33)					
Andora, Sant Julia de Loria	840	42°32'24" N	1°34'12" E	10.3	1 095
Belgium, Hainaut	0	50°38'41" N	3°16'59" E	10.7	1 088
France					
Gorges de Montcheyrol	235	45°19'48" N	1°17'24" E	12.1	915
France, Znieff, Vallee de Llo	2 200	42°25'12" N	2°4'48" E	18.6	814
Republic of Georgia, Ajara	400	41°30'46" N	41°48'29" E	13.6	1 062
Spanien	800	42°5'24" N	5°5'24" W	13.0	645
Spanien, Alcalá de los Gazules	115	36°28'12" N	5°40'12" W	13.9	1 154
Spanien, Alcaraz					
Marge del Riu Guadalmena	1 420	38°37'12" N	2°22'12" W	11.4	587
Spanien, Badajoz	230	38°52'12" N	6°51'48" W	16.3	510
Spanien, Cordoba	260	37°55'48" N	4°58'48" W	15.8	671
Spanien					
Desembocadura de la Galera	10	40°42'36" N	0°30'48" E	16.8	602
Spanien, Ginestar	30	41°1'48" N	0°40'48" E	13.0	1 004
Spanien, Guadalupe					
Ermita del Humiladero	980	39°30'00" N	5°22'48" W	13.9	1 168
Spanien, Higuera la Real	570	38°8'24" N	6°39'36" W	15.1	758
Spanien, Macanes	60	41°43'48" N	2°37'48" E	17.7	1 124
...					

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
Spanien, Marin	0	42°24'36" N	8°42'00" W	14.3	1 461
Spanien, Noguera Ribagorcana	287	41°5'24" N	0°6'00" E	12.9	716
Spanien, Rio del Herradero	280	40°00'00" N	5°30'00" W	10.4	972
Spanien, Rio Ebro					
Pesquera de Ebro	0	42°43'12" N	3°43'48" W	10.6	694
Spanien, Rio Ladrillar	330	40°20'24" N	6°10'12" W	13.8	555
Spanien, Riosa, La Vara	550	43°13'12" N	5°51'36" W	13.8	911
Spanien, Salinas					
San Juan de Nieva	1 490	43°4'48" N	5°4'48" W	13.8	953
Spanien, Sallent	0	41°46'12" N	1°51'36" E	14.7	569
Spanien, Uraska, Arridantza	1 030	42°47'24" N	2°16'48" W	10.4	501
Spanien, Valdes, Cuevas	0	43°33'36" N	7°42'36" W	15.3	977
Spanien, Vegarienza	1 260	42°48'36" N	5°58'48" W	13.3	1 052
USA, Missouri, boone	250	39°02'00" N	92°20'00" W	12.5	954
USA, Missouri, bollinger	380	37°20'00" N	91°02'00" W	13.6	1 108
USA, Missouri, shannon	250	37°09'00" N	91°23'00" W	13.6	1 108
USA, Missouri, dade	350	37°26'00" N	93°51'00" W	14.1	1 437
USA, Missouri, crawford	305	37°58'00" N	91°17'00" W	12.9	1 092
USA, Missouri, greene	280	37°16'00" N	93°21'00" W	13.6	1 062
USA, Montana, flathead	900	48°20'00" N	114°15'01" W	4.5	791
<i>A. hirsuta</i> (FISCHER) C.K. SCHNEIDER (3)					
Russland, Primorminye	200-400	43°06'11" N	131°31'32" E	4.3	774
Russland, Primorminye	0-50	42°52'16" N	133°47'37" E	4.6	768
Russland, Primorminye	50-100	42°35'53" N	131°12'15" E	4.8	776
<i>A. incana</i> (L.) MOENCH (46)					
USA, Alaska, 91 Copper R. Basin, Richardson Hwy.	420	61°48'00" N	145°12'00" W	-2.3	1 094
USA, Alaska, Copper R. Basin, Richardson Hwy.	500	62°13'48" N	145°21'36" W	-2.3	1 108
USA, Alaska, Tanana Valley Mile 1302 USA, Alaska Hwy.	430	63°18'36" N	142°36'00" W	-4.0	1 547
USA, Alaska, Tanana Valley R.	480	63°52'48" N	144°54'00" W	-5.2	899
USA, Alaska, Yukon-Tanana	610	65°15'00" N	143°41'24" W	-7.8	769
USA, Alaska, Yukon Flats, Yukon R. 40 km below Circle	360	65°57'00" N	144°7'48" W	-6.1	689
USA, Alaska, Wickersham Dome Fire Research Area	270	65°9'00" N	147°52'48" W	-6.6	208
USA, Alaska Yukon Flats, Moose Lake area	250	66°6'36" N	148°7'48" W	-5.9	195
USA, Greater Anchorage	500	61°00' N	149°00' W	-3.3	360
USA, Maine, Franklin	353	44°54'00" N	70°27'00" W	4.1	1 330
USA, Massachusetts, Middlesex	410	42°30'00" N	71°20'00" W	8.8	1 145
USA, Michigan, Manistee	320	44°20'00" N	86°03'00" W	7.8	804
...					

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
USA, New York, Franklin	500	44°16'50" N	74°16'20" W	5.8	1 053
USA, Oregon, Umatilla	1 170	45°30'01" N	118°30'01" W	8.2	331
USA, Oregon, Clatsop	500	45°58'00" N	123°40'00" W	8.8	1 124
USA, Oregon, Grant	1 300	44°30'01" N	119°00'01" W	4.5	809
USA, Rhode Island, Providence	100	41°50'00" N	71°36'00" W	12.7	989
USA, Wisconsin, Sauk	210	43°27'00" N	89°57'00" W	10.4	1 094
USA, Wisconsin	305	43°40'01" N	88°11'49" W	10.9	959
Deutschland, NRW	405	50°24'00" N	6°44'00" E	7.3	652
USA, California, Plumas	1 950	39°59'00" N	120°52'00" W	9.8	510
USA, California, Sierra	1 585	39°35'00" N	120°33'00" W	9.8	518
USA, California, Butte	1 372	39°39'00" N	121°34'00" W	13.7	532
USA, California, Plumas	1 432	39°59'00" N	120°52'00" W	7.9	809
USA, Colorado Lake	3 066	39°17'05" N	106°26'49" W	-1.6	386
USA, Missouri, McDonald	330	36°38'00" N	94°21'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Douglas	320	36°57'00" N	92°29'00" W	13.1	955
USA, Missouri, Dent	365	37°38'00" N	91°31'00" W	13.1	1 009
USA, Alaska, Beaver Creek Area	180	66°12'36" N	164°55'27" W	-6.0	323
Kanada, Attawapiskat River	110	53°7'48" N	84°34'00" W	-2.8	684
Kanada, Big Trout Lake	70	53°48'36" N	83°18'00" W	-2.1	615
Kanada, Fort McPherson	280	67°25'48" N	89°52'48" W	-7.7	318
Kanada, Fort Smith (NT), On bank of Slave River	780	60°00'00" N	134°52'40" W	-3.2	339
Kanada, Horn Lake, Flood plain of Rat River	50	67°43'48" N	111°52'53" W	-11.6	234
USA, Alaska, Cook Inlet, Potter Marsh	860	61°6'00" N	136°00'00" W	-4.8	555
USA, Alaska, Cook Inlet, Susitna Clearcut Res. Area	250	62°16'48" N	149°54'24" W	-2.2	305
USA, Alaska, Cook Inlet, Susitna Clearcut Res. Area	700	62°18'36" N	149°34'48" W	-2.8	345
USA, Alaska, Kenai Mts.	0	60°54'00" N	150°7'36" W	-3.0	527
USA, Alaska, Matanuska Valley, Matanuska	20	61°31'48" N	149°00'00" W	-8.4	330
USA, Alaska, Richardson Hwy.	1 000	64°1'24" N	149°13'48" W	-5.0	644
USA, Alaska, Talkeetna Mts. Mile 73 Glenn Hwy.	1 100	61°46'48" N	145°42'36" W	-4.5	585
USA, Alaska, Tanana Lowlands, Tanana River	250	64°43'48" N	148°27'00" W	-4.2	240
USA, Alaska, Tanana River	118	64°42'36" N	148°9'00" W	-4.1	343
USA, Massachusetts, Wakefield	30	42°30'00" N	71°04'22" W	8.8	1 145
USA, Wisconsin, Iowa	40	42°59'24" N	71°3'36" W	8.0	818
USA, Wisconsin, Marinette	480	45°20'24" N	90°7'58" W	6.1	775

A. inokumae S. MURAI & KUSAKA. und *A. trabeculosa* HAND. & MAZZ (1)

...

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
Japan, Hokkaido	95	42°03'05" N	141°36'00" E	9.5	1 100
<i>A. japonica</i> (THUNB.) STEUD. (2)					
Russland, Primorminye	0-50	42°52'16" N	133°47'37" E	4.4	764
Russland, Primorminye	50-100	42°35'53" N	131°12'15" E	4.8	776
<i>A. jorullensis</i> KUNTH (33)					
Guatemala, Huehuetenango, La miona	3 100	15°47'24" N	91°30'40" W	19.2	1 209
Guatemala, Huehuetenango, Chemal	3 030	15°40' N	91°35' W	19.2	1 209
Guatemala, Solola	1 600	14°40' N	91°15' W	16.4	2 186
Guatemala, Totonicapan, Sierra maria tecun	3 200	14°54'48" N	91°19'21" W	16.3	2 500
Mexico, Chiapas	1 700-1 900	16°30' N	92°30' W	18.7	1 097
Mexico, Chiapas	1 700	15°22'12" N	92°16'12" W	18.7	2 330
Mexico, Chiapas	2 800	15°26'24" N	92°19'12" W	18.7	2 330
Mexico, Distrito federal	2 650	19°15' N	99°10' W	13.1	1 180
Mexico, Durango	2 400	24°50' N	104°50' W	15.3	465
Mexico, Guerrero	2 490	17°40' N	100°00' W	20.7	1 412
Mexico, Guanajuato	2 450	21°00' N	101°00' W	18.4	1 390
Mexico, Jalisco	2 035	22°53'32" N	103°52'35" W	18.1	1 550
Mexico, Mexico	3 500	19°20' N	99°30' W	13.2	719
Mexico, Michoacan	920	19°10' N	101°50' W	17.3	539
Mexico, Michoacan	2 440	19°22' N	101°19' W	18.5	716
Mexico, Morelos	2 600	18°45' N	99°00' W	20.2	980
Mexico, Oaxaca	2 730	17°00' N	96°30' W	17.0	1 248
Mexico, Queretaro	2 800	21°00' N	99°55' W	14.1	914
Mexico, Veracruz	2 400	19°20' N	96°40' W	13.4	667
Mexico, Veracruz	3 300	19°31' N	97°12' W	14.3	814
Argentinien, Jujuy	2 600	23°30' S	64°59' W	15.4	650
Kolombien, Caldas	2 900	05°30' N	75°48' W	16.2	958
Ekuador, Azuay	2 350	02°15' S	78°56' W	13.7	555
Ekuador, Canar	2 680	02°42' S	78°54' W	13.7	555
Ekuador, Chimborazo	2 900	01°40' S	78°39' W	13.2	630
Ekuador, Cotopaxi	2 772	0°35'40" S	78°49'54" W	18.1	1 307
Ekuador, Napo	700	0°30' N	77°46' W	17.1	1 243
Ekuador, Pichincha	2 812	0°15' N	79°30' W	17.1	1 700
Mexico, Puebla	2 500	18°50' N	98°00' W	20.2	958
Peru, Huanuco	2 205	09°51' S	76°03' W	13.5	661
Mexico, Tuxpan, Bolanos-Los Amoles	2 090	22°53'24" N	103°52'24" W	15.8	522
Mexico, Arroyo del Estafiate	1 830	21°51'36" N	103°55'12" W	17.3	765
Mexico, HUIRAMBA	3 400	19°32'24" N	101°25'48" W	18.5	716

A. mandshurica C. K. SCHNEIDER (1)

...

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
China, Yunnan	1 600	27°58'03" N	98°39'43" E	7.0	764
<i>A. matsumurae</i> CALLIER (1)					
Russland, Primorminye	0-50	42°52'16" N	133°47'37" E	-0.4	431
<i>A. maritima</i> (MARSH.) NUTT. (4)					
USA, Delaware Sussex, Angola	10	38°42'00" N	75°25'00" W	13.9	1 093
USA, Georgia, Bartow	204	34°07'45" N	84°56'55" W	13.4	1 378
USA, Oklahoma, Johnston	219	34°19'17" N	96°35'44" W	17.3	963
USA, 9.7 km NW of Tichomingoc	250	34°19'12" N	96°42'00" W	17.5	896
<i>A. maximowiczii</i> CALLIER (1)					
Japan, Hokkaido	95	42°22'13" N	140°31'00" E	-4.7	579
<i>A. nepalensis</i> D. DON und <i>A. nitida</i> (6)					
China, Yunnan	1 600	27°58'03" N	98°39'43" E	6.8	749
China, Yunnan	2 050-2 200	27°48'05" N	98°34'07" E	6.7	820
Vietnam, Cao bang	1 050-1 100	22°44' N	105°50' E	17.3	963
Vietnam, Ha giang	1 000	23°09'04" N	104°59'53" E	17.1	540
Vietnam, Ha giang	1 200-1 500	22°37'24" N	104°38'00" E	18.1	1 550
Vietnam, Quan Ba District	700	23°9'00" N	104°53'24" E	17.1	540
<i>A. oblongifolia</i> TORR (5)					
USA, Arizona, Coconino	1 620	36°05'00" N	112°08'00" W	10.9	922
USA, Arizona,					
Pima Coronado National	1 620	32°21'41" N	110°42'48" W	16.7	690
USA, Arizona, Graham	1 855	32°39'12" N	109°48'44" W	18.6	839
Mexico, Sonora	5 700	29°20' N	110°40' W	17.1	525
Mexico, Sonora	2 200	30°56' N	109°58' W	16.5	910
<i>A. pendula</i> MATSUM und <i>A. sieboldiana</i> MATSUM (1)					
Japan, Ohira-Yama	120	42°38'00" N	140°08'00" E	8.8	1 056
<i>A. rhombifolia</i> NUTT. (3)					
USA, California, Butte Oroville-quincy	1 600	39°39'00" N	121°34'00" W	16.8	660
USA, California, Riverside	1 300	33°44'00" N	116°03'00" W	17.5	869
USA, Idaho, Custer	2 800	44°52'31" N	114°13'15" W	-3.6	360
<i>A. rubra</i> BONG. (22)					
Kanada, British Columbia	25	53°05'45" N	127°47'00" W	-0.3	769
USA, California, Marin	120	38°04'00" N	122°44'00" W	14.9	664
USA, Missouri, Dade	380	37°12'42" N	93°51'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Crawford	309	37°51'00" N	91°17'00" W	12.9	1 092
USA, Montana, Flathead	1 260	48°27'31" N	114°15'01" W	5.9	937
USA, Missouri, Newton	340	36°42'59" N	94°21'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Iron	360	37°39'34" N	90°42'00" W	12.9	1 092
USA, Missouri, Boone	240	39°28'23" N	92°20'00" W	12.5	954
USA, Missouri, Bollinger	185	37°49'16" N	90°02'00" W	12.9	1 092
USA, Missouri, Saint clair	230	38°21'03" N	93°46'00" W	13.3	1 008
USA, Oregon, Washington	90	56°36'17" N	123°12'50" W	-3.5	377
USA, Oregon, Tillamook	180	45°31'00" N	123°43'00" W	9.7	1 288
...					

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
USA, Oregon, Lane	260	43°55'00" N	122°50'00" W	8.8	1 124
USA, Washington, Clallam	120	47°57'56" N	124°23'20" W	8.2	332
USA, Washington, Snohomish	200	48°03'00" N	121°43'00" W	6.3	779
USA, Washington, King	900	47°28'00" N	121°49'00" W	6.2	764
USA, Washington, Pacific	300	46°34'00" N	123°43'00" W	10.2	1 079
USA, Washington, Skagit	0	48°32' N	122°37' W	10.5	1 150
USA, Alaska, Coast Mts., Skagway, 2 km E of town	0	59°27'36" N	135°18'36" W	4.7	794
USA, Oregon, 11310 Parson R.	1 200	56°36'00" N	123°12'36" W	-3.5	377
USA, Oregon, Saddle Mt.	400	45°58'48" N	123°43'12" W	9.7	1 288
USA, Washington Pacific	280	46°33'36" N	123°46'48" W	10.2	1 079
<i>A. rugosa</i> (DU ROI) SPRENG. (11)					
USA, Arkansas, Garland	150	34°34'00" N	93°09'00" W	16.1	1 349
USA, Arkansas, Montgomery	150	34°32'00" N	93°39'00" W	16.1	1 337
USA, Connecticut, New Haven	90	41°24'00" N	72°56'00" W	10.7	1 088
USA, Georgia, Clarke	220	33°57'00" N	83°23'00" W	17.2	1 297
USA, Iowa, Allamakee	330	43°17'00" N	91°22'00" W	8.0	818
USA, Michigan, Baraga	536	46°39'00" N	88°22'00" W	4.7	819
USA, Missouri, Saint Louis city	160	38°36' N	90°15' W	13.1	955
USA, Vermont, Chittenden	160	44°27'00" N	73°03'00" W	7.2	984
USA, Wisconsin, Ashland	270	46°24'00" N	90°50'00" W	4.7	815
USA, Wisconsin, Bayfield	370	46°33'00" N	91°09'00" W	4.5	791
USA, Wisconsin, Oconto	240	45°00'02" N	88°11'00" W	6.1	775
<i>A. serrulata</i> (AIT.) WILLD (70)					
USA, Alabama, Barbour	170	31°53'00" N	85°27'00" W	18.5	1 391
USA, Alabama, Geneva	70	31°06'00" N	85°51'00" W	18.5	1 391
USA, Arkansas, Newton	430	35°56'00" N	93°12'00" W	15.0	1 226
USA, Arkansas, Polk	180	34°30'01" N	94°16'00" W	14.3	1 091
USA, Arkansas, Montgomery	180	34°32'00" N	93°39'00" W	16.1	1 337
USA, Colorado, Gunnison	2 800	38°42'00" N	107°04'00" W	4.5	764
USA, Colorado, Eagle	2 635	39°38'00" N	106°42'00" W	-1.4	380
USA, Colorado, Gilpin	2 850	39°51'00" N	105°31'00" W	-1.5	385
USA, Florida, Okaloosa	20	30°41'28" N	86°34'16" W	19.6	1 552
USA, Georgia, Oglethorpe	200	33°52'00" N	83°05'00" W	17.2	1 297
USA, Georgia, Elbert	200	34°07'00" N	82°52'00" W	16.9	1 214
USA, Louisiana, Ouachita	20	32°29'00" N	92°09'00" W	18.4	1 390
USA, Louisiana, Lincoln	50	32°37'00" N	92°39'00" W	18.1	1 307
USA, Louisiana, Jackson, Chatham	70	32°20'00" N	92°33'00" W	18.4	1 390
USA, Maryland, Montgomery	110	39°04' N	77°00' W	12.6	1 000
USA, Massachusetts, Middlesex Arlington	50	42°30'00" N	71°20'00" W	8.8	1 145
USA, Massachusetts, Hampden	50	42°10'00" N	72°35'00" W	8.9	1 105
USA, Maine, Franklin	350	44°54'00" N	70°27'00" W	4.1	1 330
USA, Massachusetts, Middlesex	90	42°34'00" N	71°27'00" W	8.8	1 145
...					

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
USA, Michigan, Manistee	200	44°20'00" N	86°03'00" W	7.8	804
USA, Mississippi, Jones	70	31°40'21" N	89°09'27" W	16.9	1 214
USA, Mississippi, Marshall	160	34°48'09" N	89°31'51" W	14.2	1 423
USA, Missouri, Saint Francois	244	38°00' N	90°31' W	13.1	955
USA, Missouri, Washington	300	37°49' N	90°56' W	12.9	1 092
USA, Missouri, Iron	250	37°32' N	90°38' W	12.9	1 092
USA, Missouri, Stoddard	70	36°15'01" N	89°57'00" W	15.6	1 244
USA, Missouri, Butler	90	36°43'00" N	90°24'00" W	15.6	1 244
USA, Missouri, Crawford	300	37°51'00" N	91°17'00" W	13.6	1 108
USA, Montana, Flathead	1 267	48°27'81" N	114°15'01" W	4.7	794
USA, Missouri, Newton	340	36°42'59" N	94°21'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Stoddard	70	36°15'01" N	89°57'00" W	15.6	1 244
USA, Missouri, Texas	360	37°19'00" N	91°58'00" W	13.6	1 108
USA, Missouri, Newton	310	36°55'00" N	94°21'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Iron	390	37°35'00" N	90°42'00" W	12.9	1 092
USA, Missouri, Boone	190	39°02'00" N	92°20'00" W	12.5	954
USA, Missouri, Bollinger	150	37°20'00" N	90°02'00" W	13.6	1 108
USA, Missouri, Saint clair	240	38°02'00" N	93°46'00" W	13.6	1 062
USA, Missouri, Miller	220	38°13'00" N	92°26'00" W	13.3	1 008
USA, Missouri, Newton	325	36°55'00" N	94°21'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Shannon	240	37°09'00" N	91°23'00" W	13.6	1 108
USA, Missouri, Dade	320	37°26'00" N	93°51'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Crawford	300	37°58'00" N	91°17'00" W	13.6	1 108
USA, Missouri, Reynolds	290	37°23'00" N	90°59'00" W	12.9	1 092
USA, Missouri, Maries	200	38°10'00" N	91°53'00" W	13.1	1 009
USA, Missouri, Phelps	250	37°54'00" N	91°50'00" W	13.1	1 009
USA, Missouri, Bollinger	145	37°20'00" N	90°02'00" W	15.6	1 244
USA, Missouri, Lawrence	375	37°07'00" N	93°50'00" W	16.1	1 337
USA, Missouri, Mcdonald	330	36°38'00" N	94°21'00" W	14.3	1 091
USA, Missouri, Douglas	320	36°57'00" N	92°29'00" W	13.6	1 108
USA, Missouri, Dent	350	37°38'00" N	91°31'00" W	13.1	1 009
USA, North Carolina, Burke	970	36°04' N	81°48' W	11.9	1 290
USA, North Carolina, Jackson	950	35°16'00" N	83°08'00" W	12.4	1 529
USA, North Carolina, Cherokee Nantahala National Forest	1 050	35°11'36" N	84°02'40" W	14.1	1 437
USA, North Carolina, Transylvania	730	35°28' N	83°15' W	12.4	1 529
USA, North Carolina, Beaufort	0	35°26'00" N	76°52'00" W	17.0	1 177
USA, Oklahoma, Mccurtain	240	34°10'00" N	94°46'00" W	17.0	1 181
USA, Pennsylvania, Clearfield	420	41°07'31" N	78°45'01" W	8.8	1 056
USA, South Carolina, Union Sumter National Forest	180	34°36'42" N	81°45'16" W	16.9	1 214
USA, South Carolina, Chesterfield	70	34°34' N	79°53' W	17.2	1 227
USA, Tennessee, Greene	700	35°52' N	82°49' W	11.0	1 532
...					

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
USA, Virginia, Fairfax	130	38°51'00" N	77°21'00" W	13.8	979
USA, Arkansas, Garland	160	34°34'12" N	93°9'00" W	16.1	1 349
USA, Arkansas, Montgomery	250	34°32'24" N	93°39'36" W	16.1	1 337
USA, Arkansas, Newton	110	35°54'36" N	93°13'12" W	15.0	1 226
USA, Florida, Eglin Air Force Base	200	30°41'24" N	86°34'12" W	19.6	1 552
USA, Georgia, Oglethorpe	180	33°52'48" N	83°4'48" W	17.2	1 297
USA, Missouri, Brumley	160	38°5'24" N	92°29'24" W	13.3	1 008
USA, Missouri, Stoddard	170	36°51'00" N	89°56'24" W	15.6	1 244
USA, Oklahoma, Oachita Forest	450	34°36'00" N	94°24'00" W	17.0	1 181
USA, South Carolina, Cheraw	70	34°34'12" N	79°52'48" W	17.2	1 227
<i>A. sinuata</i> (REGEL) RYDB. (8)					
Kanada, British Columbia	25	53°09'00" N	127°46'00" W	8.5	652
USA, Montana, Mineral	1 400	47°08'00" N	114°58'00" W	-3.8	325
USA, Oregon, Marion	1 150	44°49' N	122°05' W	4.5	809
USA, Oregon, Union	820	45°22'00" N	118°00'01" W	8.2	331
USA, Oregon, Lane	260	43°55'00" N	122°50'00" W	-2.1	704
USA, Washington, King	950	47°28'00" N	121°49'00" W	6.2	764
USA, Washington, Chelan	1 500	47°53'00" N	120°38'00" W	7.9	696
USA, Washington, Yakima	320	46°28'00" N	120°40'00" W	-4.5	585
<i>A. tenuifolia</i> NUTT. (20)					
USA, Alaska Kenai Penin., Exit Glacier Road	240	60°11'24" N	149°34'48" W	-2.1	690
USA, Arizona, Apache-Sitgreaves Forest	2 800-3 000	35°00'30" N	109°22'30" W	4.7	815
USA, California, Butte Arniemins Island	1 320	39°39'00" N	121°34'00" W	9.2	755
USA, California, Inyo	240	36°35'00" N	117°25'00" W	13.8	979
USA, California, El Dorado	2 310	38°46'00" N	120°31'00" W	11.4	570
USA, Colorado, Jefferson	1 880	39°27' N	105°10' W	13.1	559
USA, Colorado, Larimer	2 190	40°40'00" N	105°28'00" W	11.1	972
USA, Colorado, Gunnison	2 880	38°42'00" N	107°04'00" W	6.5	601
USA, Colorado, Eagle	2 620	39°38'00" N	106°42'00" W	-5.6	869
USA, Colorado, Gilpin	2 850	39°51'00" N	105°31'00" W	-5.5	719
USA, Colorado, Boulder	2 170	40°05'00" N	105°21'00" W	-8.9	313
USA, Colorado, Saguache	2 300	38°05'00" N	106°15'02" W	-4.7	459
USA, Colorado, Summit	2 775	39°36'00" N	106°01'00" W	-3.6	360
USA, Idaho, Latah	990	47°07'31" N	117°00'01" W	-3.4	376
USA, Montana, Flathead	900	48°20'00" N	114°15'01" W	-8.9	311
USA, Nevada, Washoe Davis Creek Campground	1 820	40°45'01" N	119°37'31" W	-5.7	196
USA, Nevada, Elko	1 680	41°00'01" N	115°30'01" W	4.7	794
USA, New Mexico, San Miguel	1 780	35°22'30" N	105°15'00" W	-6.6	799
USA, Oregon, Deschutes	1 420	43°55'00" N	121°15'01" W	-8.5	314
...					

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
USA, Oregon, Lane	260	43°55'00" N	122°50'00" W	-8.9	311
<i>A. viridis</i> (CHAIX) D. C. (34)					
USA, Alaska Highway, Junction White and Koidern Rivers	350	63°10'48" N	139°36'00" W	-3.9	600
USA, Alaska Globe Creek, mile 38 on Elliot Hwy., Northwest of Fairbanks	790	65°16'48" N	148°7'48" W	-5.6	194
Kanada, Above Rodin Creek Camp, McQuesten Area	1 090	63°00'00" N	136°00'00" W	-5.5	737
Kanada, Aklavik, Mackenzie River Delta	520	66°13'48" N	135°00'00" W	-8.7	343
Kanada, Atlin	1 270	59°30'00" N	134°00'00" W	-2.1	615
Kanada, Bathurst Inlet	0	66°52'48" N	108°3'00" W	-12.8	199
Kanada, Burwash Landing, Kluane Lake	800	61°21'00" N	139°00'00" W	-4.3	585
Kanada, Cassiar Land Distr.	250	59°27'00" N	136°21'36" W	-1.2	453
Kanada, Clear Water Lake	230	56°7'48" N	74°31'48" W	-5.3	484
Kanada, Ferry Hill	1 050	63°24'26" N	136°40'48" W	-5.7	882
Kanada, Great Slave Lake	370	62°30'00" N	109°30'00" W	-7.0	286
Kanada, Hawley Lake, Sutton Narrows	120	54°30'00" N	84°19'30" W	-4.4	615
Kanada, Hebron Hebron Fjord	0	58°12'00" N	62°37'48" W	-4.7	579
Kanada, Inuvik, Airport	0	68°21'00" N	133°42'36" W	-7.6	317
Kanada, Kuujuaq, Ungava Bay	220	56°6'00" N	68°24'00" W	-5.0	503
Kanada, Lac Nichicun, Nitchequon Station	530	53°12'00" N	70°54'00" W	-4.0	616
Kanada, North of McQueston River	450	63°33'00" N	137°27'00" W	-6.7	917
Kanada, Northwest Territories	300	62°16'48" N	103°6'36" W	-9.2	273
Kanada, Nunavut	280	60°00'00" N	98°9'36" W	-8.5	316
Kanada, NW. Extremity of Nueltin Lake	270	60°36'36" N	99°54'36" W	-8.6	304
Kanada, NW. Shore of Thelon River	230	63°51'36" N	104°1'48" W	-4.0	547
Kanada, NW. Shore of Thelon River	230	63°51'36" N	104°1'48" W	-6.4	153
Kanada, Attawapiskat Rapide River	60	52°54'00" N	83°31'48" W	-2.2	709
Kanada, Sandstone, E. Shore of Hanbury River at Helen Falls	200	63°37'48" N	104°42'00" W	-4.0	547
Kanada, S. End of L. Atlin.	910	59°6'00" N	133°49'48" W	-3.2	338
Kanada, Shingle Point, D.E.W., Line Site Mackenzie Bay	0	68°57'36" N	137°15'00" W	-11.2	350
Kanada, Taltheilei Narrows	156	62°34'48" N	111°28'36" W	-7.0	257
Kanada, Wood Buffalo National Park	210	59°30'36" N	111°27'36" W	-2.9	352
Niederlande, Gelderland	10	51°58' N	5°40' E	9.9	1 040
Schweiz, Graubunden	1 700	46°32'59" N	9°37'00" E	10.3	707
USA, Louisiana, Lincoln	40	32°37'00" N	92°39'00" W	18.1	1 307
USA, Massachusetts, Franklin	40	42°35'00" N	72°35'00" W	8.9	1 105

...

8 Anhang

Tab.8.1...

Standort	Höhe	Lat.	Lon.	Temp.	Nied.
USA, Idaho, Teton	2029	43°55'00" N	111°22'31" W	4.8	246
USA, Fort Severn	0	56°00'00" N	87°37'48" W	-4.8	556

Literaturverzeichnis

- [1] Adams, M. A., Simon, J., Pfautsch, S. (2010). Woody legumes: a (re)view from the South. *Tree Physiology* 30, 1072–1082.
- [2] Ammann, K. A. J. (1999). *Significance of legume, and symbiotic N₂ fixation for grassland ecosystems along an altitudinal gradient in the alps*. Ph. D. thesis, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich.
- [3] Aplin, T. E. H. (1975). *The Vegetation of Western Australia*. In: *Western Australian Year Book No. 14*. Australian Bureau of Statistics, Australia. Ed. Bartlett, W. M.
- [4] Arianoutsou, M., Thanos, C. A. (1996). Legume in the fire-prone mediterranean regions: an example from Greece. *Int. J. Wildland Fire* 6, 72–82.
- [5] Athar, M., Sultani, M. I., Gill, M. A., Anwar, M. M. (2007). Evaluation of soil physical properties as influenced by various green manuring legume, and phosphorus fertilization under rain fed conditions. *Int. J. Environ. Sci. Tech.* 4(1), 109–118.
- [6] Bader, M. Y. (2007). *Tropical alpine treelines: how ecological processes control vegetation patterning and dynamics*. Ph. D. thesis, University of Oldenburg Department of Biology, Environmental Sciences, Functional Ecology of Plants, Department of Biology, and Environmental Sciences Functional Ecology of Plants P.O.Box 2503, 26111, Oldenburg, Germany.
- [7] Balduino, A. P., Do, C. (2005). Fitossociologia e análise comparativa da composição florística do cerrado da flora de Paraopeba-MG. *R. Arvore, Vicosa-MG* 29, 25–34.
- [8] Balu, L. B., Carlos, A. B. (1996). World trends in fertilizer use and projections to 2020.
- [9] Bannett, S. J., Bullitta, S. (2003). Ecogeographical analysis of the distribution of six *Trifolium* species in Sardinia. *Biodiversit., Conservation* 12, 1455–1466.
- [10] Bartalev, S. A., Belward, A. S., Erchov, D. V., Isaev, A. S. (2003). A new SPOT4-Vegetation derived land cover map of Northern Eurasia. *Int. J. Remote Sensing* 24, 1977–1982.
- [11] Batjes, N. H. (1995). A homogenized soil data file for global environmental research: A subset of FAO, ISRIC and NRCS profiles (Version 1.0). *International soil reference information center* 95(10b), 1–43.

- [12] Batjes, N. H. (2002). Soil parameter estimates for the soil types of the world for use in global or regional modelling (Version 2.1). International Food Policy Research Institute (IFPRI) and International Soil Reference and Information Center (ISRIC), Wageningen. *Soil Use and Management* 18, 232–235.
- [13] Beadle, N. C. W. (1981). *The Vegetation of Australia*. Cambridge University Press., UK. Ed. Beadle, N. C. W.
- [14] Beale, P. E., Bounejmate, M., Lahlou, A., Marr, D. B. and Christiansen, S. (1993). Distribution of annual Trifolium species in Morocco. *Australian Journal of Agricultural Research* 44, 1303–1310.
- [15] Beale, P. E., Lahlou, A., Bounejmate, M. (1991). Distribution of wild annual legume species in Morocco and relationship with soil and climatic factors. *Australian Journal of Agricultural Research* 47(7), 1217–1230.
- [16] Beard, J. S., Chapman, A. R., Gioia, P. (2000). Species richness and endemism in the Western Australian Flora. *Journal of Biogeography* 27, 1257–1268.
- [17] Becker, M., Alazard, D., Ottow, J. C. G. (1986). Mineral nitrogen effect on nodulation nitrogen fixation of the stem–nodulating legume *Aeschynomene afraspera*. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 149, 485–491.
- [18] Bernstein, L., Bosch, P., Canziani, O., Chen, Z., Christ, R., Davidson, O., Hare, W., Huq, S., Karoly, D., Kattsov, V., Kundzewicz, Z. W., Liu, J., Lohmann, U., Manning, M., Matsuno, T., Menne, B., Metz, B., Mirza, M., Nicholls, N., Nurse, L., Pachauri, R., Palutikof, J., Parry, M., Qin, D., Ravindranath, N. H., Reisinger, A., Ren, J., Riahi, K., Rosenzweig, C., Rusticucci, M., Schneider, S., Sokona, Y., Solomon, S., Stott, P., Stouffer, R., Sugiyama, T., Swart, R.J., Tirpak, D., Vogel, C., Yohe, G. (2007). Climate Change 2007: synthesis report.
- [19] Bhansali, R. R. (2010). *Biology and multiplication of Prosopis species grown in the Thar desert*, Chapter 18, pp. 371. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- [20] Binkley, D., Cromack, K., Baker, D. D. (1994). *The Biology, and Management of Red Alder*, Chapter Nitrogen Fixation by Red Alder: Biology, Rates and Controls, pp. 55–72. Oregon State University Press, USA.
- [21] Blasum, H. (1997). *Wild legumes, vetch inoculation, and rhizobial taxonomy in Xiaman farm, eastern edge of the Qinghai–Tibet plateau*. Master’s thesis, Grassland Lab, Biotechnology Department, Sichuan Union University, China, Chengdu 610064, China.
- [22] Blevins, D. G., Barnett, N. M., Bottino, P. J. (1977). The effects of calcium, and the ionophore A23187 on modulation, nitrogen fixation, and growth of soybeans. *Plant Physiol.* 41, 235–238.
- [23] Bloom, A. J. (2010). *Global Climate Change: Convergence of Disciplines*. Sinauer Associates Inc., USA. Ed. Bloom, A. J.

- [24] Boden, T. A., Marland, G., Andres, R. J. (2010). Global, regional, and national fossil-fuel CO₂ Emissions.
- [25] Boggs, K., Klein, S. C., Grunblatt, J., Boucher, T. and Koltun, B., Sturdy, M., Streveler, G. P. (2010). Alpine and subalpine vegetation chronosequences following deglaciation in coastal Alaska. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42(4), 385–395.
- [26] Böcher, T. W. (1978). *Grönland Flora*. P. Haase and Sons Forlag, Copenhagen, Denmark. Ed. Böcher, T. W., Fredskild, ., Holmen, K., Jakobsen, K.
- [27] Canadell, J. G., Le Quere, C., Raupach, M. R., Field, C. B., Buitenhuis, E. T., Ciais, P., Conway, T. J., Gillett, N. P., Houghton, R. A., Marland, G. (2007). Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity and efficiency of natural sinks RID E-9419-2010. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 18866–18870.
- [28] Carvalho, F. A. (2008). Floristic composition, richness diversity of a Cerrado Sensu Strico in Southeastern Gois State, Brazil. *Biosci. J.* 24(4), 64–72.
- [29] Chalk, P. M., Alves, B. J. R., Boddey, R. M., Urquiaga, S. (2010). Integrated effects of abiotic stresses on inoculant performance, legume growth and symbiotic dependence estimated by ¹⁵N dilution. *Plant and Soil* 328(1-2), 1–16.
- [30] Chen, Z., Li, J. (2004). Phylogenetics and Biogeography of *Alnus* (*Betulaceae*) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA its region. *Int. J. Plant Sci.* 165(2), 325–335.
- [31] Claps, S., Rubino, R., Fedele, V. (1996, 10). Options Mediterraneennes : Serie A. Seminaires Mediterraneens; Seminar of the FAO–CIHEAM network of cooperative research on sheep and goats, subnetwork on nutrition.
- [32] Cleveland, C. C., Townsend, A. R., Schimel, D. S., Fisher, H., Howarth, R. W., Hedin, L. O., Perakis, S. S., Latty, E. F., Von Fischer, J. C., Elseroad, A., Wasson, M. F. (1999). Global patterns of terrestrial biological nitrogen fixation in neutral ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles* 13, 623–645.
- [33] Cocks, P. S., Ehrman, T. A. M. (1987). The geographic origin of frost tolerance in Syrian pasture legumes. *Journal of Applied Ecology* 24, 673–683.
- [34] Coldea, G. (2003). *Alpine Biodiversity in Europe*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. Ed. Nagy, L., Grabherr, G., Körner, C., Thompson, D. B. A.
- [35] Comakli, B., Dasci, M., Koc, A. (2008). The effect of traditional grazing practices on upland (Yayla) rangeland vegetation and forage quality. *Turk. J. Agric.* 32, 259–265.
- [36] Constantino, O. T., Alvin, L. M. (1994). *Cooperacion Social Para el Manejo Sostenible de Los Ecosistemas Forestales: Quinto Simposium Bienal Mexico/Estados Unidos de America*. USDA Forest Service, USA. Ed. Avenilo, B. V., Carlos, E. G.

- [37] Correa, O. S., Aranda, A., Barneix, A. J. (2001). Effects of pH on growth and nodulation of two forage legumes. *Journal of Plant Nutrition* 24(9), 1367–1375.
- [38] Cox, P. M. (2001). Description of the TRIFFID Dynamic Global Vegetation Model.
- [39] Cramer, W., Leemans, R. (1991). The IIASA database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness of a global terrestrial grid. *International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA) RR(91)*, 18.
- [40] Crews, T. E. (1999). The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs. ecological considerations. *Biogeochemistry* 46, 233–246.
- [41] Da Conceicao, G. M., Castro, A. A. (2009). Fitossociologia de uma area de cerrado marginal, Parque Estadual do Mirador, Mirador, Maranhão. *Scientia Plena* 5(10), 1–16.
- [42] Da Silveira, E. P. (2010). *Florística e estrutura da Vegetação de Cerrado sensu stricto em terra indígena no noreste do estado de Mato Grosso*. Ph. D. thesis, Universidade federal de Mato Grosso, Brazil.
- [43] Dai, Y. M., He, X. Y., Zhang, G. C., Zhang, Z. Z. (2004). Characterization of genetic diversity of *Frankia* strains in nodules of *Alnus nepalensis* D. DON from the Hengduan Mountains on the basis of PCR–RFLP analysis of the nifD–nifK IGS. *Plant and Soil* 267, 207–212.
- [44] Delemelle, P., Bernard, A. (1999). *Encyclopedia of Volcanoes*. Academic Press, UK. Ed. Sigurdsson, H.
- [45] Dos Santos, E. R. (2000). *Floristic and structural analysis of the woody vegetation of a segment of cerrado stricto sensu of the Parque Estadual do Lajeado, Palmas-TO*. Master's thesis, Universidade Federal de Vicosa, Brazil.
- [46] Ducci, F., Tani, A. (2009). EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use of Italian alder *Alnus cordata*.
- [47] Duffy, J., Chung, C., Boast, C., Franklin, M. (1975). A simulation model of biophysiochemical transformations of nitrogen in tile-drained corn belt soil. *J. Environ. Qual.* 4, 477–486.
- [48] eFloras (2010, 10). eFloras, online flora database. www.efloras.org.
- [49] Ellenberg, H. (1988). *Vegetation Ecology of Central Europe*. Press Syndicate of the University of Cambridge, UK. Ed. Ellenberg, H.
- [50] Ellenberg, H., Leuschner, C. (1996). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in Ökologischer, Dynamischer und Historischer Sicht*. UTB Ulmer, DE. Ed. Ellenberg, H., Leuschner, C.

- [51] Elliott, G. N., Chou, J. H., Bloemberg, G. V., Bontemps, C., Martinez-Romero, E., Velazquez, E., Young, J. P., Sprent, J. L., James, E. K. (2009). *Burkholderia* spp. are the most competitive symbionts of *Mimosa*, especially in N-limited conditions. *Environmental Microbiology* 11(4), 762–778.
- [52] Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett* 10, 1135–1142.
- [53] Esser, G. (2007). Nitrogen Carbon Interaction Model — NCIM. Documentation: Model version 3.00 (in English). *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Giessen, DE* 5, 1–57.
- [54] Esser, G., Hoffstadt, J., Mack, F., Wittenberg, U. (1994). High Resolution Biosphere Model—HRBM. Documentation: Model Version 3.00.00 (in English).
- [55] Esser, G., Kattge, J., Sakalli, A. (2011). Feedback of carbon and nitrogen cycles enhances carbon sequestration in the terrestrial biosphere. *Global Change Biology* 17, 819–842.
- [56] Essery, R., Best, M., Cox, P. M. (2001). MOSES 2.2 technical documentation.
- [57] Eugene, N. N., Jacques, E., Desire, T. V., Paul, B. (2010). Effects of some physical and chemical characteristics of soil on productivity and yield of cowpea (*Vigna unguiculata*) in coastal region (Cameroon). *African Journal of Environmental Science and Technology* 4(3), 108–114.
- [58] Evans, J. (2001). *The Forests Handbook*, Volume 1. Blackwell Science Ltd., UK. Ed. Evans, J.
- [59] Fagerli, H., Simpson, D., Aas, W. (2003). Model performance for sulphur and nitrogen compounds for the period 1980 to 2000, in transboundary acidification, eutrophication and ground level ozone in Europe. EMEP status report 1/2003, part II unified EMEP model performance, edited by L. Tarrason.
- [60] Falkowski, P. G., Barber, R. T., Smetacek, V. (1998). Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production. *Science* 281, 200–206.
- [61] FAO–UNESCO (1974 ff). *Soil Map of the World*, Volume I–X. FAO–UNESCO, Paris.
- [62] FEIS (2010, 7). US Forest Service. Fire effects information system (FEIS). United States Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory in Missoula, Montana. www.fs.fed.us/database/feis/plants/tree/index.html.
- [63] Field, C. B., Mooney, H. A. (1986). *The Nitrogen–Photosynthesis Relationship in Wild Plants*. Cambridge University Press, UK. Ed. Givnish, T. J.

- [64] Galloway, J. N., Dentener, F., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G. P. and Cleveland, C. C., Green, P. A., Holland, E. A., Karl, D. M., Michaels, A. F., Porter, J. H., Townsend, A. R. and Vörösmarty, C. J. (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70, 153–226.
- [65] Galloway, N. J. (1998). The global nitrogen cycle: changes and consequences. *Environmental Pollution* 102(S1), 15–24.
- [66] Garcia-Fraile, P., Rivas, R., Willems, A., Peix, A. and Martens, M., Martinez-Molina, E., Mateos, P. F., Velazquez, E. (2007). *Rhizobium cellulosilyticum* isolated from sawdust of *Populus alba*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 57, 844–848.
- [67] Garcillan Pedro, P., Ezcurra, E., Riemann, H. (2009). Distribution and species richness of woody dryland legumes in Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 14(4), 475–486.
- [68] Gates, D. H., Stoddart, L. A., Cook, C. W. (1956). Soil as a factor influencing plant distribution on salt deserts of Utah. *Ecological Monographs* 26(2), 155–176.
- [69] Gay, K. (2001). *Rainforest of the World, Second Edition. A Reference Handbook*. ABC-Clío, LLC.
- [70] GBIF (2008, 10). Biodiversity occurrence data published. www.gbif.org.
- [71] Gentry, H. S. (1942). *Rio Mayo plants: A Study of the Flora and Vegetation of the Valley of the Rio Maya, Sonora*. Carnegie Institution of Washington. Ed. Gentry, H. S.
- [72] Gerold, G. (2004). Carbiocial–Carbon-optimized land management strategies for Southern Amazonia.
- [73] Gifford, R. M. (1994). The global carbon cycle: a viewpoint on the missing sink. *Australian Journal of Plant Physiology* 21(1), 1–15.
- [74] Gill, R. A., Polley, H. W., Johnson, H. B., Anderson, L. J., Maherali, H., Jackson, R. B. (2002). Nonlinear grassland responses to past and future atmospheric CO₂. *nature* 417, 279–282.
- [75] Gillespie, A. R., Chaney, W. R. (1989). Process modeling of nitrogen effects on carbon assimilation and allocation. *Tree Physiology* 5, 99–112.
- [76] Goodale, C. L., Apps, M. J., Birdsey, R. A., Field, C. B. and Heath, L. S., Houghton, R. A., Jenkins, J. C., Kohlmaier, G. H., Kurz, W., Liu, S. R., Nabuurs, G. J., Nilsson, S., Shvidenko, A. Z. (2002). Forest carbon sinks in the Northern Hemisphere. *Ecological Applications* 12, 891–899.
- [77] Gopal, S. R., Eric, D. W., Yonzon, P. (2006). World Wildlife Online Database. <http://www.worldwildlife.org>.

- [78] Gordon, J. E., Hawthorne, W. D., Reyes-Garcia, A., Sandoval, G., Barrance, A. J. (2004). Assessing landscapes: a case study of tree and shrub diversity in the seasonally dry tropical forests of Oaxaca, Mexico and Southern Honduras. *Biological Conservation* 117, 429–442.
- [79] Goulding, K. (2000). Nitrate leaching from arable and horticultural land. *Soil Use and Management* 16, 145–151.
- [80] Grabher, G. (1993). *Die Pflanzengesellschaften Österreichs*, Volume 3, Chapter Wälder und Gebüsch. Gustav Fischer Verlag, DE. Ed. Grabherr, G., Mucina, L.
- [81] Grable, A. ., Siemer, E. G. (1968). Effects of bulk density, aggregate size and soil water suction on oxygen diffusion, redox potentials and elongation of corn roots. *Soil Science Society of America Proceedings* 32, 180–186.
- [82] Graham, P. H., Hungria, M., and Tlustý, B. (2004). Breeding for better nitrogen fixation in grain legumes: where do the rhizobia fit in? *Plant Management Network* 1, 1.
- [83] Gu, C. T., Wang, E. T., Tian, C. F., Han, T. X., Chen, W. F., Sui, X. H., et al. (2008). *Rhizobium miluonense* a symbiotic bacterium isolated from *lespedeza* root nodules. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 58, 1364–1368.
- [84] Hadland, P., Davis, R. R., Tan, K. (1988). *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, Volume 1-10. Edinburgh University Press, UK. Ed. Davis, P. H.
- [85] Hagenstein, R., Ricketts, T. (2004). *Terrestrial Ecoregions of North America*, Chapter A conservation assessment. Beringia lowland tundra. Island Press, Island. Ed. Ricketts, T., Dinerstein, E., Olson, D. M., Loucks, C. J.
- [86] Hains, M. J., Mitchell, R. J., Palik, B. J., Boring, L. R., Gjerstad, D. H. (1999). Distribution of native legumes (*Leguminosae*) in frequently burned longleaf pine (*Pinaceae*) wiregrass (*Poaceae*) ecosystems. *American Journal of Botany* 86(11), 1606–1614.
- [87] Hamer, D., Herrero, S. (1980). Grizzly Bear food and habitat in the front ranges of Banff National Park, Alberta. In *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*
- [88] Han, T. X., Wang, E. T., Wu, L. J., Chen, W. F., Gu, J. G., Gu, C. T. et al. (2008). *Rhizobium mulhospitium* and isolated from multiple legume species native of Xinjiang, China. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 58, 2646–2653.
- [89] Harcourt, C. S., Sayer, J. A. (1996). *The Conservation Atlas of Tropical Forests: the Americas (1996)*. IUCN, USA. Ed. Harcourt, C. S., Sayer, J. A.
- [90] Harezlak, V. (2010, 07). Alluvial forests with *Alnus glutinosa* and *Fraxinus excelsior* (Alno-Padion, *Alnion incanae*, *Salicion albae*). online.
- [91] Harrington, C. A. (1991). *Silvics of North America*, Volume 2, Chapter *Alnus rubra* BONG.: Red Alder, pp. 110–118. Forest Service, US Department of Agriculture.

- [92] Harrington, C. A., Zasada, J. C., Allen, E. A. (1994). *The Biology and Management of Red Alder*, Volume 1, Chapter Biology of Red Alder (*Alnus rubra* BONG.), pp. 3–22. Oregon State University Press, USA. Ed. Hibbs, D. E.
- [93] Havlin, J. L., Kissel, D. E., Maddux, L. D., Claassen, M. M., Long, J. H. (1989). Crop rotation and tillage effects on soil organic carbon and nitrogen. *Soil Science Society of America Journal* 54, 448–452.
- [94] Hendricks, J. J., Boring, L. R. (1999). N₂ fixation by native herbaceous legumes in burned pine ecosystem of southeastern United States. *Forest Ecology and Management* 113, 167–177.
- [95] Hensley, D. L., Carpenter, P. I. (1979). The effect of temperature on N₂ fixation by nodules of Legume and Actinomycete-Nodulates woody species. *Bot. Gaz.* 140, 858–864.
- [96] Hewitt, A. E. (2004). *Soil properties for plant growth*. Manaaki Whenua Press, New Zealand. Ed. Hewitt, A. E.
- [97] Hiroyuki, T., Akira, U., Mitsutoshi, K., Satoshi, K. and Hajime, U. (2010). Interactive effects of elevated CO₂, phosphorus deficiency, and soil drought on nodulation and nitrogenase activity in *Alnus hirsuta* and *Alnus maximowiczii*. *Symbiosis* 50, 59–69.
- [98] Høgh-Jensen, H., Loges, R., Jensen, E. S., Jörgensen, F. V., Vinter, F. P. (2004). An empirical model for quantification of symbiotic nitrogen fixation in grass-clover mixtures. *Agricultural Systems* 82, 181–194.
- [99] Holloway, J. R., O’Day, P. A. (2000). Production of CO₂, H₂ by dike-eruptive events at mid-ocean ridges: Implications for abiotic organic synthesis and global geochemical cycling. *International Geology Review* 42(8), 673–683.
- [100] Holt, E. C., Haferkamp, M. R. (1987). Growth of introduced temperate legumes in the Edwards Plateau and South Texas plains. *Journal of Range Management* 40, 132–135.
- [101] Holtmeier, F. K. (2009). *Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics*. Springer Science, USA. Ed. Holtmeier, F. K., pp. 132.
- [102] Houwaard, F. (1979). *Effect of combined nitrogen on symbiotic nitrogen fixation in pea plants*. Ph. D. thesis, Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- [103] Hugh, G. M., Ian, J. W., Helen, L. T. (1985). The effects of temperature and daylength on the rate of development of pigeonpea. *Ann. Bot.* 56(5), 597–611.
- [104] Hulten, E. (1986). *Atlas of North European vascular Plants north of the Tropic of cancer*, Volume 1–3. Koeltz Scientific Books, Königstein. Ed. Hulten, E., Fries, M.
- [105] Iannucci, A., Terribile, M. R., Martiniello, P. (2008). Effects of temperature and photoperiod on flowering time of forage legumes in a Mediterranean environment. *Field Crops Research* 106, 156–162.

- [106] ICIMOD (2010, 10). International Centre for Integrated Mountain Development. www.icimod.org.
- [107] Imana-Encinas, J., De Paula, J. E. (2003). Study of the savanna vegetation in the country of Santa Quiteria Maranhao. *Brasil florestal* 78, 33–42.
- [108] Imana-Encinas, J., Santana, O. A., De Paula, J. E., Imana, C. R. (2009). Equações de volume de madeira para o Cerrado de planaltina de Goiás. *Floresta, Curitiba, PR* 39, 107–116.
- [109] Insam, H., Palojärvi, A. (1995). Effects of forest fertilization on nitrogen leaching and soil microbial properties in the Northern Calcareous Alps of Austria. *Plant and Soil* 168–169, 75–81.
- [110] IPNI (2008, 03). The International Plant Names Index. <http://www.ipni.org>.
- [111] Jalas, J., Suominen, J. (1965–2007). *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe*, Volume 3–13. Great Britain at the University Press., UK. Ed. Jalas, J., Suominen, J.
- [112] Jarvis, S. C. (1974). Soil factors effecting the distribution of plant communities on the cliffs of craig breidden, montgomeryshire. *Journal of Ecology* 62(3), 721.
- [113] Javorekova, S., Vjatrakova, J., Labudova, S., Labuda, R. and Chlpik, J. (2004). Compression of chemical and biological properties of Haplic chernozems and Haplic luvisols in soil profile. *Acta fytotechnica et zootechnica* 2, 50–56.
- [114] Jo, J., Yoshida, S., Kayama, R. (1980). Growth and nitrogen fixation of some leguminous forages grow under the acidic soil conditions. *J. Japan. Grassl. Sci.* 25(4), 326–334.
- [115] Jobbagy, E. G., Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10, 423–436.
- [116] Jones, B. (2000, 01). The effects of legume and non-legume green manures on soil carbon and nitrogen dynamics and on growth and yield of potato crops. <http://cfpub.epa.gov>.
- [117] Kammann, C., Müller, C., Grünhage, L., Jäger, H. J. (2008). Elevated CO₂ stimulates N₂O emissions in permanent grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2195–2205.
- [118] Kan, R. L., Chen, Z. Y., Wang, E. T., Tian, C. F., Sui, X. H., Chen, W. X. (2007). Characterization of symbiotic and endophytic bacteria isolated from root nodules of herbaceous legumes grown in Qinghai–Tibet plateau and other zones of China. *Archives of Microbiology* 188, 103–115.
- [119] Keeling, C. D., Whorf, T. P. (2005). Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sample network. In: trends: a compendium of data on global change.

- [120] Klaas, C., Archer, D.E. (2002). Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: implications for the rain ratio. *Global Biogeochemical Cycles* 16, 11–16.
- [121] Komarkova, V. (1979). *Alpine Vegetation of the Indian Peaks Area, Front Range, Colorado Rocky Mountains*, Volume 7. Lubrecht and Cramer Limited, UK. Ed. Cramer, J.
- [122] Koponen, P., Nygren, P., Sabater, D., Rousteau, A., Saur, E. (2004). Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology* 173, 17–32.
- [123] Koptsik, G. N., Koptsik, S. V., Livantsova, S. Y. (2001, 05). Assessment of soil quality for biodiversity conservation in boreal forest ecosystem. In Stott, D. E., Mohtat, R. H., Standhardt, G. C. (Ed.), *Sustaining Global Farm*, pp. 627–634. Soil Conservation Organisation Meeting: USDA-ARS National soil erosion research laboratory.
- [124] Krishnamani, R., Kumar, A. (2000, 11). Vegetation of Lion-tailed Macaque Habitats: Phyto–Ecology of the Lion-Tailed Macaque (*Macaca silenus*) habitats in Karnataka, India: floristic structure and density of food trees.
- [125] Lamotte, S., Gajasen, J., Malaisse, F. (1998). Structure diversity in three forest types of Northeastern Thailand. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 2(3), 192–202.
- [126] Lawson, I. Y. D., Muramatsu, K., Nioh, I. (1995). Effect of organic matter on the growth, nodulation, and nitrogen fixation of soybean grown under acid and saline conditions. *Soil Science and Plant Nutrition* 41(4), 721–728.
- [127] Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. A., Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. P., Ort, D. R. (2009). Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE RID E-1177-2011. *Journal of Experimental Botany* 60, 2859–2876.
- [128] Lee, T. D., Tjoelker, M. G., Ruselle, M. P. (2003). Contrasting growth response of an N₂-fixing and non-fixing forb to elevated CO₂: dependence on soil N supply Contrasting growth response of an N₂-fixing and non-fixing forb to elevated CO₂: dependence on soil N supply. *Plant and Soil* 255, 475–486.
- [129] Lewis, G. (2005). *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens. Ed. Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B., Lock, M.
- [130] Li, P. C., Skvortsov, A. K. (1999). *Flora of China*, Volume 4, Chapter Betulaceae, pp. 301–304. Science Press, Missouri Botanical Garden, UK. Ed. Li, P. C.
- [131] Li, W., Xiao-Jing, L., Kahn, M. A., Gul, B. (2008). Relationships between soil characteristics and halophytic vegetation in coastal region of North China. *Pak. J. Bot.* 40, 1081–1090.

- [132] Lin, D. X., Chen, W. F., Wang, F. Q., Wang, E. T., Sui, X. S., et al. (2009). *Rhizobium mesosinicum* and isolated from root nodules of 3 different legumes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 59, 1919–1923.
- [133] Liu, Y. Y., Wu, L. H., Baddeley, J. A., Watson, C. A. (2011). Models of biological nitrogen fixation of legumes. A review. *Agronomy For Sustainable Development* 31(1), 155–172.
- [134] Lopez-Lefebvre, L. R., Rivero, R. M., Garcia, P. C., Sanchez, E., Ruiz, J. M., Romero, L. (2001). Effect of calcium on mineral nutrient uptake and growth of tobacco. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 81, 1334–1338.
- [135] Lu, Y. L., Chen, W. F., Wang, E. T., Han, L. L., Zhang, X. X., Chen, W. X., Han, S. Z. (2009). *Mesorhizobium shangrilense* and isolated from root nodules of *Caragana spp.* grown in Yunnan province of China. *Internatinal Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, in press* 59, 3012–3018.
- [136] Lui, X. Y., Wang, E. T., Li, Y., Chen, W. X. (2007). Diverse bacteria isolated from root nodules of *Trifolium*, *Crotalaria* and *Mimosa* grown in the subtropical regions of China. *Archives of Microbiology* 188, 1–14.
- [137] Macbride, J. F., Weberbauer, A. (1951–2010). *Flora of Peru*. Books on Demand. Ed. Macbride, J. F., Weberbauer, A.
- [138] Mahall, Bruce E., Thwing, Lisa K., Tyler, Claudia M. (2010). A quantitative comparison of two extremes in chaparral shrub phenology. *Flora* 205, 513–526.
- [139] Makoi, J. H. J. R., Chimphango, S. B. M., Dakora, F. D. (2009). Effect of legume plant density and mixed culture on symbiotic N₂ fixation in five cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) WALP.) genotypes in South Africa. *Smbiosis* 48, 57–67.
- [140] Manjeru, P., Madanzi, T., Makedredza, B., Nciizah, A., Sithole, M. (2007). Effects of water stress on different growth stages on components and grain yield of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *African Crop Science Society* 8, 299–3003.
- [141] Mares, M. A. (1999). *Encyclopedia of Deserts*. University of Oklahoma Press. Ed. Mares, M. A.
- [142] Martinez-Yrizar, A., Bürquez, A., Maass, M. (2000). *The Tropical Deciduous Forest of Alamos. Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*, Chapter Structure and functioning of tropical deciduous forest in western Mexico, pp. 19. The university of Arizona Press, USA.
- [143] Mary, J. W., Webber, P. J. (1982). *Spatial and Temporal Variation of Vegetation and Its Productivity on Niwot Ridge, Colorado*, Chapter Ecological Studies in the Colorado Alpine, pp. 35–62. University of Colorado Press, USA. Ed. Halfpenny, J.

- [144] Matson, P., Lohse, K., Hall, S. J. (2002). The globalization of nitrogen: consequences for terrestrial ecosystem. *Ambio* 31, 113–119.
- [145] Mayle, F. E., Langstroth, R. P., Fisher, R. A., Meir, P. (2007). Long-term forest–savannah dynamics in the Bolivian Amazon: implications for conservation. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362, 291–307.
- [146] McCarthy, J. J., Canziani, O. F., Leary, N. A., Dokken, D. J., White, K. S. (2001). Intergovernmental Panel on Climate Change: Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Climate Change 2001– IPCC Third Assessment Report, IPCC, Geneva, Switzerland.
- [147] McDonald, G. K., Paulsen, G. M. (1997). High temperature effects on photosynthesis and water relations of grain legumes. *Plant and Soil* 196, 47–58.
- [148] Melillo, J. M., Steudler, P. A., Aber, J. D., Newkirk, K. and Lux, H., Bowles, F. P., Catricala, C., Magill, A. and Ahrens, T., Morrisseau, S. (2002). Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science* 298, 2173–2176.
- [149] Merou, T. P., Papanastasis, V. P. (2009). Factors affecting the establishment and growth of annual legumes in semi-arid mediterranean grasslands. *Plant Ecol* 201, 491–500.
- [150] Merou, T., Papanastasis, V. P. (2002). *Legume and grass density under various treatments in a Mediterranean grassland in Macedonia and Northern Greece*, Chapter Persistence of white clover. Food and Agriculture Organization of the United Nations, USA. Ed. Fisher, G. and Frankow-Lindberg, B.
- [151] Metherell, A. K., Harding, L. A., Cole, C. V., Parton, W. J. (1993). CENTURY soil organic matter model environment. Technical documentation: Agroecosystem version 4.0.
- [152] Miles, T. (2007). *Advisory Committee on Technology Innovation Firewood crops: shrub and tree species for energy production*. PB 716 (NTIS). National Academy of Sciences, Washington, D.C., USA. Ed. Miles, T.
- [153] Miller, F. P., Vandome, A. F., McBrewster, J. (2010). *Flora of Chile*. VDM Publishing House Ltd., DE. Ed. Miller, F. P., Vandome, A. F., McBrewster, J.
- [154] Miller, R. W., Sirois, J. C. (2008). Calcium and magnesium effects on symbiotic nitrogen fixation in the alfalfa (*M. sativa*) *Rhizobium meliloti* system. *Physiologia Plantarum* 58(4), 464–470.
- [155] Mitchell, T. D., Jones, D. (2005). An improved method of constructing a database of monthly climate observation, and associated high–resolution grids. *International Journal of Climatology* 25, 693–712.
- [156] Montenegro, J., Abarca, S. (2001). *International Symposium on Silvopastoral Systems*, Chapter Balance of emissions with greenhouse effect in silvopastoral system in tree life zones Costa Rica, pp. 107. Ministerio de Agricultura, Costa Rica.

- [157] Mori, A. S., Boom, M. B. (1987). *The Forest: The Lecythidaceae of a Lowland Neotropical Forest: La Fumee Mountain, French Guiana*, Volume 44 of *Chapter II*. New York Bot. Gard. Ed. Mori, A. S.
- [158] Morner, N. A., Etiope, G. (2002). Carbon degassing from the lithosphere RID H-3343-2011. *Global and Planetary Change* 33, 185–203.
- [159] Mulder, E. G., Van Veen, W. L. (1960). Effect of pH and organic compounds on nitrogen fixation by red clover. *Plant and Soil* 13, 91–113.
- [160] Mytton, L. R., Elsherbeen, M. H., Lawes, D. A. (1977). Symbiotic variability in *Vicia faba*. Genetic effects of host plant, Rhizobium strain and of host X strain interaction. *Euphytica* 26, 785–791.
- [161] Müller, C., Sherlock, R. R. and Williams, P. H. (1998). Field method to determine N₂O emission from nitrification and denitrification. *Biology and Fertility of Soils* 28(1), 51–55.
- [162] Müller, M. J. (1982). *Selected climatic data for a global set of standard stations for vegetation science. Tasks for Vegetation Science* 5, Volume 5. Junk Publishers, The Hague. Ed. Müller, M. J.
- [163] Nadian, H., Smith, S. E., Alston, A. M., Murray, R. S. (1997). Effects of soil compaction on plant growth, phosphorus uptake and morphological characteristics of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Trifolium subterraneum*. *New Phytologist* 135(2), 303–311.
- [164] Nan, Z., Zhao, H., Nie, B. (2002). Effect of soil compaction on *Vicia faba* of growth in the Loess Plateau. *The journal of applied ecology* 13, 935–938.
- [165] Nasir, Y. J. (1975). *Flora of Pakistan*, Volume 95. Missouri Botanical Garden Press, UK. Ed. Ali, S. I.
- [166] Neff, J. C., Townsend, A. R., Gleixner, G., Lehman, S. J. and Turnbull, J., Bowman, W. D. (2002). Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature* 419, 915–917.
- [167] Nepstad, D. C., Moutinho, P. R., Dias-Filho, M. B. (2002). The effects of rainfall exclusion on canopy processes and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research* 107, 1–18.
- [168] Nguyen, N. T., Mohapatra, P. K., Fujita, K. (2006). Elevated CO₂ alleviates the effects of low P on the growth of N₂-fixing *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium*. *Plant and Soil* 285, 369–379.
- [169] Ofori, F., Stern, W. R. (1987). The combined effects of nitrogen fertilizer and density of the legume component on production efficiency in a maize/cowpea intercrop system. *Field Crops Research* 16, 43–52.

- [170] O'Hara, G. W., Boonkerd, N., Dilworth, M. J. (1988). Mineral constraints to nitrogen fixation. *Plant and Soil* 108, 93–110.
- [171] Orwa, R., Hughes, C. E. (2009). *Alnus nepalensis* D. Don. Agroforestry Database. <http://www.worldagroforestry.org>.
- [172] Oztas, T., Koc, A., Comakli, B. (2003). Changes in vegetation and soil properties along a slope on overgrazed and eroded rangelands. *Journal of Arid Environments* 55, 93–100.
- [173] Pinto, C. A., Henriques, M. O., Figueiredo, J. P., David, J. S., Abreu, F. G., Pereira, J. S., Correia, I., David, T. S. (2011). Phenology and growth dynamics in Mediterranean evergreen oaks: effects of environmental conditions and water relations. *Forest Ecology and Management* 262(3), 500–508.
- [174] Prather, M., Ehalt, D., Dentener, F., Derwent, R., Dlugokencky, E., Holland, E., Isaksen, I., Katima, J., Kirchhoff, V., Matson, P., Midgley, P., Wang, M (2001). Atmospheric chemistry and greenhouse gases. *Climate change 2001: The Scientific Basis*.
- [175] Prentice, C., Farquhar, G., Fasham, M., Goulden, M. and Heimann, M., Jaramillo, V., Kheshgi, H., Quere, C. L. and Scholes, R., and Wallace, D. (2001). The carbon cycle and atmospheric CO₂. *Climate Change. The Scientific Basis: contribution of WGI to the third assessment Report*.
- [176] Prentice, I. C., Bondeau, A., Cramer, W., Harrison, S. P. and Hickler, T., Lucht, W., Sitch, S., Smith, B., Sykes, M.T. (2007). *Dynamic global vegetation modelling: Quantifying Terrestrial Ecosystem Responses to Large-scale Environmental Change*. Springer Verlag. Ed. Canadell, J. G., Pataki, D. E., Pitelka, L. F.
- [177] Quézel, P., Médail, F., Loisel, R., Barbero, M. (1992). *Mediterranean Forests*, Volume 50, Chapter Biodiversity and conservation of forest species in the Mediterranean basin. FAO. Editorial Group, FAO Information Division, Italy. Ed. Dembner, S. A.
- [178] R Development Core Team (2008). *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- [179] Ramawat, K. G. (2010). *Desert plants. Biology and Biotechnology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. Edt. Ramawat, K. G.
- [180] Ramos, M., Gordon, A. J., Minchin, F. R., Sprent, J. and Parson, R. (1999). Effect of water stress on nodule physiology and biochemistry of a drought tolerant cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Annals of Botany* 83, 57–63.
- [181] Rasmussen, U., Nilsson, M. (2002). *Cyanobacteria in Symbiosis*, Chapter Cyanobacterial Diversity and Specificity in Plant Symbioses, pp. 313–328. Kluwer academic publisher, USA. Ed. Rai, A. N., Bergman, B., Rasmussen, U.

- [182] Reese, C. A. (2003). *Pollen dispersal and deposition in the high central Andes, South America*. Ph. D. thesis, The Graduate Faculty of the Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in the Department of Geography and Anthropology.
- [183] Reid, P. C., Fischer, A. C., Lewis-Brown, E., Meredith, M. P. et al. (2009). *Advances in Marine Biology*, Volume 56, Chapter Impacts of the ocean on climate change, pp. 1–150. Elsevier Academic Press Inc., USA. Ed. Sims, D. W.
- [184] Royal Society Group (1983). *The Nitrogen Cycle of the United Kingdom, A Study Group Report*. Scholium Intl., UK.
- [185] Rundel, P. W. (1989). *Advances in Legume Biology (Monographs in Systematic Botany)*, Volume 29, Chapter Ecological success in relation to plant form function in the woody legume., pp. 377–398. Missouri Botanical Gardens.
- [186] Russell, C. A., Fillery, I. R. P. (1996). Estimates of lupin below ground biomass nitrogen, dry matter, and nitrogen turnover to wheat. *Australian journal of Agricultural Research* 47, 1047–1059.
- [187] Ryden, J. C., Ball, P. R., Garwood, E. A. (1984). Nitrate leaching from grassland. *Nature* 311, 50–53.
- [188] Sabater, S., Butturini, A., Clement, J. C. et al. (2003). Nitrogen removal by riparian buffers along a European climatic gradient: Patterns factors of variation. *Ecosystems* 6, 20–30.
- [189] Sanford, P., Pate, J. S., Unkovich, M. J., Thomson, A. N. (1995). Nitrogen fixation in grazed and ungrazed subterrean clover pasture in south-west Australia assessed by ¹⁵N natural abundance technique. *Aust.J.Agric. Res.* 46, 1427–43.
- [190] Sangakkara, U. R., Hartwig, U. A., Nösberger, J. (1996). Growth and symbiotic nitrogen fixation of *Vicia faba* and *Phaseolus vulgaris* as affected by fertilizer potassium and temperature. *J. Sci. Food Agric.* 70, 315–320.
- [191] Schimel, D. S., Braswell, B. H., Parton, W. J. (1996). Climate and nitrogen controls on the geography and timescales of terrestrial biogeochemical cycling. *Global Biochemical Cycles* 10, 677–692.
- [192] Schlesinger, W. H. (1982). Carbon storage in the caliche of the arid world: a case study from Arizona. *Soil Science* 133, 247–255.
- [193] Schmithüsen, J. (1976). *Atlas zur Biogeographie. Meyers großer physischer Weltatlas*, Volume 3. Bibliographisches Institut. Mannheim, Wien, Zürich.
- [194] Schnitzer, M. (1986, 03). *Humic substances: effect on soil and plants*, Chapter The synthesis, chemical structure, reaction and functions of humic substances. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. Ed. Burns, R. G., Dell Agnola, G., Miele, S., Nardi, S. and Savoini, G., Schnitzer, M., Sequi, P., Vaughan, D., Visser, S. A.

- [195] Schultze, M., Kondorosi, A. (1998). Regulation of symbiotic root nodule development. *Annual Review of Genetics* 32, 33–57.
- [196] Schulze, E. D., Mollicone, D., Achard, F., Matteucci, G. and Federici, S., Eva, H. D., Valentini, R. (2003). Climate change - Making deforestation pay under the Kyoto Protocol? RID F-8412-2011. *Science* 299, 1669–1669.
- [197] Schweizer, L. E., Harper, J. E. (1985). Effect of multiple factor source-sink manipulation on nitrogen and carbon assimilation by soybean. *Plant Physiology* 78, 57–60.
- [198] Schwintzer, C. R., Tjepkema, J. (1990). *The Biology of Frankia and Actinorhizal Plants*. Academic Press, UK. Ed. Schwintzer, C. R.
- [199] Scott, G. A. J. (1995). *Canada's Vegetation: A World Perspective*, Volume 1. McGill-Queen's University Press, Canada. Ed. Scott, G. A. J.
- [200] Sharma, E., Sharma, R., Pradhan, M. (1998). Ecology of Himalayan Alder (*Alnus nepalensis* D. Don). *Pinsa* 1, 59–78.
- [201] Shelton, H. M. (1998). *Forage Tree Legumes in Tropical Agriculture*, Volume 1. The Tropical Grassland Society of Australia, Australia. Ed. Gutteridge, R. C., Shelton, H. M.
- [202] Shrestha, R. K., Maskey, L. S. (2005). Associative Nitrogen Fixation in Lowland Rice. *Nepal Agric. Res. J.* 6, 112–121.
- [203] Siegfried, J. (2011). Pollen database of Europe. www.polleninfo.org.
- [204] Simpson, B., Larkin, L., Weeks, A., Mc Dill, J. (2006). Phylogeny and biogeography of pomaria (*Caesalpinioideae: Leguminosae*). *Systematic Botany* 31, 792–804.
- [205] Singh, A. K., Singh, R. A., Sharma, S. G. (2001). Salt stress induced changes in certain organic metabolites during seedling growth of chickpea. *Legume Res.* 24(1), 11–15.
- [206] Singh, K. N., Chatrath, R (2001). *Application of physiology in wheat breeding*. International Maiz., Wheat Improvement Center (CIMMYT). Ed. Reynolds, M. P., Monasterio, J. I. O., Mc Nab, A., pp. 101–110.
- [207] Sinimbu, G., Porto, A. C., Damasceno, C. P., De Souza, F. D. R., Silva, S. R. (2007). Fitossociologia em Cerrado Sentido Restrito na Floresta Nacional de Brasilia DF. *Revista Brasileira de Biociencias* 5, 1183–1185.
- [208] Slik, J. W. F., Poulsen, A. D., Ashton, P. S., Cannon, C. H., Eichhorn, K. A. O., Kartawinata, K., Lanniari, I. and Nagamasu, H., Nakagawa, M., Van Nieuwstadt, M. G. L., Payne, J., Purwaningsih, A., Saridan, K., Sidiyasa, R. W., Verburg, C. O., Wilkie, P. (2003). A floristic analysis of the lowland dipterocarp forests of Borneo. *Journal of Biogeography* 30, 517–531.

- [209] Smith, B., Prentice, C. I., Sykes, T. M. (2001). Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space. *Global Ecology and Biogeography* 10, 621–637.
- [210] Solheim, B., Zielke, M. (2002). *Cyanobacteria in Symbiosis*, Chapter Associations Between Cyanobacteria and Mosses, pp. 137–152. Kluwer academic publisher. Ed. Rai, A. N., Bergman, B., Rasmussen, U.
- [211] Sombroek, W. G., Nachtergaele, F. O., Hebel, A. (1993). Amounts, dynamics and sequestrations of carbon in tropical and subtropical soils. *Ambio* 22, 417–426.
- [212] Soni, M. (2006). Does the type of soil affect the growth rate of plants.
- [213] Soussi, M., Ocana, A., Llunch, C. (1998). Effect of salt stress on growth, photosynthesis and nitrogen fixation in chick-pea (*Cicer arietinum*). *Journal of Experimental Botany* 49, 1329–1337.
- [214] Spehn, E. M., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Hector, H., Caldeira, M. C., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A. and Jumpponen, A., O'Donovan, G., Pereira, J. S., Schulze, E. D., Troumbis, A. Y., Körner C. (2002). The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen. *Oikos* 98, 205–218.
- [215] Sprent, J. I. (1971). Effects of water stress on nitrogen fixation in root nodules. *Plant and Soil Special volume*, 225–228.
- [216] Sprent, J. I. (2009). *Legume nodulation. A global perspective*, Chapter 2, pp. 46. Wiley Interscience, USA.
- [217] Stergios, B., Comiskey, J. A., Dallmeier, F., Licata, A. and Nino, M. (1998). *Forest Biodiversity in North, Central and South America, the Caribbean*, Volume 23, Chapter Species diversity, spatial distribution and structural aspects of semi-deciduous lowland gallery forest in the Western Llanos of Venezuela, pp. 449–479. Smithsonian Institution Washington DC, USA: UNESCO Paris and The Parthenon Publishing Group. Ed. Dallmeier, F., Comiskey, J. A.
- [218] Stevenson, F. J. (1994). *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions*. Wiley Interscience, USA.
- [219] Sykes, M. T., Prentice, C., Cramer, W. (1996). A bioclimatic model for the potential distribution of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* 23, 203–233.
- [220] Tawfik, K. M. (2008). Effect of water stress in addition to potassium application on mungbean. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences* 2(1), 42–52.
- [221] Textor, C., Graf, H. F., Herzog, M., Oberhuber, J. M. (2003). Injection of gases into the stratosphere by explosive volcanic eruptions RID B-4722-2010. *Journal of Geophysical Research-atmospheres* 108, 4606.

- [222] Thiel, T. (2004). *Genetics and Regulation of Nitrogen Fixation in Free-Living Bacteria*, Chapter Nitrogen fixation in heterocyst-forming cyanobacteria, pp. 73–110. Kluwer academic publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow. Ed. Werner Klipp, W., Masepohl, B., Gallon, J. R., Newton, W. E.
- [223] Thomson, B. D., Siddique, K. H. M. (1997). Grain legume species in low rainfall Mediterranean-type environments. 2. Canopy development, radiation interception, dry-matter production RID B-3462-2011. *Field Crops Research* 54, 189–199.
- [224] Tian, C., Wang, T. E., Wu, L. J., Han, T. X., Chen, W. F., Gu, C. T., Gu, J. G., Chen, W. X. (2008). *Rhizobium fabae* and a bacterium that nodulates *Vicia faba*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 58, 2871–2875.
- [225] Tietema, A., Wessel, W. W. (1994). Microbial activity leaching during initial oak leaf litter decomposition. *Biology and Fertility of Soils* 18(1), 49–54.
- [226] Tix, D., Charvat, I. (2005). Aboveground biomass removal by burning raking increases diversity in a reconstructed prairie. *Restoration Ecology* 13, 20–28.
- [227] Tobiasova, E. (2011). The effect of organic matter on the structure of soils of different land uses. *Soil and Tillage Research* 114, 183–192.
- [228] Towne, E. G., Knapp, A. K. (1996). Biomass and density responses in tallgrass prairie legumes to annual fire and topographic position. *American journal of botany* 83, 175–179.
- [229] Uliassi, D. D., Huss-Danell, K., Ruess, R. W., Doran, K. (2000). Biomass allocation and nitrogenase activity in *Alnus tenuifolia*: Responses to successional soil type and phosphorus availability. *Ecoscience* 7, 73–79.
- [230] USDA, NRCS (2009). The PLANTS Database. United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service. <http://plants.usda.gov>.
- [231] Valantine, D. H., Tutin, T. G., Burges, N. A. (1964–1980). *Flora Europaea*. Cambridge University Press, UK. Ed. Heywood, V. H.
- [232] Valery, V. I., Denis, V. R., Alexey, B. S. (2007). *Computational Phylogenetics and Molecular Systematics*, Chapter Heterogeneity in Northern Russian alders (*Alnus* MILL., and *Betulaceae*): combined approach. Moscow State University, Russia.
- [233] Valverde, A., Igual, J. M., Peix, A., Cervantes, E. and Velazquez, E. (2006). *Rhizobium lisutanum* and a bacterium that nodules *Phaseolus vulgaris*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 56, 2631–2637.
- [234] Van Miegroet, H., Cole, D. W., Binkley, D., and Sollins, P. (1989). *Effects of Air Pollution on Western Forests*, Chapter The effect of nitrogen accumulation nitrification on soil chemical properties in alder forests, pp. 515–528. Air and Waste Management Association, USA. Ed. Olson, R., Lefohn, A.

- [235] Vejre, H., Emborg, J. (1996). Interactions between vegetation and soil in a near-natural temperate deciduous forest. *Forest and Landscape Research* 1(4), 335–347.
- [236] Vermeer, A. W. P. (1996). *Interactions between humic acid and hematite and their effects on metal ion speciation*. Ph. D. thesis, Wageningen University. The Netherland.
- [237] Versegny, D. (2009). CLASS–The Canadian Land Surface Scheme (Version 3.4). Technical Report v1,1.
- [238] Version–4.3 (2009). Google Earth Version 4.3. <http://earth.google.de>.
- [239] Virtanen, A. I. (1928). Über die Einwirkung der Bodenazidität auf das Wachstum und die Zusammensetzung der Leguminosenpflanzen. *Biochem.* 193, 300–312.
- [240] Vitousek, P., Howarth, R. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13, 87–115.
- [241] Vitousek, P. M., Cassman, K., Cleveland, C., Crews, T. and Field, B. C., Grimm, B. N., Howarth, R. W., Marino, R. and Martinelli, L., and Rastetter, B. E. et al. (2002). Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 57–58(1), 1–45.
- [242] Vitousek, P. M., Hättenschwiler, S., Olander, L., Allison, S. (2002). Nitrogen and Nature. *Ambio* 31, 97–101.
- [243] Vitousek, P. M., Sanford, L. R. (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, 137–167.
- [244] w³TROPICOS (04 Dec 2008). Missouri Botanical Garden-Nomenclatural Data Base. <http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx?name=alnus>.
- [245] Walter, H., Lieth, H., Rehder, H. (1960). *Klimadiagramm Weltatlas*. G. Fischer VEB, DE.
- [246] Wani, S. P., Rupela, O. P., Lee, K. K. (1995). Sustainable agriculture in the semi-arid tropics through biological nitrogen fixation in grain legumes. *Plant and Soil* 174(1–2), 29–49.
- [247] Waring, R. W., Running, S. W. (1998). *Forest Ecosystem: Analysis at Multiple Scales*. Academic Press, UK.
- [248] Warner, S. R. (1926). Distribution of native plants and weeds on certain soil types in Eastern Texas. *The Botanical Gazette* 82(4), 345.
- [249] Weigel, M. (2008). *Encyclopedia of Biomes I–III*, Volume I. Gale Learning, Gale, Detroit, New York, San Francisco, New Haven, Conn, Waterville, Maine, London USA.
- [250] Weng, C. Y., Bush, M. B., Chepstow-Lusty, A. J. (2004). Holocene changes of Andean alder (*Alnus acuminata*) in highland Ecuador and Peru. *Journal of Quaternary Science* 19(7), 685–691.

- [251] West, T. O., Post, W. M. (2001). Soil organic carbon sequestration rates by tillage and crop rotation: A Global data analysis. *Soil Science Society of America Journal* 66(6), 1930–1946.
- [252] White, M. A., Thornton, P. E., Running, S. W., Nemani, R. R. (2000). Parameterization and sensitivity analysis of the Biome-BGC terrestrial ecosystem model: net primary production control. *Earth interactions* 4(3), 1.
- [253] Whitson, A. R. (2002). *Soil survey of Jackson Country, Wisconsin*. U. S. Department of Agriculture (USDA). Ed. Whitson, A. R., Geib, W. J., Dunnewald, T. J., Goodman, A. L., Musgrave, G. W., Clevenger, C. B.
- [254] Wiedmer, E., Senn-Irlet, B. (2006). Biomass and primary productivity of an *Alnus viridis* stand: a case study from the Schächental valley, Switzerland. *Botanica Helvetica* 116, 55–64.
- [255] Wilkinson, W. B., Green, L. A. (1982). The water industry and the nitrogen cycle. *Phil. Trans. R. Soc. Lond* 296, 459–475.
- [256] Williams, S. N., Schaeffer, S. J., Calvache, M. L., Lopez, D. (1992). Global carbon dioxide emission to the atmosphere by volcanoes. *Cosmockimica Ada* 56, 1765–1770.
- [257] Wolters, D. J., Akkermans, A. D. L., Van Dijk, C. (1997). Ineffective Frankia strains in wet stands of *Alnus glutinosa* (L.) GAERTN. in The Netherlands. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 1107–1712.
- [258] Wong, S. C. (1990). Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. II: non-structural carbohydrate content in cotton plants and its effect on growth parameters. *Photosynthesis research* 23, 171–186.
- [259] Woodward, F. I. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, UK.
- [260] WRCC (2004, 10). Western Regional Climate Center, Climate of Alaska. <http://www.wrcc.dri.edu/narratives/ALASKA.htm>.
- [261] Xu-Ri., Prentice, I. C. (2008). Terrestrial nitrogen cycle simulation with a dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* 14(8), 1745–1764.
- [262] Yapa, L. G. G., Fritton, D. D., Willatt, S. T. (1988). Effect of soil strength on root growth under different water conditions. *Plant and Soil* 109, 9–16.
- [263] Yolcu, H., Dasci, M., Tan, M. (2009). Evaluation of annual legumes and barley as sole crops and intercrop in spring frost conditions for animal feeding I. yield and quality. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 8, 1337–1342.
- [264] Young, C. P., Gray, E. M. (1978). Nitrate in groundwater: The distribution of nitrate in the chalk and traissic sandstone aquifers.

Literaturverzeichnis

- [265] Zanetti, S., Hartwig, U. A. (1997). Symbiotic N₂ fixation increases under elevated atmospheric CO₂ in the field. *Acta Oecologica* 18(3), 285–290.
- [266] Zheng Yi, W., Raven, P. H. (1994). *Flora of China: Betulaceae*, Volume 4. Science Press, Michigan, USA. Ed. Zhengyi, W.

9 Danksagung

Prof. Dr. Gerd Esser möchte ich für die freundliche Überlassung des hochinteressanten Themas und die Bereitstellung des Arbeitsplatzes herzlich danken. Ich verdanke ihm darüber hinaus jede erdenkliche, hilfreiche Unterstützung und viele anregende Diskussionen. Jede Phase dieser Arbeit wurde von ihm intensiv und professionell begleitet. Besonders bedanken will ich mich auch für die Freiheit, die er mir während meiner gesamten Arbeit an dieser Dissertation gewährte, die maßgeblich zum Gelingen dieser Arbeit beitrug. Sein kompetenter Rat und seine Hilfe kamen mir in zahlreichen Angelegenheiten sehr zugute.

Ganz herzlich möchte ich auch mich bei Herrn Prof. Dr. Christoph Müller vom Fachbereich Pflanzenökologie der JLU Giessen bedanken. Er stand mir mit seinen Erfahrungen, Ratschlägen und Diskussionen über die Stickstoffprozesse im Boden immer tatkräftig zur Seite. Er hat sich auch bereit erklärt, diese Arbeit zu begutachten. Für sein offenes Ohr und seine Interesse am Voranschreiben dieser Arbeit bedanke ich mich bei ihm.

Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. Volkmar Wolters vom Fachbereich Tierökologie der JLU Giessen, für die Anschaffung eines sehr hilfreichen Hochleistungsrechners für die Arbeitsgruppe. Ebenso will ich mich bei ihm ganz besonders für sein jederzeit tatkräftiges und herzliches Entgegenkommen und für seine Bereitschaft, als Prüfer zur Verfügung zu stehen, bedanken.

Mein Dank geht ebenso an die Mitglieder des Fachbereichs “Environmental Microbiology” der Universität Maine USA, insbesondere an Frau Prof. Dr. Christa R. Schwintzer, die mir mehrfach hilfreich Fragen beantwortete.

Ein ganz besonderer Dank geht auch an meine Doktoranden- und Diplomandenvorgänger sowie alle Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter des Instituts Pflanzenökologie für die außerordentlich gute Zusammenarbeit. Diese Arbeit wäre ohne ihre Hilfe nicht möglich gewesen, weshalb ich mich bei allen herzlich bedanke.

Mein Dank geht ebenso an die Mitglieder der Verwaltung des Fachbereichs Pflanzenökologie der JLU Giessen, insbesondere Frau Vanessa Kauß, die mir mehrfach bei bürokratischen Angelegenheiten geholfen hat.

Mein Dank geht ebenso an Frau Nastasja Becker, die mich tatkräftig bei der Anfertigung der Arbeit mit ihren Kenntnissen der deutschen Sprache begleitet hat.

Ich möchte mich weiterhin bei allen bedanken, die mir diese Arbeit ermöglicht haben: Ein ganz besonderer Dank geht an meine Eltern, die mir das Studium der Biologie ermöglichten und mir auch während der Anfertigung der Doktorarbeit immerzu unterstützend und liebevoll zur Seite standen.

9 Danksagung

Ganz besonderen Dank dafür, dass Sie immer das Beste für meine Geschwister und mich tun und alles Erdenkliche bereit sind, dafür zu geben.

Abdulla Sakalli, am 1. Juli 2012
Göteborg, Schweden