

**Prüfungvorbereitung
Biodiversität und
Ökosystemfunktionen (WS
2016/17)**

Quelle: Vorlesungsunterlagen

Inhaltsverzeichnis

1	DS1	1
1.1	Definition Biodiversität	1
1.2	Facetten der Biodiversität	2
1.3	Entwicklung der Biodiversität	2
2	DS2	4
2.1	Breitengradient	4
2.2	Übersicht der Erklärungsmuster	5
2.2.1	Art-Areal-Beziehung	5
2.2.2	Mehr-Individuen-Hypothese	6
2.2.3	Metabolische Theorie der Diversität	7
2.2.4	Evolutionsbasierte Hypothesen	8
3	DS3	9
3.0.5	Biotische Interaktionen	11
3.0.6	Toleranz-Hypothese	11
3.0.7	Nischenkonservatismus	12
3.0.8	Out of the tropics (OTT)	12
4	DS4	13
4.1	Artenreichtum messen	13
4.2	Individuen/Module zählen	14
4.3	Maße für Artendiversität	16
5	DS5	18
5.0.1	α β γ Diversität	19
5.0.2	Funktionelle Diversität	21
6	DS6	22
6.0.3	Wie komme ich von BD zu EF?	24
6.0.4	Funktionelle Merkmale bei Pflanzen	25
7	DS7	28
7.0.5	„Response“ und „Effekt“	30
8	DS8	31
9	DS9	33
9.0.6	Mark Westoby's LHS-System	33
10	DS10	36
10.0.7	Blattgröße	36
10.0.8	Biodiversität und Klima	38

11 DS11	39
11.0.9 Ecosystem functions = f(Biodiversity)	39
11.0.10 Themen zu BD-EF Experimenten	40
11.0.11 BD-EF Mechanismen	41
11.0.12 „Additive Partitioning“	43
11.0.13 Stabilität von Ökosystemen	44
11.0.14 Ausgewählte andere Ökosystemfunktionen	44
11.0.15 Multifunktionalität	44
12 DS12	46
13 DS13	47
13.0.16 „Fundamental Traits“	47
14 DS14	49
14.0.17 Identität	49
15 DS15	51

1 DS1

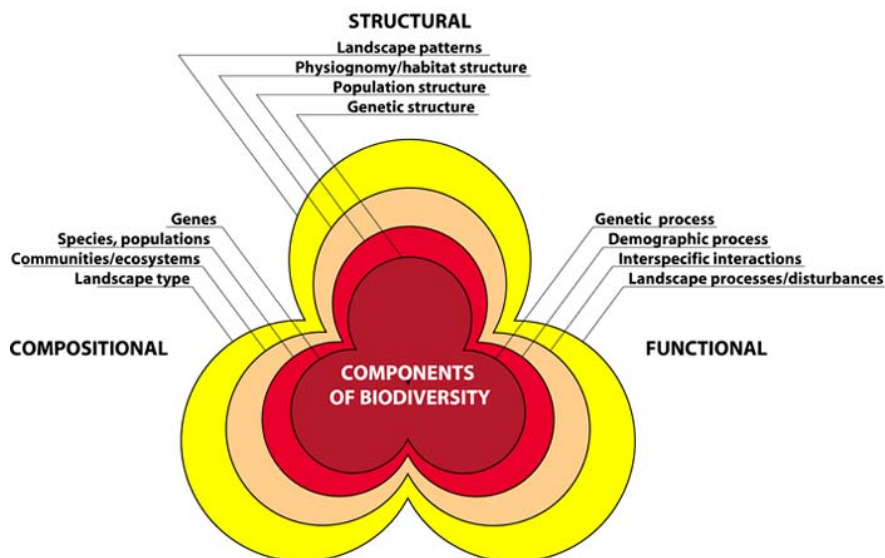
1.1 Definition Biodiversität

Erste Nennung: „National Forum of BioDiversity“ (Name einer Tagung 1986 in Washington, USA)

Biodiversität = Information

Components of biodiversity [nach Noss (1990)]

- Compositional
 - Genes
 - Species, populations
 - Communities/ecosystems
 - Landscape type
- Structural
 - Landscape patterns
 - Physiognomy/habitat structure
 - Population structure
 - Genetic structure
- Functional
 - Genetic process
 - Demographic process
 - Interspecific interactions
 - Landscape process/disturbances



<http://www.fao.org/docrep/006/y5187e/y5187e12.jpg>

1.2 Facetten der Biodiversität

- Molekulare Vielfalt, z. B. Variation zwischen Proteinen (Isoenzyme)
- Chemische Vielfalt: z. B. Vielfalt der sekundären Inhaltsstoffe
- Genetische Vielfalt: z. B. Genotypen innerhalb einer Art
- Phylogenetische Vielfalt: Repräsentanz des „tree of life“
- Artenvielfalt: Anzahl und relative Abundanz von Arten
- Funktionelle Vielfalt: z. B. physiologische, anatomische, morphologische, demographische, ethologische Vielfalt
- Interaktionsvielfalt: z. B. Vielfalt der trophischen Beziehungen sowie aller Sym-, Pro- oder Antibiosen
- Ökosystemvielfalt: z. B. Vielfalt der Ökosysteme und Ökosystemprozesse in der Landschaft

1.3 Entwicklung der Biodiversität

Diversifizierungsmechanismen v.a. Meso-/Känozoische Radiation:

- Nach Landgang in Silur zunehmende Nährstoffeinträge vom Land durch organische Partikel
- Auseinander brechen von Pangäa erhöht Klimagradienten, Nischenraum und schafft Verbreitungshindernisse, die die Entstehung von Endemismen begünstigen
- Zunehmen ausdifferenzierte Baupläne ermöglichen immer größere Spezialisierung und Ausnutzen ökologischer Nischen

Sixth Mass Extinction: ???

Differentielle Entwicklung in Großtaxa: Die jeweils neu entwickelten Taxa machen rasch die größte Diversität aus

Suche nach Asymptote: Anzahl der beschriebenen Arten über Jahre keine Asymptote → **Warum?**

Umso höher die Taxa umso weniger asymptotisch (Mora et al. 2011)

Wer ist wie häufig? (beschriebene Arten)

- 1.: Insekten > 1 Mio.
- 2.: Pflanze ~ 300000
- 12.: Vögel ca. 9950
- 18.: Amphibien ca. 4950
- 19.: Säugetiere ca. 4630

Pionier der Diversitätsforschung: Alexander von Humbolt beschreibt großräumige Diversitätsgradienten

erste globale Diversitätskarte: pflanzlichen Diversität nach Wulff (1935), aktualisiert von Mutke & Barthlott (2005)

2 DS2

Die Biodiversitätskarten zeigen: Taxonomische Diversität (Artenreichtum) pro Region steigt an:

- Von den Polen zum Äquator
- Von Gegenden mit ungünstigen Wachstumsbedingungen (zu kalt, zu trocken) hin zu Gegenden mit günstigeren Bedingungen (konstant warm und feucht)

2.1 Breitengradient

- Es existiert eine starke Korrelation zwischen geographischer Breite und Artenvielfalt (hier Pflanzenarten) – vor allem dort, wo die Klimagradienten besonders stark ausgeprägt sind (siehe Mutke & Barthlott (2005))
- Breitengradienten existieren nicht nur bei Pflanzen (z.B. Termiten, Vögel, Säugetiere)
- Ausnahmen: Gymnospermen, parasitoide Hymenoptera,

Was verbirgt sich hinter der Breite? Viele Faktoren variieren mit der Breite:

- Mittlere Temperatur ↓ (Die mittlere Jahresmitteltemperatur folgt der Einstrahlungsintensität, d.h. Nordpol ↓ Äquator ↑ Südpol ↓)
- Mittlere Niederschlag ↓
- Variabilität (T, NS) ↑
- Netto-Primärproduktion¹ ↓
- Glazialgeschichte, Evol. Zeit ↓
- Fläche (↓↑)

¹Produktion organischer Substanz durch Photosynthese oder Chemosynthese, abzüglich des Verlustes durch Gesamt-Atmung (Tages- und Nachtatmung aller grünen und nicht-grünen Pflanzenteile)

<http://www.spektrum.de/lexikon/biologie/nettoprimaerproduktion/46072>

2.2 Übersicht der Erklärungsmuster

- **Art-Areal-Beziehung**
- **Energie-basierte Hypothesen**
 - Mehr-Individuen-Hypothese (u.a. Hutchinson 1959, Srivastava 1998)
 - Metabolische Theorie der Diversität (Allen et al. 2002)
- **Evolutionsbasierte Hypothesen**
 - Zeitbasierte Hypothesen (incl. Nischenkonservatismus, Toleranzhypothese)
 - Speziationshypothese
 - Extinktionshypothesen

2.2.1 Art-Areal-Beziehung

- Generelles Prinzip in der Ökologie
- $S = c \cdot A^z$ mit S: Artenzahl, A: Fläche, z, c: Parameter, z (Exponent/Steigung) $\approx 0.25 - 0.30$
- logarithmische Kurve: 50% Habitatverlust \sim 10% Artenverlust, 90% Habitatverlust \sim 50% Artenverlust, 99% Habitatverlust \sim 75% Artenverlust (Artenreichtum über Fläche)

Mechanismen

- Artefakt?: Auf größeren Flächen können insgesamt mehr Individuen gesammelt werden als auf kleinen. Daher ist die Wahrscheinlichkeit größer, mehr Arten zu finden.
- Habitatdiversität: Größere Flächen sind topographisch/edaphisch diverser \rightarrow mehr Habitate \rightarrow mehr Möglichkeiten für unterschiedliche Arten zu existieren
- Artbildung/Extinktionsdynamik: größere Fläche \rightarrow größeres potentiell Areal von Arten \rightarrow größere Wahrscheinlichkeit der Artbildung (mehr Barrieren) und kleinere Wahrscheinlichkeit des Aussterbens (mehr Individuen)

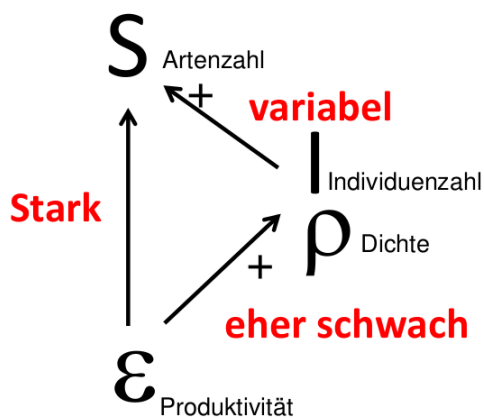
Fazit: Art-Areal und Diversitätsgradient

- Rezente Verteilung der Landmassen nicht kompatibel mit den globalen Mustern
- Logarithmischer Zusammenhang könnte selbst bei entsprechender Landverteilung den starken Anstieg zu den Tropen nicht erklären

2.2.2 Mehr-Individuen-Hypothese

- Produktivität (NPP = Netto-Primärproduktion) limitiert die Anzahl der Individuen
- In tropischen Gebieten ist es wärmer und feuchter, NPP ist höher in den Tropen, es ist Platz für mehr Individuen
- Wenn die Populationsgrößen nicht mit NPP variieren, dann ist Platz für mehr Arten!
- Mehr Energie, höhere NPP
- Es gibt einen positiven Zusammenhang zwischen NPP und Individuendichte
- Es gibt einen positiven Zusammenhang zwischen Individuendichte und Artenreichtum

Zusammenhang:



Sollte der Pfad über die Dichte/Individuenzahl den Mechanismus erklären, so müssten die „proximaten“ Zusammenhänge (also ε vs. ρ/I und ρ/I vs. S) stärker sein als der distale (ε vs. S) **Dies ist nicht der Fall!**

Fazit: Mehr-Individuen-Hypothese

Angesichts der Datenlage eher nicht wahrscheinlich

- Verbindung zwischen Energie und Dichte/Individuenanzahl eher schwach
- Änderungen der Dichte mit der Breite nicht in der richtigen Größenordnung (zu schnell)

2.2.3 Metabolische Theorie der Diversität

- Körpertemperatur = Umgebungstemperatur
- Wärmer → mehr metabolische Energie pro Individuum
- Annahme, dass Energienutzung durch Population konstant: wärmer → kleinere Populationen und/oder kleinere Individuen
- Individuenzahl pro Gemeinschaft variiert nicht geographisch → höhere Diversität

Fazit: Metabolische Theorie der Diversität

passt auch nicht... warum???

2.2.4 Evolutionsbasierte Hypothesen

Sind die Tropen die „Wiege“ oder das „Museum“ der Diversität?

- **Evolutionszeit** (=„Museum“)
 - Tropische Regionen sind erdgeschichtlich älter, viele Taxa haben Ursprung in den Tropen
 - Verbreitung aus den Tropen heraus ist limitiert
- **Diversifizierungsraten** (=„Wiege“)
 - Genetische Drift in kleineren Populationen hat höhere Artbildungsraten zur Folge (Federov 1966)
 - Klimavariabilität hat in den Tropen höhere Artbildungsrate zur Folge (Haffer 1969)
 - Höhere Wahrscheinlichkeit von parapatrischer (Moritz 2000) und sympatrischer Artbildung (Gentry 1989)
 - Größere Fläche bewirkt größere Wahrscheinlichkeit von Isolation (Terborgh 1973)
 - Geringere physiologische Toleranzen erschweren die Verbreitung und fördern die Isolation (Janzen 1967)
 - Höhere Temperaturen bedingen höhere Mutationsraten und damit Artbildungsraten (Rohde 1992)
 - Stärkere biotische Interaktionen führen zu höherer Spezialisierung und höherer Artbildungsrate (Dobzhansky 1950, Fischer 1960)
- **Extinktionsraten**
 - Geringere Klimavariabilität reduziert Extinktionsrisiko (Darwin 1859)
 - Größere Fläche, höhere Populationsgrößen, reduziertes Extinktionsrisiko (Rosenzweig 1995)

Das Argument „Zeit“: die Tropen sind älter und konnten daher eine größere Anzahl von Arten akkumulieren („fair chance“). Die nördlicheren Regionen sind durch Klimavariabilität, v.a. Eiszeiten, stärker in Mitleidenschaft gezogen worden → **jedoch sehr unterschiedlich (Vergleich USA, Europa, Asien)**

3 DS3

Fazit aus Montoya et al.:

- Modelle, die neben dem aktuellen Klima auch die Zeit seit der Vereisung beinhalten, erklären die rezenten Diversitätsmuster besser
- Unterstützt die Museumstheorie
- Problem:
 - Differenziert nicht zwischen Artneubildung und Einwanderung
 - Erklärt nicht den Breitengradienten der Diversität (nur Glazialgeschichte)

Zeit X Fläche: Ein Test mit Bäumen

- Grundannahme: Zeit und Fläche haben jeweils eigene Erklärungskraft
- Problem:
 - Evolution über viele Millionen Jahre
 - Heutige Flächenverteilung der Biome nicht repräsentativ
- Lösung: Errechnen des Integrals der verfügbaren Fläche über die geologische Zeit als Prädiktor für Artenreichtum

Wie hoch ist die Baumdiversität wo?

Biom	# Baumarten
north american boreal	61
eurasien boreal	100
north am. eastern temp.	300
north am. western temp	115
europ. temp.	124
east asien temp.	729
south am. temp.	84
australien temp.	310
neotropics	22500
asian tropics	14000
african tropics	6500

Korrelationsanalyse

- Keine Korrelation zwischen Artenreichtum und rezenter Biomverteilung!
- Bei vier der fünf Biomrekonstruktionen ergeben sich signifikante Effekte mit einer erklärten Varianz von bis zu 60%.
- Legt nahe, dass Zeit und Fläche beide wichtig sind

- Sagt aber wenig über die eigentlichen Mechanismen aus (Speziation, Extinktion?)

Zwischenstand: Zeit / Fläche

- Es gibt Hinweise dafür, dass die verfügbare Zeit „ungestörter Evolution“ (nicht unterbrochen durch Massenextinktionen) positiv mit der Diversität korreliert.
 - Diese Effekte sind besonders stark ausgeprägt für die jüngere Erdgeschichte (Eiszeiten)
 - Aber es gab auch vorher schon deutliche Breitengradienten der Diversität!
- Die Ergebnisse schließen das gleichzeitige Vorhandensein der Effekte von Unterschieden in den Netto-Speziationsraten nicht aus

Speziationsraten: Sind die Netto-Speziationsraten in den Tropen höher? Diverse Hypothesen:

- Genetic Drift: Kleine Population \rightarrow Genetische Drift $\uparrow \rightarrow$ Artbildung \uparrow **Zirkulär / schwer zu testen**
- Klimavariabilität: Milankovich-Zyklen in Tropen $\downarrow \rightarrow$ Vagilität $\uparrow \rightarrow$ Artbildung \downarrow **Kaum Daten**
- Sympatrische Artbildung \uparrow **Kaum Daten**
- Metabolismus: Temperatur $\uparrow \rightarrow$ Metabolismus $\uparrow \rightarrow$ Mutation \uparrow **Siehe später**
- Fläche: Fläche $\uparrow \rightarrow$ Wahrscheinlichkeit der reproduktiven Isolation \uparrow **Siehe z.B. Fine & Rees (oben)**
- Toleranzhypothese: Toleranz in den Tropen $\downarrow \rightarrow$ Wahrscheinlichkeit der repr. Isolation \uparrow **Plausibel, aber wenig Daten**
- Biotische Interaktion: biotische Nischen $\uparrow \rightarrow$ ungerichtete Selektion $\uparrow \rightarrow$ Wahrscheinlichkeit der Divergenz \uparrow **Siehe unten**

Wie alt sind Taxa? Frage: Seit wann haben sich zwei nächstverwandte Vogel- und Säugetierarten getrennt \rightarrow ergibt eine Altersverteilung; **Arten höherer Breiten haben sich später getrennt!**

Fazit: Speziationshypothese

- es gibt Hinweise darauf, dass die molekulare Uhr bei höherer Temperatur „schneller tickt“ (höhere Substitutionsraten).
- Diverse Probleme:

- Das erklärt nicht, warum der Breitengradient der Diversität auch für Homoiotherme (Gleichwarm) gilt
- Es ist noch unklar, inwieweit die Substitutionsraten ein guter Indikator für Artbildung sind

3.0.5 Biotische Interaktionen

- Temperate Zone: Abiotischer Selektionsdruck (z.B. Spätfrost) ist omnipresent und führt zu gleichgerichteten Anpassungen (targeted Evolution)
- In milden Klimaten überwiegt biotischer Selektionsdruck. Dieser ist kleinräumig variabel und unvorhersehbar. Daher sind die Selektionsdrücke entsprechend divers → schnellere Divergenz (Evolution with moving target)

Short-cut: Biotische Interaktion

- Es gibt einige Hinweise auf stärkere Interaktionen in den Tropen (aber auch Gegenbeispiele)
- Es gibt Hinweise darauf, dass sich Merkmale, die biotische Interaktion widerspiegeln, schneller evolvieren (z. B. Bestäubungsmodi)

3.0.6 Toleranz-Hypothese

- Tropische Organismen besitzen engere Klimanischen : Höhenzüge wirken daher eher als Barrieren
- Die Folge: Schnellere geographische und damit reproduktive Isolierung → Divergenz
- Der Artenreichtum wird durch die Anzahl von Arten limitiert, die die Umweltbedingungen tolerieren können
- Die Umweltbedingungen werden mit der Breite ungünstiger
- Zwei Fälle:
 - Extremfall: Die Artbildungsrate ist überall gleich (bzw. die Verbreitung ist prinzipiell unlimitiert). Dann ergibt sich die Diversität rein aus der Toleranz (bzw. der differentiellen Extinktion)
 - Wenn Arten in tropischen Gebieten entstanden sind (oder übrig geblieben sind), müssten sie für eine Ausbreitung polwärts erst Toleranzen entwickeln. Dieser Prozess dauert lange Zeit.

3.0.7 Nischenkonservatismus

- Wenn die Artbildungsrate in den Tropen höher und die Extinktionsraten niedriger sind, warum verbreiten sich die tropischen Arten dann nicht nach Norden aus?
- Nischenkonservatismus: Die Anpassungen, die ein Vordringen in kältere Regionen erlauben, sind komplex und werden „selten“ erfunden.

3.0.8 Out of the tropics (OTT)

- Diese Theorie bildet einen Kompromiss. Der Breitengradient hat mehrere Ursachen:
 - Höhere Speziationsraten in den Tropen
 - Geringere Extinktionsraten in Tropen
- Gleichzeitig wird davon ausgegangen, dass die hohe Diversität auch in die Extratropen „überschwappt“ (Immigration in den Extratropen hoch).

Fazit

- Die evolutionsbasierten Theorien schließen sich nicht gegenseitig aus!
- Sie sind allesamt wahrscheinlicher als die energiebasierten Theorien
- Die Evolutionshistorie spielt allgemein eine große Rolle.
- Eine synthetische Theorie wie die OTT ist erfolgversprechend.

4 DS4

4.1 Artenreichtum messen

Was wir selten(st) schaffen

- Wir erfassen fast nie alle Organismen des untersuchten Systems (schon gar nicht einer Region)
- Wir erfassen so gut wie nie alle Taxa eines Systems (oft nur ausgewählte Gruppen)
- Die Erfassungsmethode richtet sich selten nach den Taxa / Arten, die am schwierigsten zu erfassen sind

Welche Taxa / Arten sind schwierig zu erfassen?

- Generell: Seltene Arten
- Arten in schwer zugänglichen Bereichen des Ökosystemstiefe Bodenschichten, Kronendach, ...)
- Arten in schwer bestimmbaren Zwischenstadien (Sporen, Samen, Nymphen)
- Arten, die sich auch als Adulte nur schwer bestimmen lassen
- Arten mit zeitlich sehr variabler Präsenz
- Arten mit räumlich sehr heterogener Präsenz stark aggregiert an bestimmten Mikrostandorten)

Problem: Was ist ein Individuum?

- Bei unitaren Organismen eindeutig: Form deterministisch
- Bei modularen Organismen nicht
 - Bäume, Korallen, Schwämme
 - Oft verzweigte, sich selbst wiederholende Strukturen
 - Entwicklungsprogramm nicht vorhersagbar → indeterminiertes Wachstum
- Modulare Organismen sind sehr häufig (Wälder, Grünländer, Korallenriffe, Moore)

Genet vs. Modul

- Genet:
 - Genetisches Individuum; Produkt einer Zygote
 - kann aus vielen Modulen bestehen (Polykormon)
 - Beispiel: Nähadel Gottes
- Modul, z. B. bei Pflanzen:
 - vegetatives Modul: Blatt, Knospe (in Blattachsel) und Internodium² (fundamentales Modul = Phytomer)
 - Generatives Modul: Blüte
 - Äste: „kleine Bäumchen, die in einem großen Baum wurzeln
- Ramet: Module, die sich vom Genet getrennt haben und m.o.w. unabhängig geworden sind

4.2 Individuen/Module zählen

- Sessile Organismen:
 - Plot abstecken und zählen
 - Transekte
 - „plotless sampling methods“
 - Luftbilder (v.a. Bäume)
 - Fernerkundung (v.a. Bäume oder Vegetationsstrukturen)
- Bewegliche Organismen
 - Diverse Fallen
 - Fang-Wiederfang Methoden
 - Sichtzählung / Transekte
 - Akustische Kartierung
 - Luftbilder
 - Jagd- und Fangstatistiken

²bezeichnet in der Botanik den Teil einer Sprossachse zwischen zwei Knoten (Nodi), der definitionsgemäß keine Blätter trägt [https://de.wikipedia.org/wiki/Internodium_\(Botanik\)](https://de.wikipedia.org/wiki/Internodium_(Botanik))

Transektmethoden

- Schnitt-Transekte
 - Sehr günstig bei Polykormonen
 - Liefert: Anzahl, mittlere Kormongröße, Deckung
- Lineare Transektplots
 - Günstig bei kleinen „punktförmigen“ – z. B. Grasrameten
 - Liefert: Anzahl

over pin frame

- v.a. im Grünland
- Gezählt werden die Berührungen von Organen (Blättern, Stengel, Blüte)
- Trennung nach Individuen nicht möglich
- Höhe der Berührung gibt auch Auskunft über vertikale Struktur
- Dauert lange, ist aber objektiver als Deckungsschätzungen

Plot-less

- Viele plot-less Methoden sind ein Mischung aus einer Zufallsauswahl und Distanzmessungen, z. B.
 1. Auswahl zufälliger Organismen → Messung der Distanz zum nächsten Nachbarn
 2. Auswahl zufälliger Orte → Messung der Distanz zu nächsten Organismus (s. Abbildung)
- Probleme:
 1. Auswahl von zufälligen Individuen ist sehr schwierig
 2. Methode 2 wird sehr stark von isolierten Individuen beeinflusst.
 3. Lösung: z. B. T-Sampling (siehe Vorlesung)

Point-Quarter

- Zufallspunkte i als Zentrum eines Kreuzes. Insgesamt n Zufallspunkte.
- Jeweils Distanz d zum nächsten Nachbar in Quadrant j messen.
- Vorteil: Man braucht weniger Zufallspunkte. Sehr effizient.
- Nachteil: Empfindlich gegenüber Abweichungen von der Zufallsverteilung.

weitere Verfahren:

- Imaging: z. B. Laser Scanner, Spektralkamera, RGB Kamera, Thermokamera
- Multispektralaufnahme vom Flugzeug
- Akustisches Monitoring

Ideale für Biodiversitätssampling

- Verschiedene Skalen für verschieden große Organismen
- Plots sind so klein, dass alle darin vorhandenen Arten und Individuen erfasst werden können
- Plots sind so zahlreich, dass alle vorkommenden Arten erfasst werden.
- Grundannahme: Alle Arten sind gleich gut detektierbar

Whittaker-Plot

- Testet Artenreichtum über verschiedene Skalen hinweg ab
- Abwandlungen:
 - nested quadrat
 - Long-Thin Plot
 - modified whittaker plot
 - ncvs Protokoll (siehe Vorlesung)

4.3 Maße für Artendiversität

- **Artenreichtum** (species richness)
 - „richness“
 - Chaos Schätzer
- **Artendiversität** (species diversity)
 - Shannon-Wiener Diversität
 - Simpson Index
- **Arten-Gleichverteilung** (evenness)

Arten-Akkumulationskurven

- Individuum-based
 - Ein Individuum nach dem anderen sammeln
 - Wenn ein neues dabei ist, Zähler eins höher setzen.
 - Irgendwann wird man kaum noch neue Arten finden
- Sample-based
 - Ein Probe (mit potentiell mehreren Individuen) nach der anderen sammeln (oft Probeflächen)
 - etc. siehe oben

Fragen (siehe Vorlesung)

- Ein Altwald und ein nachgewachsener Wald im Vergleich Warum sind die Kurven glatt? (rarefaction curve)
- Warum besteht einmal der Unterschied (individual-based) und einmal nicht (sample-based)?
- Warum ist die individual-based Kurve der Altwälder kürzer?

5 DS5

Chao's Schätzer

- Schätzt die „wahre“ Artenvielfalt
- Gleiche Datenstruktur wie vorher
- Die Gesamtartenzahl in der Probe wird extrapoliert

Überlegung zur Artenvielfalt: Welche Gemeinschaft ist diverser? Warum?

Shannon-Wiener Diversität

- Artenzahl S (“species richness”): Gesamtartenzahl, pro Fläche
- Shannon-Wiener-Diversität (H oder D Shannon): Diversität abh. von Artenzahl und deren Häufigkeit (Rechenbeispiel siehe Vorlesung)

Gini-Simpson's Diversitäts-Index D : beschreibt die Wahrscheinlichkeit, mit der zwei zufällig ausgewählte Organismen der gleichen Art angehören (= Varianzmaß)

Zwischen welchen Werten schwankt der Simpson-Index?

Was das Maß können sollte

1. Bei konstanter Artenzahl, Abundanz und Gleichverteilung (Eveness) aber variabler Anteile einzelner Arten, soll das Maß auch konstant bleiben
2. Wenn die Gesamtabundanz abnimmt, wird das Maß kleiner
3. Wenn nur die Gleichverteilung abnimmt (Abundanz, Artenzahl konstant), wird das Maß kleiner
4. Wenn nur die Artenzahl abnimmt (Abundanz, Gleichverteilung konstant), wird das Maß kleiner
5. Der Erwartungswert des Maßes sollte unabhängig von der Probenmenge sein
6. Der Erwartungswert sollte einfach und präzise quantifizierbar sein

Fazit bezüglich Shannon-Wiener und Simpson: Befriedigen alle Kriterien bis auf F_2 , d.h. wenn alle Arten (Artenzahl und Eveness konstant) in der Abundanz abnehmen, bleiben beide Indizes konstant!

Eveness (= Gleichverteilung)

Eveness ist ein Maß dafür, wie sich die vorkommenden Arten in ihren Abundanzen unterscheiden

(Shannon-) Eveness

Wird typischerweise indirekt ausgerechnet:

- Diversitätsmaß ist eine Mischung aus Artenzahl und Gleichverteilung (= Eveness)
- Wenn man die Artenzahl heraus rechnet, isoliert man die Eveness

2 Schritte:

1. Shannon-Diversität für maximale Gleichverteilung: $D_{Shannon\ max} = \ln(S)$
2. Verhältnis der gemessenen zur maximalen Diversität = Gleichverteilung:
$$E = \frac{D_{Shannon}}{D_{Shannon\ max}}$$

5.0.1 α β γ Diversität

- α -Diversität: Diversität innerhalb der einzelnen Untersuchungseinheit (z. B. Plot, eine Falle usw.)
- β -Diversität: Diversität zwischen den Untersuchungseinheit
- γ -Diversity: Diversität der Gesamtheit aller Untersuchungseinheiten (oft eine Landschaft)

Partitionierung

- Bezogen auf Artenreichtum: $\alpha \cdot \beta = \gamma$
- Bezogen auf $D_{Shannon}$: $\alpha + \beta = \gamma$
- Bezogen auf $D_{Gini-Simpson}$: $\alpha + \beta - \alpha \cdot \beta = \gamma$

Was damit machen?

- Es ist einfach α und γ zu berechnen
- β -Diversität wird aus α und γ errechnet, wobei α_{av} der Mittelwert über alle Plots ist: $\beta = \gamma - \alpha_{av}$
- β -Diversität wird auch als Maß für „species turnover“ verwendet

β -Diversität

- ist ein Maß für die Unterschiedlichkeit der Artenausstattung
- Wird häufig auch direkt mit multivariaten Vergleichen über Ähnlichkeitsmaße errechnet (Multiple assemblage overlap measures: Morisita-Horn-Index, C_{qN} -Index)

Ihre Einschätzung: Welche Prozesse befördern β -Diversität? Wo ist welche Diversitätskomponente wie hoch?

- Moore?
- Borealer Wald?
- Fynbos (Kapensis)?
- Tropischer Regenwald?
- Inselarchipele?

5.0.2 Funktionelle Diversität

Kontinuierliche Maße der funktionellen Diversität basieren auf Ähnlichkeit der Arten bzgl. Ihrer Eigenschaften

Facetten der Funktionellen Diversität

- **Funktionelle Identität:** Wo befindet sich die Gemeinschaft im Merkmalsraum?
- **Facetten der funktionellen Diversität**
 - Functional Richness: Wie groß ist der Merkmalsraum, der von der Gemeinschaft eingenommen wird?
 - Functional Diversity/Divergence/Dispersion: Wie unterschiedlich sind die Arten im Mittel?
 - Functional Evenness: Wie gleichmäßig sind die Abundanzen der Arten im Merkmalsraum verteilt
 - Functional Distinctiveness: Wie weit ist eine Art im Merkmalsraum von allen anderen entfernt? (Wie „besonders“ ist sie?)

Funktionelle Identität (FI)

- Mittelwert der Merkmale über alle Arten
- Besser: Mittelwert 1 über alle Arten gewichtet mit deren Bedeutung in der Gemeinschaft (Abundanz, Biomasse, Deckung,...)

Functional richness (FR)

- Merkmalsraum, den die Gemeinschaft einnimmt
- FR Masszahlen
 - Nur ein Merkmal: Spanne zwischen dem kleinsten und dem größten Wert (engl. range)
 - Zwei und mehrere Merkmale: Fläche des „Convex hull volume (CVH)“: Fläche, die durch eine umhüllende Linie gebildet wird. Die „Eck“-Arten heißen auch Vortex-Arten. Linie darf nicht „nach innen knicken“.
- Bemerkung zu FR
 - Wird sehr stark durch extreme Arten bestimmt
 - Für die Vergleichbarkeit wird üblicherweise durch die Gesamtspanne (-fläche, -volumen,...) aller Gemeinschaften geteilt. Dann variieren die Werte zwischen 0 und 1

6 DS6

Functional Evenness

Wie bei der Artendiversität reduziert eine Ungleichverteilung der Abundanzen auch die funktionelle Vielfalt

3 Schritte zur Berechnung:

1. Minimum Spanning Tree ausrechnen
2. Normieren mit Gesamtlänge
3. Index (0 bis 1) = Vergleich mit dem Idealszenario: PEW_l bei ungleichen EW_l immer kleiner als $\frac{1}{(S-1)}$
4. Beispiel siehe Vorlesung

Functional Dispersion

- **Muss:**

- Muss mit mehreren Merkmalen funktionieren
- Darf nicht kleiner werden, wenn eine Art dazu kommt (monotonicity)
- Darf nicht größer werden, wenn eine Art gedoppelt wird (twinning principle)

- **Soll:**

- Unabhängig von Artenzahl
- Unabhängig von Functional Richness
- Sollte Abundanzverteilungen berücksichtigen

- **Wäre schön:**

- Kann alle Datentypen nutzen
- Funktioniert mit fehlenden Daten

Rao's Q

- „Rao's Quadratic Entropy“, „Varianz der Distanzen zwischen Arten“
- mittlere funktionelle Ungleichheit zwischen zwei zufällig ausgewählten Individuen
- **Vorteile:**
 - Berücksichtigt Abundanz
 - arbeitet mit multiplen traits (multivariat)
- **Nachteile:**
 - Wenn alle Arten gleich abundant sind (unwahrscheinlich), dann ist FD Q beeinflusst durch die Merkmalsverteilungen und die Kovarianz zwischen den Merkmalen
 - wenn viele traits zum gleichen Merkmalssyndrom gehören (z. B. tradeoffs), dann wird diese Funktion überbewertet.

FDiv

1. Auswahl aller Vortex-Arten V
2. Berechnung des Zentroids (Schwerpunkts) nur (!) der Vortex-Arten
3. Koordinaten des Zentroids: $(g_1, g_2, g_3, \dots, g_k)$
4. Ausrechnen der euklidischen Distanz zwischen jeder Art und dem Zentroid
5. Ausrechnen der mittleren Distanz
6. Abweichungen vom Ring mit Radius dG nach innen und nach außen. Abundanz gewichtet

FDis von Laliberté und Legendre

1. Zentroid aller Arten ausrechnen
2. Distanz zum Zentroid für jede Art ausrechnen
3. FDis ist der Mittelwert dieser Distanzen

Die Auswirkung der Abundanzen ist:

- dass sich das Zentroid zu den häufigen Arten hin verschiebt
- dass die Abstände zu häufigen Arten ein höheres Gewicht bekommen

Wo ist die Biologie? Ein Wort der Vorsicht!

Man sollte die Merkmale verstehen, die man benutzt und Fragen stellen:

- Welche Rolle spielen sie in Bezug auf Nischendifferenzierung?
- Welchen Mechanismus repräsentieren Sie? (z. B. Licht-, Wasser-, Nährstoffakquise?)
- Habe ich irgendeine Hypothese, warum Diversität oder Evenness bezüglich der Merkmale für meinen Prozess (Koexistenz, Produktivität, etc.) relevant sein könnte?

6.0.3 Wie komme ich von BD zu EF?

„Y“ = Ökosystemfunktionen (*=„Ökosystem-Dienstleistungen“)

- Biomasse produzieren *
- Feuergefahr hervorrufen
- Stabilität gewährleisten *
- Kohlenstoff festlegen *
- Erosion verhindern *
- Luftstickstoff fixieren *
- Wasser verdunsten

Was ist das „X“ genau?

- Ein Artnamen
- Eine Liste von Arten die gemeinsam vorkommen
- manchmal mit relativen Häufigkeiten

Arten versus Arteigenschaften?

Was passiert?

Ökosystemfunktion = $f(\text{Name}_i)$

Ökosystemfunktion = $f(\sum \text{Namen}_i)$

Warum passiert es?

Ökosystemfunktion = $f(\text{Wachstumsrate}_i)$

Ökosystemfunktion = $f(D \text{ Wurzeltiefe}_{ij})$

Biodiversität (X) & Ökosystemfunktionen (Y)

- Auch kurz „BD-EF“ oder „BEF“ genannt
- Was hat das mit Merkmalen zu tun?
 - Funktionelle Merkmale spielen eine wichtige Rolle bei der Übersetzung von Information (BD) in ökologische Prozesse (EF)
 - Oder anders: Die Merkmale bestimmen im Wesentlichen, wie sich die Anwesenheit einer Art auf die Prozesse im Ökosystem auswirkt
 - Zugespitzt:
 - * Wüsste man alle relevanten Merkmale bräuchte man die Artzugehörigkeit nicht wissen.
 - * Kennt man sie nicht alle, wird es immer residuale „Arteffekte“ geben.

Facetten von FD und deren Bedeutung

Vorhersagekraft für Ökosystemfunktionen gibt Hinweis auf Mechanismus

→	Merkmalswert		→
Mittelwert	Verteilung		Spanne
Functional Identity		Functional Dispersion	Functional Richness
Mittlere Merkmalsausprägung	Merkmal bestimmt EF	Varianz bestimmt EF	Extreme sind wichtig
Mass ratio hypothesis, Selection effect		Komplementarität, Insurance-Hypothese	Functionelles Potential ist wichtig
Art der wichtigen Merkmal geben Hinweis auf Mechanismus			

- Abundanzverteilungen sind wichtig
- Funktioniert mit vielen Merkmalen (multivariat)

6.0.4 Funktionelle Merkmale bei Pflanzen

- Physiologie
- Morphologie
- Demographie
- Ökosystem

Auf welche Merkmale trifft man?

- Angaben aus der **taxonomischen Literatur**
 - z. B. Blattlänge, maximale Höhe, Samengröße, ...
 - ursprünglich nur zu Unterscheidungszwecken ausgewählt
- Einfache ökologische **Gruppierungsmerkmale**
 - z. B. Winderverbreitung: ja/nein, Schattentoleranzklasse: 1-5, ...
 - Oft sind Gruppen nur eine Vereinfachung, weil die Erfassung eines quantitativen Masses viel zu aufwendig wäre
- **Gezielte vergleichende Studien** der funktionellen Ökologie
 - z. B. SLA, Gefäßdurchmesser, N-Gehalte, Blattlebensdauer,
 - Funktionelle Bedeutung a priori relativ klar (nicht immer), oft vergleichender Natur
- **Diverse Prozessstudien** aus der Botanik, Pflanzenphysiologie, Agrarwissenschaften, usw.
 - Sehr pezifische Merkmale: Quantum-Use-Efficiency, Ammoniumaufnahme-kinetik, ...
 - I.d.R. nur wenige Arten, oft Nutzpflanzen

Dateneigenschaften

- **Beschreibung**
 - Beispiel: „Art bildet auf nassen Standorten häufig ein Flachwurzelsystem aus“
- **Kategoriale Variablen (Kategorien)**
 - Feuertoleranz (ja/nein oder 1/0, Blütenfarbe (grün, gelb, rot, blau,...))
- **Ordinale Variablen**
 - Beispiele: Überflutungstoleranz (1-5), Wachstumsrate (gering, mittel, hoch oder 1,2,3)
 - Eigenschaft: 2 ist mehr als 1, aber nicht doppelt so viel; nie negativ
- **Ganzzahlige Variablen**
 - Anzahlen: Chromosomen, Griffel, Samen pro Kapsel
 - Eigenschaften: nie negativ, keine Dezimalstelle

- **Kontinuierliche Variablen**

- SLA ($97.5 \text{ cm}^2 \text{ g}_d w^{-1}$)
- Eigenschaft: 2 ist doppelt so viel wie 1, kann positiv oder negativ sein

7 DS7

Spezifische Probleme

Beschreibung: Übersetzung in Variablen?

- **Kategoriale Variablen:**
 - n Kategorien müssen in n-1 Variablen (0-1-codiert) umgesetzt werden. Das verbraucht Freiheitsgrade und ist umständlich.
 - Zwei Wissenschaftler, zwei Kategoriesysteme, Vereinheitlichung ist schwierig.
- **Ordinale Variablen:** Häufig sehr subjektiv („Försterlatein“)
- **Kontinuierliche Variablen:**
 - Einheiten und Definitionen (Beispiel SLA: ein- oder zweiseitig)
 - Oft pseudo-metrisch, z. B. Maximal Alter von Bäumen (400 Jahre)

Sonstige Probleme mit Merkmalsdaten

- **Taxonomie:** Fehlbestimmungen, Synonyme, Tippfehler, Subspezies
- **Datenbeschreibungen** (Meta-Daten) in den Quellen:
 - Fehlerangaben ja oder nein?
 - Welche Methode wurde verwendet?
 - Wie wurde aggregiert? (Mittelwert von Blättern einer Pflanze, von Blättern mehrere Pflanzen, usw.)
 - Skalen: Wann, über welchen Zeitraum, auf welcher Fläche etc.
- **Es fehlen Daten** („missing data“)

Was ist überhaupt ein Merkmal?

- Alles was man an einem Organismus messen kann? Öffnungsweite der Stomata oder bei Tieren Blutzuckerspiegel? – Merkmal?
- Alles was man messen kann und wenig variabel ist?
- Nur die Größen, die invariabel sind?

Grade von Variabilität

- **Fester Wert**
 - z.B. Ausschlagfähigkeit, Anz. Chromosomen
 - Y_i : Wert, Klasse
- **Intrinsisch variabel**
 - Samengewicht, Ligningehalt Borke %
 - \bar{Y}_i : Mittelwert (\pm Fehler)
- **Umweltgesteuert**
 - Respirationsrate, V_{max} , Zersetzungsrate
 - θ_i^* : Parameter (\pm Fehler)

Reduktionistische Ansatz der merkmalsbasierten Forschung?

Plastizität ist lebensnotwendig

Fazit

- Phänotypische Plastizität ist kein Problem wenn Ausmaß und Sensitivität der Reaktion ungefähr gleich ist zwischen den Arten
- Phenotypische Plastizität ist ein Problem wenn sich die Reihenfolgen ändern

Neue Klasse:

- Merkmal = $f(\text{Umwelt})$
- Plastizität = $f(\text{Merkmale})$

Merkmale: Breite der Anwendung

- Zur Artenbestimmung
- Merkmalsevolution, komparative, merkmalsbasierte phylogenetische Analysen
- Nischenanalyse (Rosenzweig's Niche; 1987)
- Ableitung von Pflanzenstrategien; Einteilung von funktionellen Gruppen
- Klimaproxy in paläoökologischen Studien
- Prädiktor für Pflanzenperformanz; Züchtungsmarker (traits, states & rates)
- BD-EF Analysen (Diversitäts- und Identitätsfragen)
- Parameter in Modellen

7.0.5 „Response“ und „Effekt“

Wichtige Schlüsselfragen

- Welche Merkmale sind beides (response und effect)?
- Inwiefern sind response und effect traits miteinander korreliert?
- Kann ich über ein Verbindung von response und effect traits sowohl die Entstehung von Biodiversität als auch die Effekte von Biodiversität erklären?

Zuordnung

- Welches Merkmal ist für welche Funktion bedeutsam?
- Wird eine Funktion durch mehrere Merkmale gesteuert?
- Kann ein Merkmal mehrere Funktionen steuern?
- Kennen wir alle relevanten Merkmale?

Ökologische Filter

- **VerbreitungsfILTER:** Samenquelle, Verbreitungsvektoren
- **Abiotischer Filter:** Bodeneigenschaften, Klima, Störungen
- **Biotischer Filter:** Konkurrenz, Herbivorie, Pathogene

Zwei Beispiele

- Auf welcher Integrationsebene (innerhalb der Hierarchie) wirkt ein Merkmal?
- Welche Einfluss hat der Merkmaleinfluss auf Teilprozesse für den Gesamtprozess (Komplexität: Viele Merkmale x viele Prozesse)

Fazit

- Merkmal beeinflussen im Beispiel die Ökosystemfunktion Monokulturbio-masse über unterschiedliche Pfade
- Staturmerkmale wirken über die individuelle Performanz (→ ecosystem volume capture)
- Blatt- und Wurzelmerkmale wirken direkt (→ biotische Interaktionen?)
- Die Merkmale wirken eher nicht über den Pfad der Populationsdichte, wenn dann die Wurzelmerkmale (→ Packungsdichte evt. weniger wichtig)

8 DS8

Merkmale in einer Gemeinschaft - Filter, Nischen, Koexistenz

- In einer Pflanzengemeinschaft koexistieren Arten mit unterschiedlichen Eigenschaften
- Was könnte wichtig sein?
 - Mittlere Ausprägung des Merkmals
 - Vorhandensein eines bestimmten Merkmals
 - Das Ausmaß der Unterschiedlichkeit von Merkmalen (Gesamtspanne, Abdecken der Spanne etc.)

Was kann man daraus lernen? (Assembly rules)

- Wirken Filtermechanismen?
 - Hohe Gleichartigkeit von Merkmalen → Starke Filter wirken
 - Welche Merkmale sind besonders gleichartig? → Rückschlüsse auf Art des Filters
 - Welche mittlere Ausprägung haben Merkmale → Ebenfalls Rückschlüsse auf Art des Filters
- Wirken Nischenmechanismen?
 - Hohe Verschiedenheit → Nutzung unterschiedlicher Nischen (Räume, Zeiten, Ressourcen etc.)
- Beide Mechanismen können gleichzeitig wirken, dann aber für unterschiedliche Merkmale

Nischenkonzepte und Merkmale

Umweltnische: a region in a multi-dimensional space of environmental factors that affect the welfare of a species (Hutchinson, 1957)

Merkmalsnische: a region in a multi-dimensional trait space that affect the welfare of a species in a particular environment (Rosenzweig, 1987)

Abiotischer Filter \approx Identität

Biotischer Filter („begrenzte Ähnlichkeit“, „Nischenprozesse“) \approx Diversität

Beispiel: Nischen im Regenwald

- Kraft et al. (2008): Von 150.000 Bäumen 1000 x zufällig Individuen ziehen und kleine virtuelle 20 x 20 m Plots herstellen → Verteilung von Merkmalen anschauen (Spanne, Standardabweichung usw.)
- Dann Vergleich mit den gemessenen Verteilungen
 - Verteilung breiter → Nischenprozesse (benachbarte Arten sind sich unähnlicher als eine zufällige Nachbarschaft)
 - Ist die Verteilung enger → Umweltfilter macht Bäume ähnlicher als bei einer zufälligen Nachbarschaft

Das Prinzip

- $SD \text{ Nullmodell} = SD \text{ Beobachtet?}$
- $\text{Spanne Nullmodell} = \text{Spanne Beobachtet?}$

Funktionelle Merkmale

- Wie setzen sich pflanzliche Merkmale in Pflanzenfitness und Ökosystemfunktionen um?
- Was ist die Biologie hinter den Indizes und den Statistiken?

9 DS9

9.0.6 Mark Westoby's LHS-System

Konzept:

- Drei „Leader“-Merkmale bilden drei voneinander unabhängige Achsen der Variabilität.
- Diese Achsen repräsentieren sogenannte „tradeoffs“ (d. h. unausweichliche Kompromisse)

Die drei „tradeoffs“ Eine Pflanze kann nicht...

- ...dauerhafte Blätter haben, die gleichzeitig billig sind (\rightarrow Spezifische Blattfläche – **L = leaf**)
- ...Blätter hoch über dem Boden positionieren, ohne vorher einen stabilen Stamm zu wachsen (\rightarrow maximale Höhe – **H = height**)
- ...schwere Samen (mit hohem Startkapital) produzieren und gleichzeitig davon auch noch viele pro eingesetztem C-Kapital (\rightarrow Samengewicht – **S = Seed**)
- Die drei Merkmale (L + H + S) sind mit diversen anderen eng korreliert (sie repräsentieren jeweils einen ganzen Syndromgradienten)
- Sie sind untereinander aber nicht korreliert (na, ja, siehe später)
- Vorteile des LHS Systems
 - Quantitativ und merkmalsbasiert
 - Tradeoffs sind real
 - Die drei Merkmale sind diejenigen, für die die meisten Daten vorhanden sind.

Potentiell zusätzliche Achsen

- Wurzeln: Wurzeltiefe, Wurzelarchitektur, Feinwurzelmerkmale
- Blatt- und Zweigverhältnisse: Größen, Architektur, Zweiginvestition pro Blattfläche
- Hydraulik: Leitfähigkeit, Embolieresistenz, Anatomie
- Störungsresistenzen: thermisch: Feuer, mechanisch: Wind, Schneebruch, biotisch: Herbivorie, etc.)
- Kommunikation: Allelopathie ...usw.

Reproduktive Allokation (S)

- Arten mit kleinen Samen produzieren mehr davon (bei gleicher Allokation in Samen)
- Arten mit großen Samen sind als Sämlinge sehr konkurrenzkräftig

Spezifische Blattfläche SLA (specific leaf area)

$$SLA = \frac{\text{Blattflaeche}}{\text{Blatttrockengewicht}} = \frac{1}{LMA} \text{ (LMA=leaf mass avarage?)}$$

Nachteile von hohem SLA

- Geringerer Schutz gegen mechanische Belastung (Wind, Eiskristalle, Sand, Tritt, etc.)
- Hält nur geringe Wasserspannungen aus → empfindlich gegen Austrocknung
- Wenig verholzt → hohe Palatabilität (Nährwert für Herbivore hoch)
- Korreliert mit Kurzlebigkeit

LMA und Relative Wachstumsrate

Definition: Änderung der Biomasse über einen meist kleinen Zeitschritt im Verhältnis zu bestehenden Biomasse

$$RGR = \frac{dW}{dt} \frac{1}{W}$$

Normierung bez. bestehende Biomasse günstig für Vergleichbarkeit zwischen Organismen

SLA vs. mechanische Belastbarkeit („leaf toughness“)

- Relevant für z. B.
 - Herbivorie
 - Abrasionsfestigkeit (Sand, Eiskristalle)
 - Trittfestigkeit
- Messen als Kraft, die benötigt wird zum
 - Auseinanderreißen (Zugfestigkeit)
 - Punktieren (Punktationsfestigkeit)
 - Durchschneiden (Schneidfestigkeit)

Mögliche Bestimmungsfaktoren

- Blattdicke
- Dichte und Anordnung der Blattnervatur (Blattaderung)
- Verstärkung der Blattnerven durch Sklerenchymfasern (lignifizierte Holzfasern, die die Gefäße umgeben)
- Einlagerung von Silikaten (v.a. bei Gräsern)

Wovon es nicht abhing...

- Spezifische Blattfläche
- Blattdicke
- Kutikuladicke (oder Dicke von Parenchymen)
- Wassergehalt
- Blattdichte

Blattnervatur war der entscheidende Faktor!

10 DS10

10.0.7 Blattgröße

Blattgröße ist nicht Teil des „leaf economic spectrum“

Palatabilität

Was ist Palatabilität? Palatabilität im Jahreslauf: Hohe Palatabilität (= hohe Sensitivität)

Mechanismus: Während der Differenzierung Aufbau der Sekundärwand und Einlagerung von Lignin

Hypothese: Bei größeren Blättern ist die sensitive Phase länger!

Blattgröße & Herbivorie

- **Große Blätter brauchen länger zur Entfaltung** (aber Steigung < 1 , d.h. pro Fläche ist die Entfaltungszeit bei großen Blättern kürzer)
- **Blätter längerer Entfaltungszeit mit höherem Blattverlust** (aber hohe Variabilität, weil Palatabilität auch von anderen Dingen abhängt)

Anteil von Stütz(& Leitungs-)gewebe: Mit zunehmender Blattmasse (\approx Blattfläche) nimmt der Masseanteil von Petiolus und Mittelrippe zu

Der „H tradoff“ Ein hoher Stamm bedeutet:

- Mehr Licht (+)
- Langsameres Wachstum wegen (–)
 - Investition in Stamm
 - Schutz des Kernholzes
 - Zunehmend stärkerer Wasserspannung
- Hohes Kavitationsrisiko (–)
- Hohes statisches Risiko (–)

Holzdichte als „Mastervariable“

- „Positiv“:
 - Statik (s.o.): Rigidität (versus Eigengewicht)
 - Mechanische Belastbarkeit (z. B. Tritt, Schneebruch, Wind)
 - Haltbarkeit gegen Zersetzung
 - Zellstabilisierung bei Kavitation?
- „Negativ“:
 - Kostenfaktor C-Allokation
 - Weniger „Platz“ für Leitgefäße, geringere Leitfähigkeit?

Holzdichte variiert regional

- variiert stärker als die Bestandesstruktur
- Biomasseunterschiede gehen auf Dichtemuster zurück (Leguminosen)

Wachstum & Mortalität = f(Holzdichte): Bäume mit dichterem Holz wachsen langsamer, aber leben dafür länger

Leitfähigkeit = f(Holzdichte): Leitfähigkeit des Splintholzes k_S sinkt mit der Holzdichte

Wichtige Ergebnisse

- Positiver Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Wachstum (erstmalig gezeigt)
- Nichts Neues: Dichte hat negativen Zusammenhang (evt. über Leitfähigkeit) zu Wachstum und positiven zu Überlebensrate
- Überleben hat nichts mit dem Parenchymanteil zu tun („Speicher“)

10.0.8 Biodiversität und Klima

- Erstes BDEF-Thema: Vegetationseffekte auf das Klima
- Wie Diversität ins Spiel kommt...
- Beispiele
- Diversität in Modellen

Die Hauptpfade

- Energiebilanz
- Kohlenstoff-Klima Interaktion

Energiebilanz

	einfallende kurzwellige Strahlung	reflektiert kurzwellige Strahlung	einfallende langwellige Strahlung	emittierte/ reflektierte langwellige Strahlung
Oberflächen- erwärmung				

$$G = (S \downarrow - S \uparrow) + (L \downarrow - L \uparrow) - H - \lambda E$$

Sensibler Wärmefluss	Latenter Wärmefluss
---------------------------------	--------------------------------

Abbildung 1:

[Zusammenfassung siehe Vorlesung](#)

Was kann man aus der Vorlesung sonst noch so mitnehmen???

Die wirkliche Herausforderung Gibt es Klimaunterschiede durch regionale Diversitäts-/Identitätsunterschiede?

11 DS11

11.0.9 Ecosystem functions = $f(\text{Biodiversity})$

Erste Hypothesen

- Seit den 1990er Jahren
- Extinktionsszenarien
- Drei Gruppen von Erklärungsmodellen:
 - Arten sind redundant in ihrer Funktion
 - Arten sind einzigartig in ihrer Funktion (Schlüsselarten, Ökosystem-Ingenieure)
 - Arteneffekte sind kontextabhängig und daher “idiosynkratisch”

Forschungsansätze: Vergleichende Studien

Problem: Diversität = $f(\text{Umwelt})$

Also, Entkopplung von BD und Umwelt ...um kausalen Zusammenhang zwischen BD und Ökosystemfunktionen zu erkennen

- **“Removal Experiments”:** Arten werden aus Ökosystemen entfernt
- **“Synthetic Community Approach”:** Ansaat/Ansetzen neuer Modelökosysteme mit Diversitätsgradienten
- **“Observational Approach”:** Aufsuchen von “zufälligen” Gradienten von Diversitäts-Stufen im Freiland unter konstanten Umweltbedingungen
- **“Virtual Approach”:** Biodiversitätsexperimente im Computer

Beschreibung unterschiedlicher Experimente? (Cedar Creek, Biodepth, Jena Experiment, BIOTREE, ...)

11.0.10 Themen zu BD-EF Experimenten

- Produktivität und die Mechanismen positiver BD-P Zusammenhänge:
 - Komplementaritätseffekt
 - Selektionseffekt
 - Partitionierung der Effekte
 - Pathogeneffekte
 - Stärke des Produktivitätseffekts
- Stabilität von Ökosystemen
- Ausgewählte andere Ökosystemfunktionen
- Multifunktionalität (Konzepte und Ergebnisse)
- Form der Zusammenhänge
- Funktionelle Diversität vs. Artenreichtum

Der Biomasse-Effekt in Jena am Anfang: Konsistente, positive (log-)lineare Beziehung zwischen Artenzahl und Anzahl FG und Biomasseproduktion

Cedar Creek:

- Biomasse-Produktion nimmt mit zunehmender Diversität zu
- BD-Effekte werden mit der Zeit stärker / und sättigen nicht

Der Faktor Zeit im Fokus: Viele BD-EF-Zusammenhänge werden mit der Zeit stärker

11.0.11 BD-EF Mechanismen

- **Selektionseffekt:** Je mehr Arten in einer Mischung sind, desto wahrscheinlicher ist es eine besonders leistungsfähige Art im Artenpool zu haben
- **Komplementarität:** Die unterschiedliche Spezialisierung von Arten führt dazu, dass mehr Arten gemeinsam mehr Ressourcen (Licht, Wasser, Nährstoffe) akquirieren können oder sich gegenseitig unterstützen
- Beide Effekte führen dazu, dass Mischungen mit mehr Arten produktiver/performer sind

Mechanismen: Selektionseffekt

- Eine oder wenige Art(en) mit speziellen Eigenschaften (“traits”, z.B. hohe RGR) haben einen starken Effekt auf Ökosystemprozess (z.B. Produktivität).
- Mit zunehmender BD: höhere Wahrscheinlichkeit, dass diese Art im System vorhanden ist (d.h. “selektiert”).
- Falls diese Arten in Mischung dominant werden, nimmt die Produktivität mit zunehmender Diversität im Mittel zu.
- Interaktionen zwischen Arten: Konkurrenz, Konkurrenz-Ausschluss

Sampling effect und Umweltfilter

- Diversität erlaubt es, Arten dabei zu haben, die unter den gegebenen Umweltbedingungen optimal funktionieren
- Reduzierte Diversität „greift“ das optimale Spektrum nicht ab

Wie sieht BD-Biomasse Kurve aus... Wenn sich Arten mit unterschiedlichen Produktivitäten den Platz gleichmäßig aufteilen und nicht interagieren?

Sampling effect

- Zufällige Auswahl der Arten aus einem festen Artenpool
- “non-transgressive overyielding”: Es gibt einen positiven BD-EF Effekt, aber keine Mischung produziert mehr als die beste Monokultur

Mechanismen: Komplementarität Konkurrenz und positive Interaktionen

- Nischen-Differenzierung und Ressourcen- Komplementarität
- Gegenseitige Unterstützung: “Facilitation”.
- “Overyielding”: Produktion in Mischung höher als erwartet. Basis: Produktion in Monokulturen aller Arten.

- Interaktionen zwischen Arten: Diversität und Koexistenzfördernde Interaktionen

Komplementarität

- Räumliche/zeitliche Heterogenität der limitierenden Faktoren
- Jede Art hat ihr Wuchsoptimum in einer spezifischen Region des 2D-Nischenraumes
- Mit jeder neu hinzukommenden Art wird der Nischenraum besser ausgenutzt

“**Overyielding**”: In Mischung produzieren Arten mehr Biomasse als in Monokultur und die Gesamtbiomasse nimmt zu

„**Transgressive Overyielding**“: wenn die Mischungen performanter sind als die besten Monokulturen

Komplementarität konkret

- **Räumliche Komplementarität**
 - Architektur/Schattentoleranz → Bessere Ausnutzung des Kronenraums
 - Wurzeltiefe und Durchwurzlungsintensität: → Bessere Ausnutzung des Bodenraums
- **Zeitliche Komplementarität**
 - Phänologie → bessere Ausnutzung der Vegetationsperiode
- **Physiologische Komplementarität**
 - Unterschiedliche Nährstoffpräferenzen (z. B. Ammonium vs. Nitratpflanzen → bessere Ausnutzung des verfügbaren N
- **Trophische (Interaktions-) Komplementarität**
 - Fressfeinde / Pathogene → Verdünnungseffekt

Nischen-Differenzierung

Räumliche Heterogenität: vertikal

- Unterschiede in der ober- und unterirdischen Architektur: Kronenraum-/Wurzelraum-Stratifizierung

11.0.12 „Additive Partitioning“

- **Ziel 1:** Quantifizieren eines Netto- Diversitätseffektes
- **Ziel 2:** Quantifizieren der jeweiligen Beiträge von selection und complementarity zum Netto-Effekt

Erwartete Erträge

Welchen Ertrag (oder andere Funktion) würde ich basierend auf den Monokulturerträgen in den Mischungen erwarten?

$$RY_{E,i} = \frac{Y_{E,i}}{M_i}$$

Was beobachte ich tatsächlich?

$$RY_{O,i} = \frac{Y_{O,i}}{M_i}$$

mit $Y_{E,i}$ =Erwarteter Ertrag nach Anteil, $Y_{O,i}$ =Beobachteter Ertrag der Art i und M_i =Monokulturertrag der Art i

Auf Plotebene

- Aufsummieren der Einzelbeiträge der Arten
- Diskrepanz auf Plotebene
- Anwenden der „Price“-Gleichung: $\Delta Y = \underbrace{N \cdot \overline{\Delta RY M}}_{\text{complementarity}} + \underbrace{N \cdot \text{cov}(\Delta RY, M)}_{\text{selection}}$

Erklärung

- Der Komplementaritätseffekt ist hoch, wenn die Diskrepanzen (ΔRY) zwischen Erwartet und Beobachtet im Mittel positiv sind (einzelne können ja durchaus negativ sein)
- Der Selektionseffekt ist hoch, wenn diejenigen Arten mit hohen Biomassen in der Monokultur, die höchsten positiven Diskrepanzen haben, i.e. sie haben sich ausgebreitet

Sampling vs. Komplementarität

- Nicht sich gegenseitig ausschliessend, sondern Übergänge.
- Anfangs v.a. Selection-Effekte: exponentielles Wachstum der Arten, welche sich schnell entwickeln und die Mischungen zunächst dominieren.
- Mit der Zeit wird Komplementarität stärker, durch Konkurrenz und positiven Interaktionen.

Pathogeneffekte

- Es ist nicht so, dass artenreiche Mischungen „besser“ funktionieren
- Artenarme Mischungen können auch „schlechter“ funktionieren. Warum?
 - Pathogenbefall / Akkumulation von Pathogenen
 - Entstehung eines Herbivoriedruckes

11.0.13 Stabilität von Ökosystemen

Mit abnehmender Variabilität steigt die Vorhersagbarkeit!

„Insurance“ bzw. „Portfolio“ Effekt Falls jede Art anders und unabhängig auf Umweltvariabilität reagiert, wird der Mittelwert mit zunehmender Artenzahl stabiler (weniger variabel)

Resistenz und Resilienz

- Resistenz: Widerstandsfähigkeit gegenüber Störungen
- Resilienz: Fähigkeit sich nach einer Störung zu erholen, Resilienz hat keinen Zusammenhang mit Biodiversität
- Stabilität = Resistenz + Resilienz

11.0.14 Ausgewählte andere Ökosystemfunktionen

Speicherung von Bodenkohlenstoff

Düngung vs. Diversität: Biologische Mechanismen (= Interaktionen zwischen verschiedenen Arten) sind effektiver als Düngung!

Erste Meta-Analyse: BD-Effekte auf eine ganze Reihe von Ökosystemfunktionen
Gruppen von Funktionen

- Kohlenstoff- (d.h. auch Biomasse-) und wasserbasierte Funktionen reagieren positiv.
- Nährstoffbasierte reagieren negative, aber Achtung (!): Das kann auch erwünscht sein (z. B. Nitrataustrag)

11.0.15 Multifunktionalität

Quantifizierung von Multifunktionalität (Mittelwert-Ansatz)

“Threshold approach”: Zählen der Funktionen, die eine definierten Schwellenwert überschreiten ([Rechenbeispiel siehe Vorlesung](#))

Je mehr Funktionen berücksichtigt werden, desto mehr Arten werden benötigt

Multifunktionalität als Funktion von ... Der Anteil der Arten, die das Ökosystemfunktionieren positiv beeinflussen steigt

Artenvielfalt vs. FG-Vielfalt

- Hier ist funktionelle Vielfalt einfach als die Anzahl funktionell vordefinierter Arten abgeschätzt worden.
- Merkmale sind nur indirekt verwendet worden

12 DS12

13 DS13

13.0.16 „Fundamental Traits“

- 59 species
- 37 plant traits (Statur, Blätter, Wurzeln)
- Gemessene Merkmale: Acht orthogonale Syndrome (PCA)

Fragestellung

Merkmal → Maß für Unterschiedlichkeit → Funktion

Merkmal → Maß für mittlere Ausprägung → Funktion

Functional Diversity: Wie viele? (8 FD-Traits)

Functional Identity: Wer? (8 FI-Traits)

Diversität vs. Identität

Identität ist generell wichtiger

Fazit

- Alle 8 Syndrome sind wichtig für Funktionen. Es gibt kein „Master Syndrome“.
- Wenn man mehrere Funktionen gleichzeitig vorhersagen will braucht man sehr viel Merkmalsinformation
- Ein Merkmalssyndrom ist nicht genug; Meistens werden mindestens 5 Syndrome gebraucht
- Identität ist wichtiger als Diversität

Auf großer Skala?

Hypothesen

- Gesetz von Liebig: Produktivität wird vom am stärksten limitierenden Faktor bestimmt (also nur Umwelt)
- Stress gradient hypothesis: Die relative Bedeutung von Komplementarität/Facilitation steigt mit zunehmender Ressourcen-Limitierung

Fazit

- Das Gesetz von Liebig trifft zu
 - Niederschlag limitiert in Spanien, Temperatur in Finnland
 - Wenn beide ausreichend
- Es gibt zusätzliche „Diversitätskontrolle“

- Komplementarität (= FD hat wichtigen Erklärungsbeitrag) ist wichtig bei Wasserstress (bestätigt stress gradient hypothesis), aber nicht bei Temperatur/Nährstoff-Limitierung (Finnland)
- Identität ist wichtig bei den Extremen des Klimagradienten (spezifische Anpassungen)
- Diversitätskontrolle ist schwach unter günstigen Bedingungen

Kontext-Abhängigkeit von BEF-Beziehungen

Was kann man hier mitnehmen???

14 DS14

14.0.17 Identität

- Das Vorhandensein (oder Fehlen) einer Art modifiziert Ökosystemprozesse
- Die Wirkung wird über Merkmale der Arten (effect traits) ausgeübt (direkte und indirekte Mechanismen)
- Detektion in natürlicher Vegetation sehr schwierig (Referenzen fehlen)

Forschungsansätze

- Gezielte Experimente: die wenigsten können FG von echten Arteffekten trennen.
- Landnutzung (Pflanzungen, Ansaaten)
- Studie von Invasionsereignissen (oder seltener Aussterbeereignissen)
- Vergleich von ähnlichen Regionen mit unterschiedlicher Artenausstattung
- Theoretische Extinktionsszenarien

Beobachtete Ökosystem-Effekte von Pflanzenidentität

- Geomorphologie
 - Erosion
 - Sedimentation
 - Microrelief
 - Abflussrinnen
- Wasserhaushalt
 - Wasserhaltekapazität
 - Grundwassertiefe
 - Oberflächenabfluss
- Biogeochemie
 - Mineralisierungsrate
 - Immobilisierung
 - Wasserchemismus
- Störungen

- Typ
- Frequenz
- Intensität
- Dauer

Population / Biozönose

- Bestandesstruktur
 - Neue Lebensformen (e.g. Baum)
 - Vertikale Schichtung
- Regeneration
 - Allelopathie
 - Mikroklima
 - Physikalische Barriere
- Konkurrenz um Ressourcen
 - Lichtabsorption
 - Wasseraufnahme
 - Nährstoffaufnahme
 - Raumbelegung

15 DS15

Wasserhaushalt

???

Regionale Artenpool-Effekte

- Regional unterschiedliche Evolution, Kontinentaldrift und Verbreitungsbarrieren führend zu unterschiedlichen Artenpools
- „Geologisch-Historisches“ Experiment
- Große Datenmengen zur Detektion nötig

Extinktions-Szenario

- Fallstudie basierend auf Merkmalsmatrix und Abundanzdaten für BCI
- Beginnend bei der maximalen Diversität erfolgt das Aussterben der Arten sortiert nach bestimmten Merkmalen
- Die Fehlstellen werden Proportional zu den verbleibenden Arten aufgefüllt
- Verfolgt wird die relative Änderungen des gewichteten

Gerichtet versus zufällig

???

Fazit

- Eine Vielzahl von Ökosystemprozessen werden durch Artenidentitätseffekte beeinflusst
- Diversitätsexperimente zeigen einen großen Einfluss von funktionellen Gruppen. Die meisten Designs lassen es nicht zu, Artidentitätseffekte zu untersuchen.
- Invasionsstudien spiegeln nur einen Teil der möglichen Antworten wieder, da sie eine erfolgreiche Invasion voraussetzen (konkurrenzstarke Arten) und daher nicht generalisierbar sind.
- Artenpool-Effekte sind viel schwerer zu detektieren. Benötigt sehr viele Beobachtungsdaten (z. B. Inventuren). Aber attraktives Forschungsfeld, das Biogeographie, Diversität und Ökosystemwissenschaften verbindet.