

Untersuchungen zur
räumlichen Heterogenität von
Kronenstruktur und Bestandesniederschlag
in einem tropischen Bergregenwald

**Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)**

**Fakultät Naturwissenschaften
Universität Hohenheim**

Institut für Botanik (210)

vorgelegt von
Mathias Oesker

aus Werther (Westf.)

2008

Dekan bzw. Dekanin: Prof. Dr. rer. nat. Heinz Breer
1. berichtende Person: Prof. Dr. rer. nat. Manfred Küppers
2. berichtende Person: Prof. Dr. rer. nat. Andreas Fangmeier
Eingereicht am: 6.6.2008
Mündliche Prüfung am: 30.10.2008

Die vorliegende Arbeit wurde am 19.9.2008 von der Fakultät Naturwissenschaften der Universität Hohenheim als „Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften“ angenommen.

Diese Dissertation ist auch in digitaler Form unter folgender Adresse verfügbar:
[www://opus.ub.uni-hohenheim.de](http://opus.ub.uni-hohenheim.de)

Inhalt	
Inhaltsverzeichnis	I
Abbildungsverzeichnis	IV
Tabellenverzeichnis	VIII
Abkürzungsverzeichnis	X
Eingangszitat	1
1. Einleitung und Stand der Forschung	3
1.1 Die Nährstoffauswaschung aus Blättern / „Leaching“	4
1.2 Der Bestandesniederschlag / „Throughfall“	9
1.3 Die Kronenstruktur / „Canopy“	12
1.4 Die Bodenheterogenität und ihr Einfluss auf das Pflanzenwachstum	15
1.5 Die Skalenebenen und die Anzahl der Messpunkte	17
2. Forschungsregion	20
2.1 Die Anden	20
2.2 Ecuador	20
2.3 Die Reserva San Francisco	21
3. Allgemeine Gesichtspunkte der Versuchsansätze	23
4. Material und Methoden	26
4.1 Die Untersuchungsflächen	26
4.2 Die Kronenstrukturuntersuchung	28
4.2.1 Die Vermessung des Kronenraums	28
4.2.2 Die hemisphärische Photographie	28
4.3 Das Bestandesklima	30
4.4 Die Niederschlagsmessungen	30
4.4.1 Der Freilandniederschlag	31
4.4.2 Der Bestandesniederschlag	32
4.4.2.1 Rasterbezogene Messungen	
4.4.2.2 Kronenbezogene Messungen	

4.5	Die artspezifischen Blattuntersuchungen	33
	4.5.1 Die Wasserspeicherkapazität	33
	4.5.2 Die Nährstoffauswaschung	34
4.6	Die Bodenuntersuchungen	36
4.7	Die chemischen Analysen	37
4.8	Die statistischen Auswertungen	37
5.	Ergebnisse	41
5.1	Die Kronenstruktur und ihre Heterogenität	41
	5.1.1 Die Kronenstrukturbeschreibung	41
	5.1.2 Die Kronenraumheterogenität	47
	5.1.3 Die Veränderungen des Kronenraums über drei Jahre	49
5.2	Die Kronenstruktur beeinflusst die Bestandesniederschlagsverteilung	53
	5.2.1 Die Heterogenität der Bestandesniederschlagsquantitäten	53
	5.2.2 Ein Vergleich der Heterogenität mit der Variabilität	55
	5.2.3 Die Kronenstruktur und die Bestandesniederschlagsquantitäten	57
5.3	Der Einfluss verschiedener Baumarten auf den Bestandesniederschlag	62
	5.3.1 Die Wasserspeicherkapazitäten auf den Blattoberflächen	62
	5.3.2 Die Nährstoffauswaschung aus Blättern	66
	5.3.3 Eine Hochrechnung der Labordaten auf den Bestandesniederschlag	68
	5.3.4 Die artspezifischen Unterschiede im Bestandesniederschlag	69
5.4	Der Einfluss des Nährstoffeintrags auf den Boden	72
	5.4.1 Die Freilandniederschlagsqualität	72
	5.4.2 Die Bestandesniederschlagsqualität	73
	5.4.3 Die Kronenstruktur und die Bestandesniederschlagsqualität	79
	5.4.4 Die Bodennährstoffverhältnisse	79
	5.4.5 Der Einfluss des Bestandesniederschlags auf die Bodennährstoffgehalte	81
5.5	Ein Vergleich dreier Waldstrukturtypen - Heterogenität und Diversität	86
	5.5.1 Eine Kurzbeschreibung der Waldtypen nach HOMEIER (2004)	86
	5.5.2 Das Bestandesklima	87
	5.5.3 Die Kronenstruktur	88
	5.5.4 Der Bestandesniederschlag	89
	5.5.5 Die Bodennährstoffgehalte	91
	5.5.6 Der Zusammenhang zwischen Diversität und den abiotischen Faktoren	93

6.	Diskussion	95
6.1	Die Kronenstruktur in Raum und Zeit	95
6.1.1	Die Erfassung der Kronenstruktur	95
6.1.2	Heterogenität und Variabilität der Kronenstruktur	97
6.2	Die Kronenstruktur und die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen.....	100
6.2.1	Die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen	101
6.2.2	Der Einfluss der Kronenstruktur auf die Bestandesniederschlagsmengen	103
6.3	Der Einfluss verschiedener Arten auf den Bestandesniederschlag	105
6.3.1	Der Einfluss der einzelnen Arten auf die Bestandesniederschlags- quantitäten	105
6.3.2	Der Einfluss der einzelnen Arten auf die Bestandesniederschlags- qualitäten	107
6.3.3	Zur Identifizierung der Arten im Bestandesniederschlag	110
6.4	Die Bestandesniederschlagsqualität und deren Einfluss auf den Boden	113
6.4.1	Die Zusammensetzung des Bestandesniederschlags	113
6.4.2	Der Einfluss der Kronenstruktur auf den Bestandesniederschlag	117
6.4.3	Die Zusammensetzung der Bodennährstoffe	118
6.4.4	Der Zusammenhang zwischen den Bestandesniederschlagsgehalten und den Bodennährstoffgehalten	119
6.5	Ein Vergleich dreier Waldstrukturtypen	121
6.5.1	Biotisch und abiotisch differenzierbare Waldtypen	122
6.5.2	Höhengradient vs. Schluchtwald-Gratwaldgradient	124
6.6	Heterogenität und Diversität	125
6.6.1	Die Heterogenität der gemessenen Parameter in diesem Waldökosystem	126
6.6.2	Der Einfluss der Kronenstruktur auf die Nischenvariabilität und Diversität	130
7.	7.1 Zusammenfassung und Resümee	133
	7.2 Summary and résumé	136
	7.3 Sumario y resumen	139
8.	Danksagung	142
9.	Literatur	143
Anhang	Wichtige Teile der aufgenommenen Daten werden in absehbarer Zeit unter „ https://botanik.uni-hohenheim.de/ “, AG Dalitz verfügbar sein.	

Abbildungsverzeichnis

- Abbildung 2.1: Übersichtskarte von Ecuador. Der Pfeil zeigt die Reserva San Francisco (RSF) bei den Koordinaten $3^{\circ}58' S$ und $79^{\circ}4' W$ (Karte von <http://www.unep-wcmc.org/forest/1/ecu.gif>). 21
- Abbildung 2.2: Klimatogramm der Jahrgänge 1998 bis 2002 an der Klimastation an der RSF (HOMEIER 2004 nach Daten von EMCK 2007). 22
- Abbildung 4.1: Karte des Untersuchungsgebietes mit den Positionen der Untersuchungsflächen (Plots) und Freilandmesspunkten. (GIS-Ergänzungen auf einem Luftbild nach STOYAN 2000). Die Flächen des Schluchtwaldes Quebrada 2 / Waldtyp Ib sind blau, des unteren Gratwaldes Transekt 2 / Waldtyp II grün und des oberen Gratwaldes Transektes 2 / Waldtyp III rot dargestellt. Gelbe Kreise stellen die Freilandmesspunkte dar. Der Fluss verläuft auf eine Höhe von ca. 1800 m NN, die Plattform als obere Freilandmesspunkt bei 2275 m NN. 26
- Abbildung 4.2: Positionen der Messpunkte innerhalb der 20 x 20-m-Flächen. Neun Rasterpunkte (gefüllt) in allen Untersuchungsflächen in einem 5-m-Raster und zusätzlich vier (ungefüllt) in je einer Untersuchungsfläche pro Waldtyp. 27
- Abbildung 4.3: Definition der Projektionen des 180° -Fischaugen-Objektiv-Vorsatzes: α = Azimutwinkel; θ = Zenitwinkel. 29
- Abbildung 4.4: Beispiel einer hemisphärischen Aufnahme. Zum Originalbild links (A) ist rechts (B) der zur Berechnung herangezogene Bereich markiert. Dieser ist in drei Zenit- (30° -) und vier Azimut- (90° -) Abschnitte eingeteilt. Die Vergrößerung rechts oben (C) zeigt die Definition des zu interpretierenden 180° -Bereichs der Fischaugen-Aufnahme sowie die Markierung zur Einordnung der Himmelsrichtung. 29
- Abbildung 4.5: Skizze und Foto eines der in Zusammenarbeit mit Ulrich Richard aus der Werkstatt der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld entwickelten Regenfängers. 31
- Abbildung 4.6: Schematische Skizze der Versuchsanordnung zur Bestimmung der Wasserspeicherkapazität an Blattoberflächen in verschiedenen Winkelstellungen der Blätter. 33
- Abbildung 4.7: Schematische Skizze des SALSA-Systems und der Versuchsanordnung zur Untersuchung der Auswaschraten von Blättern. Ein frisch geschnittener Ast wird in Wasser gestellt und ein oder mehrere Blätter werden in den Behälter eingespannt und dieser verschlossen. Eine Pumpe, die Luft über ein Gefäß, gefüllt mit getrocknetem Silica Trockengel, ansaugt, drückt die Luft durch eine Düse. Dabei wird Wasser aus dem 200-ml-Wasserreservoir im Auffangbehälter angesogen und in feinen Tröpfchen auf das eingespannte Blatt gesprüht. Das Wasser tropft wieder in den Auffangbehälter. Dieser Vorgang wird zehnmal wiederholt. Dabei können sich Ionen in dem Wasser anreichern, die nach Versuchsende in der so entstandenen Lösung nachgewiesen werden können. 35
- Abbildung 5.1.1: Bestandeshöhe und Kronenraumdicke [m] (\pm SD) gegen die Meereshöhe NN [m] der Untersuchungsflächen im Gratwald (n = 9 bzw. 13). Aus Darstellungsgründen sind die beiden y-Achsen nicht deckungsgleich. 42
- Abbildung 5.1.2: LAI-Werte [] (\pm SD) und Blattdichte im Kronenraum (LAI m^{-1} Kronenraumdicke) aufgetragen gegen die Meereshöhe NN [m] für die Untersuchungsflächen im Gratwald (n = 9 bzw. 13). 44
- Abbildung 5.1.3: Anteil des sichtbaren Himmels im gesamten Bildausschnitt [%] („visible sky“) und bei einem Zenitwinkelausschnitt von 36° (\pm SD; n = 9 bzw. 13) für alle Untersuchungsflächen. 44
- Abbildung 5.1.4 A: Kronenöffnungen [%] bei verschiedenen Zenitwinkelausschnitten [$^{\circ}$] exemplarisch für die Positionen (in unterschiedlichen Farben) in der Untersuchungsfläche 14; B: Variationskoeffizienten (CV) der Kronenöffnungen [%] der in Abbildung A dargestellten Messpunkte gegen die Zenitwinkel [%] der berechneten Kronenausschnitte (n = 13). 45

- Abbildung 5.1.5: Die Werte der direkten Strahlung sind aufgetragen gegen die der diffusen Strahlung [%] (n = 92). 46
- Abbildung 5.1.6: Die Werte der diffusen (A) und direkten (B) Strahlung [%] sind aufgetragen gegen die Kronenöffnungen [%] bei Zenitwinkelausschnitten von 36° und 90° für beide Strahlungsparameter und für die jeweiligen Optima, die für die diffuse Strahlung bei einem Zenitwinkelausschnitt von 60° (A) und für die direkte Strahlung bei einem Winkel von 43° liegen (B); (n = 92). 46
- Abbildung 5.1.7: Die räumliche Verteilung der Gesamtstrahlung [%] (A) und der LAI-Werte [] (B) als Interpolationsdiagramm exemplarisch dargestellt für die Untersuchungsfläche 11. Die Kreise in den Interpolationsdiagrammen stellen die Messpunkte dar. Je weiter die Entfernung zu den Messpunkten, desto ungenauer werden die Interpolationswerte. Das Verhältnis der Parameter zueinander (C) zeigt keine Abhängigkeit (n = 13). 47
- Abbildung 5.1.8: Kronenraumheterogenität, gezeigt an den Kronendicken in entsprechender Höhe im Bestand [m] 48 für alle Messpunkte (n = 93) in den drei untersuchten Waldtypen.
- Abbildung 5.1.9: Mittelwerte der die Kronenstruktur beschreibenden Parametern „visible sky“, ISF, DSF und GSF [] (A), Strahlung [%] und LAI [] (B) und Blattwinkelstellungen [°] und Kronenöffnungen [%] (C) der Untersuchungsflächen im Gratwald (\pm SD; n = 62) für die Messkampagnen in den Jahren 2002, 2003 und 2004. Ergebnisse der statistische Untersuchungen sind in Tabelle 5.3 aufgelistet. 49
- Abbildung 5.1.10: Die Mittelwerte (\pm SD; n = 9 bzw. 13) der ISF, DSF, GSF [] (A), LAI [] und Blattwinkelstellung [°] (B) der Untersuchungsflächen im Gratwald für die Jahre 2002, 2003 und 2004. 51
- Abbildung 5.1.11: LAI-Werte [] des Jahres 2004 aufgetragen gegen die LAI-Werte des Jahres 2002 (n = 62). Die gestrichelte Linie zeigt das 1:1 Verhältnis. 52
- Abbildung 5.1.12: Prozentuale Veränderungen [%] der Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36° von 2002 52 zu 2003 und 2003 zu 2004 und schwarzen markiert die Veränderungen von 2002 zu 2004, jeweils ausgedrückt als Prozentsatz des Jahres 2002, sortiert nach der Höhe NN [m] der einzelnen Untersuchungsflächen und Stärke der Veränderungen.
- Abbildung 5.2.1: Aus zwei Linientransektuntersuchungen sind die Bestandesniederschläge als Prozentsatz des 53 Freilandniederschlags [%] gegen die Distanz entlang der Transkete [m] aufgetragen (\pm SD; n = 7). Die Verbindungslinien sollen der Anschaulichkeit dienen und keine interpolierten Daten widerspiegeln.
- Abbildung 5.2.2: Vergleich des Bestandesniederschlags zwischen dem Jahresmittelwert, Schwach- und Starkregen- 54 ereignissen in Prozent des Freilandniederschlags [%] (\pm SD & \pm SE; n = 93). Definitionen von Stark- und Schwachregen sind im Text zu finden. Buchstaben geben die Signifikanzen an (ANOVA, post-hoc Scheffé-Test; $p \leq 0,001$).
- Abbildung 5.2.3: Die prozentualen Veränderungen der Bestandesniederschlagsmengen [%] während der Schwach- 55 und Starkregenereignisse ausgehend von dem Jahresmittelwert als Anteil des Freilandniederschlags, sortiert nach der Stärke der Veränderungen bei Schwachregenereignissen.
- Abbildung 5.2.4: Semivariogramme der Bestandesniederschlagsmengen. Aufgetragen sind die Varianzen $\gamma(h)$ gegen 56 die eindimensionalen Vektorentfernungen $\text{lag}(h)$ zwischen den Messpunkten (n = 13). A: Untersuchungsfläche 11; B: Untersuchungsfläche 13; C: Untersuchungsfläche 14.
- Abbildung 5.2.5: Die Bestandesniederschlagsmengen als Prozentsatz des Freilandniederschlags [%] aufgetragen 58 gegen die Kronenöffnung [%] bei einem Zenitwinkel von 2° mit der Ausgleichsgeraden der Mittelwerte ($y = 0,271x + 76,97$). Gestrichelte Linien geben die Ausgleichsgeraden der SD wieder (n = 93).
- Abbildung 5.2.6: Die Korrelationskoeffizienten zwischen den Kronenöffnungen und dem Bestandesniederschlag auf- 58 getragen gegen die Zenitwinkel [°], der zur Berechnung der jeweiligen Kronenöffnung herangezogenen Bildausschnitte, für die Jahresmittelwerte und die Schwach- und Starkregenereignisse (n = 93).

- Abbildung 5.2.7: Die Korrelationskoeffizienten zwischen den LAI-Werten und den Jahresmittelwerten des Bestandesniederschlags aufgetragen gegen die Zenitwinkel [°], der zur Berechnung der jeweiligen LAI-Werte herangezogenen Bildausschnitte (n = 93). 59
- Abbildung 5.2.8: Die durchschnittlichen Bestandesniederschlagsmengen [mm a⁻¹] der einzelnen Untersuchungsflächen aufgetragen gegen die Parameter A: Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 36° [%], B: GSF [] und C: diffuse Strahlung [%] (± SD jeweils beider Parameter; n = 9 bzw. 13). 61
- Abbildung 5.2.9: Die durchschnittlichen Bestandesniederschlagsmengen als Prozentsatz des Freilandniederschlags [%] der einzelnen Waldtypen aufgetragen gegen die Parameter A: Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 36° [%] und B: Gesamtstrahlung [%] (± SD; n = 31). 61
- Abbildung 5.3.1: Die Wasserspeicherkapazitäten der Blattoberflächen [ml m²] der untersuchten Arten bei den unterschiedlichen Blattwinkelstellungen 20°, 45° und 80° (± SD; n = 20). Die Ergebnisse der statistischen Untersuchung für die Blattwinkelstellung 45° sind in Tabelle 5.6 gezeigt. 62
- Abbildung 5.3.2: Makroskopische Blattquerschnitte der Arten *Piptocoma discolor*, *Iseritia laevis*, *Tabebuia chrysantha*, *Vismia tomentosa*, *Graffenrieda emarginata*, *Purdiaea nutans*, *Heliocarpus americanus*, *Podocarpus oleifolius* & *Alchornea grandiflora*. Blattoberseiten zeigen nach links. 64
- Abbildung 5.3.3: Auswaschraten, die mit dem SALSA-System ermittelt wurden, ausgedrückt als Differenz zwischen den Gehalten im destillierten Wasser und denen in der Waschlösung nach dem Beregnen. K, Mg, Ca, und Protonen [mmol l⁻¹ simulierter Regen m⁻²Blattfläche] sind auf der linken Achse und die Leitfähigkeit [(μS cm⁻¹) l⁻¹ simulierter Regen m⁻²Blattfläche] auf der rechten Achse gezeigt (n = 20). 66
- Abbildung 5.3.4: Gegenüberstellung der Auswaschraten aus jungen und reifen Blättern der angegebenen Arten, angegeben als prozentuale Abweichungen [%] von ihren jeweiligen gemeinsamen Mittelwerten je Liter Beregnungslösung und Blattfläche (n = 10). 67
- Abbildung 5.3.5: Gegenüberstellung der Auswaschraten bei *Iseritia laevis*-Blätter mit unterschiedlich starker Beeinflussung durch Herbivorie (keine, intermediär und stark), angegeben je Liter simulierter Regen und m² Blattfläche (n = 10). 68
- Abbildung 5.3.6: Versuchsanordnung und Ergebnisse. Abstand der Messpunkte zueinander: 34 cm. A: Querschnittsskizze des Kronenraums entlang des Transekts (1: *Graffenrieda emarginata*-Krone, 2: *Purdiaea nutans*-Krone, 3: Ast eines Baumes, der über den Sammler ragte, 4: Kronen anderer Bäume). B: LAI bei einem Zenitwinkelausschnitt von 15° []. C: Bestandesniederschlag ausgedrückt als prozentualer Freilandniederschlag [%] und die Auswaschraten (Differenz zwischen Freilandniederschlag und Bestandesniederschlag) der Leitfähigkeiten [μS cm⁻¹], K- und Mg-Mengen [mg m⁻²] auf einer logarithmischen Skala (n = 11). 70
- Abbildung 5.4.1: Freilandniederschläge [mm a⁻¹] und die Mengen eingetragene Elemente K, Mg und Ca [kg ha⁻¹ a⁻¹] aufsummiert über die einjährige Messkampagne vom 25.11.2001 bis zum 25.11.2002 für die beiden Freilandmessstationen auf A: 1950 m NN (Klimastation) und B: 2275 m NN (Plattform) (n = 5). 72
- Abbildung 5.4.2: Mittelwerte der Jahreseinträge (± SD) an K (A), Mg (B) und Ca (C) aufgetragen gegen die Meereshöhe für die Freilandmessstationen (ungefüllt; n = 5) und die Untersuchungsflächen auf dem Grat (grau; n = 9 bzw. 13). Ausgleichsgeraden beziehen sich nur auf die Bestandesniederschläge. 73
- Abbildung 5.4.3: Gegenüberstellung der Konzentrationen an K (B), Mg (C) und Ca (D) [mg l⁻¹] und Summen der Leitfähigkeiten [μS cm⁻¹] (A) zu den jeweils eingetragenen Mengen je Bodenfläche [mg m⁻²] (F bis H) und den Leitfähigkeiten je Bodenfläche [(μS cm⁻¹) l m⁻²] (E) auf einer logarithmischen Skala rechts (n ≈ 4000). 74
- Abbildung 5.4.4: Die Summen der Jahreseinträge an K (A), Mg (B), Ca (C) [kg ha⁻¹ a⁻¹] und der Leitfähigkeiten (D) [μS cm⁻¹] der einzelnen Messpunkte aufgetragen gegen die Jahressumme der Bestandesniederschlagsmengen [mm a⁻¹] (n = 93). Die unterschiedlichen Skalierungen auf den y-Achsen sind zu berücksichtigen. 75

- Abbildung 5.4.5: Eine exemplarische Gegenüberstellung der Verteilung der Rb-Konzentrationen [$\mu\text{g l}^{-1}$] im Bestandesniederschlag als Interpolationsdiagramm für die Untersuchungsflächen 11 und 13. Die Kreise in den Interpolationsdiagrammen stellen die Messpunkte dar. Je weiter die Entfernung zu den Messpunkten desto ungenauer sind die Interpolationswerte. 78
- Abbildung 5.4.6: Die Kronenstruktur beschreibenden Parameter LAI-Werte [] (A; n = 93), direkte Strahlung [%] (B; n = 92) und Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36° [%] (C; n = 93) aufgetragen gegen die Rb-Konzentrationen im Bestandesniederschlag [$\mu\text{g l}^{-1}$]. 79
- Abbildung 5.4.7: (A) Mittelwert der K-, Mg- und Ca-Gehalte [mg kg^{-1}] in den Ammoniumacetat- und Wasserextrakten der Bodentiefen 0-10 cm und 10-20 cm und (B) deren Variationskoeffizienten (CV) [%] über alle Messpunkte (n = 93). 81
- Abbildung 5.4.8: Die pH-Werte [] (A) und Leitfähigkeiten [$\mu\text{S cm}^{-1}$] (B) in den Bodenlösungen sind aufgetragen gegen die Jahresmittelwerte der pH-Werte [] (A) und der Leitfähigkeiten [$\mu\text{S cm}^{-1}$] (B) im Bestandesniederschlag (n = 93). Die 1:1 Linie ist gestrichelt dargestellt. Für die Ausgleichsgeraden wurde in Abbildung A die ungefüllten Messpunkte oberhalb der 1:1 Linie als Extremwerte berechnet und nicht berücksichtigt. 82
- Abbildung 5.4.9: Die Jahreseinträge an K (A & E), Mg (B & F) und Ca (C & G) [$\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$] und die Al-Konzentrationen (D & H) [$\mu\text{g l}^{-1}$] des Bestandesniederschlag sind aufgetragen gegen die Elementgehalte in den Bodenextrakten (A-D: Ammoniumacetatextrakten und E-H: Wasserextrakten) und Bodenhorizonte 0-10 cm (\blacktriangle) und 10-20 cm (\blacktriangledown) für alle Messpunkte (n = 93). 83
- Abbildung 5.4.10: Die Jahreseinträge an K (A), Mg (B) und Ca (C) [$\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$] und die Leitfähigkeiten (D) [$\mu\text{S cm}^{-1} \text{ a}^{-1}$] des Bestandesniederschlag aufgetragen gegen die Elementgehalte in den Bodenextrakten (Ammoniumacetatextrakten und Wasserextrakten) und Bodenhorizonte 0-10 cm (\blacktriangle) und 10-20 cm (\blacktriangledown) für die Untersuchungsflächen (\pm SD; n = 9 bzw. 13). Korrelationskoeffizienten und p-Werte sind in Tabelle 5.11 zu finden. 84
- Abbildung 5.5.1: Kronenbilanz, berechnet aus der Subtraktion der Gehalte im Bestandesniederschlag von den Gehalten des Freilandniederschlags für die K-, Mg- und Ca-Mengen [$\text{mmol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$] und die Protonen (H^+ ; vier Ausreisser mussten bei der Auswertung unberücksichtigt bleiben, daher: n = 30 für Waldtyp I; n = 31 für Waldtyp II; n = 28 für Waldtyp III) in den drei Waldtypen (\pm SD; n = 31). 90
- Abbildung 5.5.2: Vergleich der Heterogenitäten der Bestandesniederschlagsquantitäten und Bestandesniederschlagsqualitäten angegeben mit dem Variationskoeffizienten zum jeweils gemeinsamen Mittelwert (CV_g) für die drei Waldtypen. 91
- Abbildung 5.5.3: Die Standardabweichungen (SD) der K-, Mg- und Ca-Jahreseinträge im Bestandesniederschlag aufgetragen gegen die Shannon-Wiener Diversitätsindices (N_1) der Baumarten in den drei Waldtypen. 93
- Abbildung 5.5.4 Die Mittelwerte der CV_g der K-, Mg- und Ca-Gehalte im Bestandesniederschlag als Qualitätsmaß des Bestandesniederschlags und die Mittelwerte der CV_g der Bestandesniederschlagsmengen als Quantitätsmaß sind aufgetragen gegen die Shannon-Wiener Diversitätsindices (N_1) der Baumarten der drei Waldtypen. 94
- Abbildung 6.1: Gegen die Bestandesniederschlagsmengen aufgetragen sind die Basalflächen für die Untersuchungsflächen (400 m^2) links und Waldtypen rechts (Daten aus HOMEIER 2004). 105
- Abbildung 6.2: Exemplarisch einige der Proben des Bestandesniederschlags in den Transportgefäßen. 112
- Abbildung 6.3: Die relativen Lichtwerte GSF, DSF und ISF der drei Waldtypen aufgetragen gegen die Basalflächen (bestimmt nach HOMEIER 2004) für die drei Waldtypen. 124

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1.1: Anteil des Stammabflusses am Wasserhaushalt einiger tropischer Untersuchungsstandorte in [%] des Freilandniederschlags.	11
Tabelle 4.1: Verzeichnis der UTM-Koordinaten der Freilandmessstationen und Mittelpunkte der Untersuchungsflächen im Wald. Gemessen am 2.11.2002; WGS '84; Zone 17M.	27
Tabelle 4.2: Verwendete Bezeichnungen für die unterschiedlichen Signifikanzniveaus.	40
Tabelle 5.1: Gegenüberstellung der Ergebnisse verschiedener Methoden zur Ermittlung der LAI-Werte []. Zur Berechnung der Werte aus den Bildern wurden nur die angegebenen Zenitwinkelausschnitte des Bildes herangezogen. Angaben über die Ringe sind zur Vergleichbarkeit mit dem LAI-2000 (LiCor) im Text angegeben.	43
Tabelle 5.2: Die Variationskoeffizienten (CV) [%] über alle Messpunkte (n = 93 bzw. 92) der angegebenen Parameter.	48
Tabelle 5.3: Ergebnisse der statistischen Untersuchung (ANOVA, post-hoc LSD-Test, $p \leq 0,05$) der Unterschiede aller Messpunkte im Gratwald zwischen den Jahren 2002, 2003 und 2004. Angegeben sind für die einzelnen Parameter die p-Werte mit den jeweilige Signifikanzniveaus (n = 62).	50
Tabelle 5.4: Gegenüberstellung der SDs als Maß der räumlichen Heterogenität (n = 31 für die Waldtypen bzw. n = 93 für den Gesamtbestand) und der zeitlichen Variabilität (n = 57) für die drei Waldtypen und den gesamten Bestand.	56
Tabelle 5.5: Korrelationsanalyse zwischen Bestandesniederschlagsquantitäten und Kronenstruktur beschreibenden Parametern. Gerechnet mit dem Programm R-vegan-Paket (n = 93).	60
Tabelle 5.6: Die p-Werte als Maß der statistischen Unterschiedlichkeit der in Abbildung 5.3.1 aufgeführten Wasserspeicherkapazitäten an den Blattoberflächen bei einer Blattwinkelstellung von 45°, angegeben mit ihren Signifikanzniveaus (ANOVA, post-hoc LSD-Test, n = 20). Abkürzungen: A.g.: <i>Alchornea grandiflora</i> , C.r.: <i>Clethra revoluta</i> , C.s.: <i>Clusia spec.</i> , G.e.: <i>Graffenrieda emarginata</i> , H.a.: <i>Heliocarpus americanus</i> , I.l.: <i>Isertia laevis</i> , P.d.: <i>Piptocoma discolor</i> ; P.o.: <i>Podocarpus oleifolius</i> , P.n.: <i>Purdiaea nutans</i> , T.c.: <i>Tabebuia chrysantha</i> und V.t.: <i>Vismia tomentosa</i> .	63
Tabelle 5.7: Übersicht über die grobe Klassifizierung der diskutierten Blattstrukturparameter der untersuchten Baumarten, sortiert nach deren Blattwasserspeicherkapazitäten bei einer Blattwinkelstellung von 45°.	65
Tabelle 5.8: Die Mittelwerte und Variationskoeffizienten (CV) [%] der Jahreseinträge der angegebenen Parameter differenziert für die einzelnen Untersuchungsflächen (n = 9 bzw. 13) und Freilandmessstationen (n = 5). Die fett gedruckten Zahlen geben die jeweiligen Mittelwerte des Bestandes- und Freilandniederschlags an.	76
Tabelle 5.9: Die Mittelwerte und Variationskoeffizienten (CV) [%] der Jahreseinträge der angegebenen Parameter differenziert für die einzelnen Untersuchungsflächen (n = 9 bzw. 13) und Freilandmessstationen (n = 5). Die fett gedruckten Zahlen geben die jeweiligen Mittelwerte des Bestandes- und Freilandniederschlags an.	77
Tabelle 5.10: Die Leitfähigkeiten [$\mu\text{S cm}^{-1}$], die pH-Werte [] sowie K-, Mg-, Ca-, Al-, Mn- und Na-Gehalte [mg kg^{-1}] in den Ammoniumacetat- und Wasserextrakten für die Bodentiefen 0-10 cm und 10-20 cm für die einzelnen Untersuchungsflächen mit Mittelwerten und Variationskoeffizienten (CV) [%] (n = 9 bzw. 13). Die fett gedruckten Zahlenreihen geben die jeweiligen Mittelwerte über alle Untersuchungsflächen an.	80

- Tabelle 5.11: Korrelationskoeffizienten r^2 und p-Werte als Ergebnisse der statistischen Berechnungen der in 84
Abbildung 5.4.10 dargestellten Beziehungen ($n = 9$ bzw. 13).
- Tabelle 5.12: Beschreibung der Waldtypen nach HOMEIER (2004). Angegeben sind für die einzelnen Parameter die 86
Messbereiche bzw. Mittelwerte (\pm SD).
- Tabelle 5.13: Gegenüberstellung der Mittelwerte der Kronenstrukturparameter der drei Waldtypen (\pm SD; $n = 31$). 88
Signifikanzen sind angegeben als Buchstaben mit dem jeweils niedrigsten Signifikanzniveau zur unter-
schiedlichen Signifikanzgruppe (ANOVA, post-hoc LSD-Test, $p \leq 0,05$).
- Tabelle 5.14: Gegenüberstellung der Mittelwerte der Bestandesniederschlagsmengen und der angegebenen Ge- 89
halte für die drei Waldtypen (\pm SD; $n = 31$). Bei den pH-Werten sollen die SDs in Klammern auf die
Verzerrungen auf Grund der logarithmische Skala aufmerksam machen. Die Signifikanzen sind
angegeben als Buchstaben mit dem jeweils niedrigsten Signifikanzniveau zur unterschiedlichen
Signifikanzgruppe (ANOVA, post-hoc LSD-Test; $p \leq 0,05$).
- Tabelle 5.15: Gegenüberstellung der Leitfähigkeiten, pH-Werte und Elementgehalte in den Ammoniumacetat- und 92
Wasserextrakten der beiden angegebenen Bodenhorizonte jeweils als Mittelwerte (\pm SD; $n = 31$) für die
drei Waldtypen. Bei den pH-Werten sollen die SDs in Klammern auf die Verzerrungen auf Grund der
logarithmischen Skala aufmerksam machen. Die Signifikanzen sind angegeben als Buchstaben mit dem
jeweils niedrigsten Signifikanzniveau zur unterschiedlichen Signifikanzgruppe (ANOVA, post-hoc LSD-
Test; $p \leq 0,05$).
- Tabelle 6.1: Vergleich der Elementgehalte im Bestandesniederschlag [$\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$] zusammengetragen aus ver- 116
schiedenen Untersuchungsgebieten und Publikationen.
- Tabelle 6.2: Vergleich der Heterogenitäten der hier aufgenommenen Parameter, ausgedrückt als Mittelwert der CVs 126
auf Ebene der Untersuchungsflächen ($n = 9$) zusammengetragen aus den Tabellen 5.2, 5.7, 5.8 und 5.9.
Angegeben sind fett gedruckt die Mittelwerte aller gemessenen Parameter der jeweiligen Kompartimente.
Bei der Kronenstruktur wurde auf die Werte unterschiedliche Zenit- winkelausschnitte verzichtet, da diese
eigenständigen Einfluss auf die Heterogenität nehmen, und nur der mittlere Wert bei 36° verrechnet.
- Tabelle 6.3 Teil 1. Gegenüberstellung verschiedener Methoden und Auffangflächen, um den Bestandesniederschlag 128
mit verschiedeneren Forschungszielen zu beschreiben (Vergleich von Vegetationstypen oder Arten, Ein-
fluss des Windes etc.), angegeben mit dem Prozentsatz des Bestandesniederschlags [% Freilandnieder-
schlag] und der Standardabweichung (SD).)+ Vom Autor geschätzt;)* Berechnet aus den angegebenen
Daten; n.d. nicht angegeben; min. Variabilität minimierende Methode.
- Tabelle 6.3 Teil 2. Gegenüberstellung verschiedener Methoden und Auffangflächen, um den Bestandesniederschlag 129
mit verschiedeneren Forschungszielen zu beschreiben (Vergleich von Vegetationstypen oder Arten, Ein-
fluss des Windes etc.), angegeben mit dem Prozentsatz des Bestandesniederschlags [% Freilandnieder-
schlag] und der Standardabweichung (SD).)+ Vom Autor geschätzt;)* Berechnet aus den angegebenen
Daten; n.d. nicht angegeben; min. Variabilität minimierende Methode.

Abkürzungsverzeichnis

a	Jahr - Annum
Abb.	Abbildung
A.g.	<i>Alchornea grandiflora</i>
Al	Aluminium
ANOVA	Varianzanalyse - Analysis of Varianz
a.s.l.	NN - above sea level
bzw.	beziehungsweise
C	Kohlenstoff
Ca	Calcium
Cl	Chlor
C.r.	<i>Clethra revoluta</i>
Cs	Cäsium
C.s.	<i>Clusia spec.</i>
Cu	Kupfer
CV	Variationskoeffizient -. Coefficient of Variation
CV _g	Variationskoeffizient gesamt - Coefficient of Variation over all
DBH	Durchmesser in Brusthöhe - Diameter in Brest Hight
DSF	Faktor für das direkte Licht an einem Standort - Direct Site Factor
ECSF	Estación Científica San Francisco
et al.	und weitere - et allii
etc.	und andere - et cetera
G.e.	<i>Graffenrieda emarginata</i>
GIS	Geographisches InformationsSystem
GSF	Faktor für das gesamte Licht an einem Standort - Global Site Factor
ha	Hektar (100 m x 100 m)
H.a.	<i>Heliocarpus americanus</i>
IAF	Blattflächenindex - índices de área foliar
I.l.	<i>Isertia laevis</i>
ISF	Faktor für das indirekte Licht an einem Standort - Indirect Site Factor
K	Kalium
Kap.	Kapitel
LAI	Blattflächenindex - Leaf Area Index
ΔLAI	Unterschiede zwischen den LAI Werten - Differences in Leaf Area Index
LSD	Niedrigster signifikanter Unterschied - least significant difference
Max.	Maximum

Mg	Magnesium
Min.	Minimum
Mn	Mangan
N	Stickstoff
n	Anzahl der Messwiederholungen
Na	Natrium
n.d.	nicht determiniert
Ni	Nickel
NN	über normal Null, über dem Meeresspiegel
n.s.	nicht signifikant
P	Phosphor
Pb	Blei
P.d.	<i>Piptocoma discolor</i>
PPFD	Photonen Fluss Dichte
P.n.	<i>Purdiaea nutans</i>
P.o.	<i>Podocarpus oleifolius</i>
pp	Seitenanzahl - pages
PPFD	Photosynthetisch aktive Photonen Fluss Dichte
Rb	Rubidium
RSF	Reserva San Francisco
S.	Seite
SALSA	Halbautomatisches Auswaschraten Analysesystem - SemiAutomatic Leaching Simulating System
SD	Standardabweichung - Standard Deviation
SE	Standardfehler - Standard Error
s.n.m.	NN - sobre nivel del mar
spp.	nicht bis auf die Art bestimmt - Species
Sr	Strontium
Tab.	Tabelle
T.c.	<i>Tabebuia chrysantha</i>
vgl.	vergleiche mit
vs.	gegenüber - versus
V.t.	<i>Vismia tomentosa</i>
\bar{x} aber auch \emptyset	Mittelwert
z.B.	zum Beispiel
Zn	Zink

„Wo auf den ausgedehnten Wiesen oder Weideflächen unserer Umgegend, oder auf Rasenflächen in Parks ein einzelner hochkroniger Baum steht, da eilt stets im Frühjahr der Graswuchs unter der Laubkrone dem übrigen Graswuchse bedeutend voraus. Während ringsum die Rasenfläche noch im fahlen winterlichen Braungrün daliegt, ist der Rasen, soweit der Umfang der Baumkrone reicht, bereits freudiggrün; neue Blätter sind entwickelt, während sie ringsum noch nicht hervorgetreten sind.“

aus Buchenau F. (1883)

Die düngende Wirkung des aus den Kronenraum niederträufelnden Wassers.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 12.

1. Einleitung und Stand der Forschung

Die Interaktion von Pflanzen und Tieren trägt zur Komplexität eines Waldökosystems entscheidend bei. Die Diversität der Arten und die Vielfalt der Prozesse, die von der Zersetzung über die Bestäubung bis hin zu den Nährstoffzyklen reichen, um nur einige zu nennen, lässt diese Komplexität nur erahnen.

Die Verteilung der durch die Krone erzeugten Muster des Eintrags von Licht, Wasser und Nährstoffen als Nischen bildende Parameter soll Gegenstand dieser Arbeit sein. Hierzu wurde die Nährstoffauswaschung aus den Blättern (Kap. 1.1), die Verteilung und Zusammensetzung des Bestandesniederschlags als Teile des Nährstoffzyklus (Kap. 1.2), sowie die Kronenstruktur (Kap. 1.3) und die Verteilung der Nährstoffe in den oberen Bodenschichten (Kap. 1.4) genauer untersucht. Eine Betrachtung der Auswirkungen der unterschiedlich heterogenen Eintragsmuster an Licht, Wasser und Nährstoffen für die Keimlinge im Wald wird am Ende der Arbeit diskutiert (Kap. 6.6). Die konkreten Arbeitshypothesen sind in Kapitel 3 zusammengestellt. Weiterhin wird in Kapitel 2 eine Standortbeschreibung gegeben, in Kapitel 4 die in dieser Arbeit verwendeten Methoden beschrieben und in Kapitel 5 die Ergebnisse dieser Arbeit dargestellt.

Einleitend sollen die einzelnen Themenblöcke näher dargestellt werden. Die Nährstoffauswaschung aus den Blättern ist schon oft untersucht worden, wie in Kapitel 1.1 detailliert aufgeführt wird. Die ausgewaschenen Nährstoffe werden mit dem Bestandesniederschlag weitertransportiert. Auf die Bedeutung des Bestandesniederschlags für den Wasser- und Nährstoffkreislauf und die Faktoren, die Auswirkungen auf den Bestandesniederschlag haben, wird in Kapitel 1.2 näher eingegangen. Ob die im Bestandesniederschlag angereicherten Nährstoffe den Waldboden in spezifischen Mustern erreichen, ist abhängig von der Verteilung des Bestandesniederschlags. Diese Verteilung sollte von der Kronenstruktur bedingt sein ebenso wie die Verteilung des Lichts. Beide Annahmen sollen in dieser Arbeit geprüft werden.

Da die Untersuchung der Kronenstruktur nur einen Teil dieser Arbeit darstellt, musste eine wenig aufwendige Methode verwendet werden, mit der eine ganze Reihe von Kronenstrukturparametern erfasst werden konnte. Die hemisphärische Photographie ist eine solche Methode. Mit der Kronenstruktur im Allgemeinen und mit der Methode der hemisphärischen Photographie befasst sich das Kapitel 1.3.

Es soll gezeigt werden, dass die Verteilung des Bestandesniederschlags, also von Wasser und Nährstoffen, und des Lichts von der Kronenstruktur bestimmt wird. Eine heterogene Kronenstruktur müsste also heterogene Bedingungen am Waldboden erzeugen; eine homogene Kronenstruktur homogene Bodenbedingungen. Welche Bedeutung heterogene Bodenbedingungen für das Wachstum und die Etablierung von Keimlingen hat, wird in Kapitel 1.4 basierend auf der Literatur erläutert.

Schließlich wird in Kapitel 1.5 auf die verschiedenen Skalenebenen dieser Arbeit aufmerksam gemacht und als Voraussetzung für die Wahl der richtigen Methodik hergeleitet, wie hoch die Anzahl der Messwiederholungen bzw. Parallelmessungen in einem zu erwartenden sehr heterogenen System sein müsste.

1.1 Die Bedeutung der Nährstoffauswaschung aus Blättern / „Leaching“

Schon früh wurde in der botanischen Literatur beschrieben, dass Nährstoffe aus den Blättern herausgewaschen werden. In der englischsprachigen Literatur wird dieser Prozess „leaching“ genannt. Erste Arbeiten lassen sich bei HALES (1727) und bei DE SAUSSURE (1804) finden. Letzter (DE SAUSSURE 1804) wird bei SACHS (1882) wie folgt zitiert: „... dass Wassertropfen, welche man auf Blattoberflächen haften lässt, nach einiger Zeit alkalische Reaktionen zeigen, weil kleine Mengen alkalischen Salzes aus dem Gewebe herausdiffundiert sind, ...“. SACHS (1882) sieht zwar die Aufgabe der Epidermis darin „... die Verdampfung der im Zellgewebe enthaltenen Säfte zu verhindern und von außen eindringende schädliche Einflüsse aufzuhalten ...“, was durch die „Cuticula“ (lateinisch: Häutchen) verstärkt wird, räumt aber nach einer von ihm selbst 1862 publizierten Arbeit „Über alkalische und saure Reaktionen der Säfte lebender Pflanzenzellen“ (SACHS 1862) ein, dass Stoffe durch die Epidermis diffundieren können. Er goss schwache Lithiumlösung auf die Wurzeln von Landpflanzen und konnte nach ein bis zwei Stunden in 50 - 200 cm oberhalb der Wurzeln liegenden Blättern Lithium nachweisen, indem er die abgeschnittenen Blätter mit Ausschluss des Stieles in reines Wasser legte und nach wenigen Stunden in diesem Wasser Lithium nachwies, „... welches durch Diffusion aus der Epidermis ausgetreten ist ...“ (SACHS 1882). BUCHENAU (1883) beobachtet schon eine besondere Verteilung des mit Nährstoffen angereicherte „... aus den Baumkronen niederträufelnden Wassers ...“ und beschrieb das Muster der düngenden Wirkung als „... durch die Krone bedingt...“. HOMEYER (1883) stellte dazu fest, dass es bei verschiedenen Pflanzenarten Unterschiede in der Nährstoffauswaschung und somit der Verteilungsmuster zeigen. Mit diesen Arbeiten über die Nährstoffauswaschung und deren Artunterschiede und Verteilungsmuster waren die Grundlagen zu der hier vorliegenden Arbeit bereits 1883 formuliert.

MANN & WALLACE (1925) führten Experimente mit Nährstoffauswaschungen aus Blättern durch, nachdem sie einen Krankheitsbefall an Apfelbäumen nach einem regenstarken Jahr als Folge von Kaliumauswaschung interpretierten (TUKEY 1971). Ihnen gelang es, in Kaltwasserextrakten eine abnehmende Konzentration von Kalium (K) in den Blättern festzustellen, allerdings ohne die Krankheitsbilder reproduzieren zu können. Weiterhin konnten sie Unterschiede dieses Phänomens bei verschiedenen Apfelsorten beobachten. WALLACE (1930) konkretisierte die Aussagen und beobachtete, dass innerhalb von 24 Stunden 50 % des Calciums (Ca) und 80 % des K aus Apfelblättern herausgewaschen werden können.

LINSBAUER (1930) schreibt in „Die Epidermis“ dieser nicht nur eine Schutzfunktion zu, sondern eine „... sehr bedeutende Rolle im Stoffwechsel ...“. ARENS (1934) konnte dann die Aussage von DE SAUSSURE (1804) über die pH-Wert-Steigerung von Wassertropfen auf einem Blatt bestätigen, allerdings führte er dies nicht auf Diffusion zurück, sondern er schreibt von „kutikular Exkretion“, was eine Ausscheidung, also einen aktiven Prozess, beinhaltet. ARENS (1934) schreibt vom Blatt sogar als „Ausscheidungsorgan“.

Nach FREY-WYSSLING (1935) ist „... die Pflanze in der Wahl der aufzunehmenden Stoffe nicht souverän ...“. Es finde eine ununterbrochene Stoffaufnahme statt, was die Elementkonzentrationen in der Pflanze beständig ansteigen lässt. Daher hält er die Nährstoffauswaschung über die Blätter für bestätigt und beschreibt das Phänomen als „Entlastung“, da, solange keine Einlagerungen als Reservestoffe stattfinden und das Wachstum vermindert ist, eine unentwegte Stoffanreicherung in der Pflanze nicht möglich ist. Das wird auch von ARENS (1934) für Pflanzen in hochkonzentrierten Nährlösungen und mit hoher Transpiration unterstrichen. Im Lehrbuch „Allgemeine Botanik“ schreibt NULTSCH (1991) dazu: „... Werden regelmäßig bestimmte Ionen, z.B. Nitrat-, Sulfat- und Phosphat-Ionen, in den Stoffwechsel eingeschleust und in organische Substanzen eingebaut (...), so entsteht ein Überschuss von Kationen. Auch ist das Selektionsvermögen der Wurzeln bei der Ionenaufnahme nicht absolut, so dass auch Ballaststoffe in die Pflanzen gelangen. ...“ (NULTSCH 1991, S. 257).

FREY-WYSSLING (1935) kategorisiert die Ausscheidungen von Pflanzen anhand organischer Verbindungen in Exkretion, Sekretion und Reekretion. Auch LAUSBERG (1935) räumt ein, dass neben der „Entsalzung“ auch organische Verbindungen (also Stoffwechselprodukte) abgegeben werden; ARENS & ARENS-LAUSBERG (1946) erwähnen, dass auch zuvor nicht gebundene Stoffe abgegeben, aber auch aufgenommen werden können.

LAUSBERG (1935) publizierte eine sehr detaillierte Arbeit, in der sie feststellt, dass mit zunehmendem Alter der Pflanzen mehr Salze austreten und dass Wachsschichten und Kutikuladicken die Auswaschmenge beeinflussen. In ihrer Interpretation des Versuch, in dem proportional zur Düngeintensität steigende Auswaschraten festgestellt werden konnten, schreibt sie, dass lediglich überschüssige Salze „exkretiert“, also ausgeschieden werden. Pflanzen, die überdüngt und im Trockenen gehalten wurden, gingen am schnellsten zu Grunde. Auch sie geht davon aus, dass Pflanzen meist mehr Salze aufnehmen als sie benötigen und diese über die Blätter wieder abgeben. Diese Salze, die bei großen Bäumen auch aus tieferen Schichten des Mineralbodens stammen, gelangen dann wieder in den Oberboden, so dass die Pflanzen gewissermaßen im Stande sind, sich selbst oder den Oberboden ihrer Umgebung, zu „düngen“.

Seit der Etablierung der Radioisotopenmethode können exaktere Angaben über die Auswaschraten und -prozesse gemacht werden: beginnend mit der Methode der „Autoradiography“ von WITTMER & LUNDAHL (1951), über MES (1954) mit seinen Arbeiten mit dem Isotop ^{32}P , bis hin zu WITTMER (1955), mit seiner Arbeit über die Nährstoffaufnahme durch Blätter, wurde diese Methode etabliert. Ab 1956 publizierte dann die Arbeitsgruppe mit/um TUKEY Studien, in denen diese Methode angewandt wurde (LONG et al. 1956, TUKEY et al. 1956).

So konnten TUKEY et al. (1957) beschreiben, dass die Auswaschung von Kohlenhydraten abhängig von der Lichtintensität ist. KOZEL & TUKEY (1968) bestätigen nicht nur die Auswaschung von Nährelementen, sondern auch die Auswaschung organischer Substanzen. Bei KOZEL & TUKEY (1968) wird dargestellt, dass aus Pflanzen mit langsamem Wachstum (erzeugt durch weniger Licht oder geringere Temperaturen) die wachstumsregulierende Gibberellinsäure ausgewaschen wird; bei schneller wachsenden Pflanzen konnte hingegen keine Gibberellinsäure in der ausgewaschenen

Lösung gefunden werden. MORGAN & TUKEY (1964) fanden im „Leachat“ (Auswaschlösung) eine große Vielzahl an organischen Verbindungen, unter anderem verschiedene Aminosäuren in der Kationenfraktion und organische Säuren, auch aus dem Krebszyklus, in der anionischen Fraktion. TUKEY (1971) fasst die verschiedenen Arbeiten über Vitamin-, Alkaloid-, Phenol- und andere Auswaschungen zusammen und erwägt, dass sehr viele, wenn nicht sogar alle Pflanzeninhaltsstoffe ausgewaschen werden können. Weiterhin erwähnt TUKEY (1971), dass an allen Pflanzenformen Nährstoffauswaschung aus Blättern stattfindet, da bis 1970 noch keine Pflanze gefunden worden sei, an der nicht in einem gewissen Maße Auswaschung stattfindet.

MECKLENBURG & TUKEY (1964) machten Untersuchungen mit Ca und postulierten, dass durch das Auswaschen von Elementen aus den Blättern die Aufnahme über die Wurzeln angekurbelt wird und somit die Auswaschung eine wichtige Rolle bei der Umverteilung mancher Elemente innerhalb und zwischen den Pflanzenteilen spielt, wie von STENLID (1958) geschrieben. Ein gutes Beispiel dafür ist die Blattdüngung, bei der einige Nährelemente von den Blattoberflächen in andere Pflanzenteile transportiert werden (BUKOVAC & WITTEW 1957). LOVETT & SCHÄFER (1992) fanden allerdings in einem Gewächshausexperiment keine erhöhte Kationenaufnahme über die Wurzeln bei Pflanzen, die Auswaschung ausgesetzt waren, gegenüber Pflanzen, die nicht der Auswaschung ausgesetzt waren. Sie begründen das mit einer weitaus (10fach) höheren Kationenaufnahme im Vergleich zur Auswaschung über die Blätter.

SCHOCH (1955) stellte erste detaillierte Überlegungen an, wie der Auswaschprozess auf chemischer Ebene stattfindet. Sie verweist auf Grund der geringen Auswaschmengen darauf, dass es sich bei der Nährstoffauswaschung um einen passiven Prozess handeln müsse. Dies unterstützt die ersten Einschätzungen von SACHS (1883), der von Diffusion schrieb, und steht somit im Gegensatz zur Begrifflichkeit von ARENS (1934) und LAUSBERG (1935), die eine aktive „kutikuläre Exkretion“ einräumen. OVERBEEK (1956) schreibt von einem nicht sehr langsamen Prozess des Transportes von organischen und anorganischen Substanzen durch isolierte Kutikula. MECKLENBURG et al. (1966) fassen ihre Ergebnisse aus Versuchen mit ^{45}Ca und Rubidium (^{86}Rb) mit denen aus der Literatur zusammen. Sie kommen zu dem Schluss, dass es sich einerseits um einen Austausch an der Kutikula und den Zellwänden gegen Protonen aus der Auswaschlösung, aber auch um Diffusion von Ionen aus dem Xylem durch die Blätter in die Auswaschlösung handeln muss. Dabei räumen sie ein, dass wahrscheinlich manche Metaboliten in einem aktiven Prozess durch die Kutikula auf die Blattoberfläche transportiert werden.

Schon ARENS (1934) beschrieb, dass auf Blattoberseiten eine größere pH-Wert-Veränderung auftreten kann als auf den Blattunterseiten. TEUBNER et al. (1957) erwägen, dass auch die Stomata eine Rolle bei der Nährstoffauswaschung spielen könnten. Dies wurde von FRANKE (1961) aufgegriffen, der die Aufnahme über die Blattoberflächen mit Hilfe von „Ectodesmen“ beschreibt. Allerdings schließt er die Stomata als potentielle Austauschfläche aus, was auch später SCHÖNHERR & BUKOVAC (1972) bestätigten. In diesem Zusammenhang wird auch die Blattdüngung als Aufnahmeprozess beschrieben, wie schon von ARENS & ARENS-LAUSBERG (1946) angeführt. Dieser Aufnahmeprozess soll den gleichen Bedingungen unterliegen wie das Auswaschen (TUKEY 1971). Arbeiten über die Stoffaufnahme durch die Blattoberflächen wurde von WITTEW & TEUBNER

(1959) oder GARTEN & HANSON (1990) realisiert. Die Stoffaufnahme soll allerdings an dieser Stelle nicht detaillierter besprochen werden.

Nach TUKEY (1971) handelt es sich bei der Nährstoffauswaschung eindeutig um Austauschprozesse an der Blattoberfläche, wobei Kationen gegen Protonen ausgetauscht werden. Wie diese Kationen an die Blattoberflächen gelangen, ist hingegen nicht genau geklärt. Schlüsselfaktor bei der Auswaschung ist der Weg durch die Kutikula (RIEDERER 1998). Diese setzt sich zusammen aus einer Kutinmatrix und den epikulären Wachsen (OVERBEEK 1956, NORRIS & BUKOVAC 1968, NULTSCH 1991). Die Passage hydrophiler Substanzen durch die generell hydrophoben Kutikularwache ist bisher nicht exakt geklärt.

Es ist mehrfach beschrieben, dass das Passieren organischer und anorganischer Substanzen durch die Kutikula vom pH-Wert (OVERBEEK 1956, STENLID 1958, BUKOVAC & NORRIS 1968, SCHÖNHERR 1976, KLEMM et al. 1989, PUCKETT 1990, COESTER 2001), der Temperatur (SCHOCH 1955, OVERBEEK 1956, STENLID 1958, SCHÖNHERR et al. 1979, SCHÖNHERR & MÉRIDA 1981, LOVETT & SCHAEFER 1992) und Nährstoffverfügbarkeit für die Pflanze (SCHOCH 1955, NIELSEN & SCHJOERRING 1998, SATTELMACHER 2001, COESTER 2001) abhängig ist. Auch die Wasserbenetzbarkeit der Blattoberflächen (ARENS 1934, STENLID 1958, COESTER 2001) und der Zeitfaktor (SCHOCH 1955, BAHN et al. 1959, BUKOVAC & NORRIS 1968, PUCKETT 1990) sind wichtig. OVERBEEK (1956) schreibt, dass die Durchlässigkeit der Kutikula in feuchtem Zustand ansteigt, da diese sich bei einem erhöhtem Turgor des darunterliegenden Gewebes ausdehnt und rissig wird. LINSKENS (1952) und auch STENLID (1958) stellten fest, dass die Benetzbarkeit artspezifisch unterschiedlich ist. SUTTER (1985) beschrieb, dass die epikulären Wachse in ihren Dicken artspezifisch sehr unterschiedlich sind. Allerdings fanden BUCHHOLZ et al. (1998) bei einer Untersuchung der Kutikuladurchlässigkeit für verschieden große Moleküle bei sechs Arten keine auffallenden Artunterschiede. Sie stellte allerdings eine Abhängigkeit von den Wachstumsbedingungen der einzelnen Pflanzen fest. Dass sich die Anzuchtbedingungen nachhaltig auf die Auswaschraten auswirken, wurde auch von COESTER (2001) bestätigt. Zudem wurde immer wieder festgestellt, dass das Alter der Blätter wichtig ist (ARENS 1934, LINSKENS 1952, OVERBEEK 1956, STENLID 1958, SUTTER 1985, GUTT 2002, RASCHE 2003, KLIPPEL 2004 etc.). Zwar werden die Wachse kontinuierlich über die Lebenszeit der Pflanzen synthetisiert (OVERBEEK 1956) und der hydrophobe Charakter der Kutikula nimmt stets zu (LINSKENS 1952), allerdings scheint der Verwitterungsprozess, z.B. durch Quellung, die Kutikula schneller altern zu lassen (ARNES 1934). SCHOCH (1955) beschrieb eine größere Durchlässigkeit der Kutikula mit zunehmendem Alter der Blätter.

Die Prozesse der Nährstoffauswaschung sind physiologisch bisher noch nicht in ihrer Gänze geklärt. NORRIS & BUCOVAC (1968) schreiben, dass in den Wachsschichten der Kutikula isotrope Materialschichten eingebettet sind. Diese könnten als Weg durch die relativ impermeablen Wachsschichten dienen. COESTER (2001) schreibt von polaren und ionisierbaren Substituenten in den Kutikularwachsen, die hydrophile Regionen in der Kutikula bilden. Diese liegen bei verschiedenen Arten an unterschiedlichen Stellen. Genauere Untersuchungen über den Weg von hydrophilen Substanzen durch die hydrophobe Kutikula wurden über Jahrzehnte von SCHÖNHERR durch-

geführt (SCHÖNHERR & BUKOVAC 1970 & 1973, SCHÖNHERR 1976, SCHÖNHERR & HUBER 1977, SCHÖNHERR & RIEDERER 1986, SCHREIBER & SCHÖNHERR 1993, BUCHHOLZ et al. 1998, BUCHHOLZ & SCHÖNHERR 2000 etc.). Bei ARNES (1934) wird eine Arbeit von HABERLANDT (1924) zitiert, in der von epidermalen Wasserdrüsen die Rede ist. SCHÖNHERR (2000) unterstrich noch einmal, dass Aquaporen vorhanden sein müssen, die er schon 1976 als polare Poren in der Kutinmatrix bezeichnete (SCHÖNHERR 1976), auch wenn deren Existenz bisher nicht direkt nachgewiesen werden konnte.

Natürlich stellt die Auswaschung von Nährstoffen eine Gefahr für die Pflanzen dar; immerhin schützen sich die Pflanzen mit der Kutikula vor übermäßigem Nährstoff- und Wasserverlust. Allerdings wird diesem Prozess auch immer wieder eine positive Wirkung zugesprochen. „Es ist ein Volksbrauch, Zimmerpflanzen während eines Regens ins Freie zu stellen, da man die Erfahrung gemacht hat, dass der Regen ihr Gedeihen fördert.“ (LAUSBERG 1935). Dass der Einfluss der Nährstoffauswaschung nicht so negativ ist, wird dadurch unterstrichen, dass Pflanzen, die einer Nährstoffauswaschung ausgesetzt sind, unabhängig von ihrer Wachstumsrate eine höhere ⁴⁵Ca-Wurzelaufnahme zeigen (MECKLENBURG & TUKEY 1964). Eine Abschätzung über den Prozentsatz des Energiebedarfs, den die Aufnahme und Assimilierung von aus der Krone ausgewaschenen Substanzen kostet, wurde von AMTHOR (1986) aufgestellt. Danach stellt dieser Bedarf nur einen kleiner Bestandteil des Energiehaushaltes dar.

Nach COESTER (2001) kann die Nährstoffauswaschung zur Vermeidung toxischer Konzentrationen in den Blättern dienen. MIDDLETON (1958) konnte eine Dekontaminierung bei Nutzpflanzen beobachten, nachdem diese mit Strontium (Sr) bzw. Cäsium (Cs) besprüht wurden. „Leaching“ kann also auch als eine Ausscheidung von Abfallprodukten angesehen werden.

Von TUKEY (1971) wird aufgeführt, dass die Auswaschung zwingend notwendig für die Regulierung des Salzhaushalts der Pflanzen ist. Er führt an, dass die an Salzstandorte der Wüsten angepassten Halophyten oft auch sehr geringen Regenmengen ausgesetzt sind. Daher steht für sie die Möglichkeit, die Salze auszuwaschen, nicht zur Verfügung und andere Mechanismen mussten evolutionär entwickelt werden.

Insgesamt kommt der Auswaschung von Nährstoffen eine weitere wichtige Bedeutung im ökologischen Zusammenhang zu. Die Pflanzen tragen so zur Bildung des Bodenprofils bei und durch die Auswaschung der Nährstoffe wird der Nährstoffgehalt in den oberen Bodenschichten beeinflusst (TUKEY 1971). DALBRO (1956) spricht von Konsequenzen für die Mikroorganismen unterhalb der Bäume. INGHAM (1950), BLOOMFIELD (1954) und auch KEIM et al. (2005) räumen einen Einfluss auf die Bodenbeschaffenheit ein. Dieser Einfluss auf den Boden konnte auch von MUSILA (2007) und zuvor von KRETSCHMER (2003) bestätigt werden. Der Einfluss des Bodens auf die Pflanzen wird von TUKEY (1971) dem Einfluss der Pflanzen auf den Boden wie folgt gegenübergestellt: „Not only is the plant a product of the soil, but the soil is a product of the plant.“

1.2 Der Bestandesniederschlag / „Throughfall“

Der englischen Begriff „throughfall“, also Bestandesniederschlag, wird nach PARKER (1983) als Regen, der den Kronenraum passiert und zu Boden fällt, definiert und kann somit einerseits der direkt durch die Baumrücken fallende Freilandniederschlag sein, aber auch Regenwasser, das mit dem Bestand, also Blättern, Ästen etc., in Kontakt geriet. Dabei wird die Trockendeposition von den Blättern gewaschen, weit bedeutender ist aber die Veränderung der Zusammensetzung des Bestandesniederschlags durch die vorher beschriebenen Nährstoffauswaschungen. Dabei werden bedeutende Mengen an Nährelementen und anderen chemischen Verbindungen aus dem Pflanzen herausgewaschen, was sich in einer Erhöhung der Nährstoffkonzentrationen und des pH-Werts zeigt. Wie diese chemischen Veränderungen aussehen können, wird in vielen Studien beschrieben, wie z.B. bei GOLLEY (1983a), PARKER (1983) oder BRUIJNZEEL & PROCTOR (1995) zusammengestellt. Für die Erstellung von Wasserflussmodellen (DIJK & BRUIJNZEEL 2001, SCHELLEKENS et al. 1999, DOMINGO et al. 1998) und die Bilanzierung des Wasserhaushalts in Waldökosystemen (STEINHARDT 1979, BRUIJNZEEL 1991, CAVELIER et al. 1997, McDOWELL 1998) ist der Bestandesniederschlag eine wichtige Größe. Informationen über die Quantität und die Qualität des Bestandesniederschlags werden auch oft genutzt, um Waldbestände mit verschiedenen Artenzusammensetzungen (z.B. HOULE et al. 1999, AHMAD-SHAH & RIELEY 1989, ULRICH et al. 1971) bzw. verschiedenen Sukzessionsstadien (HÖLSCHER et al. 2003) zu vergleichen oder verschiedene Wassereinzugsgebiete (WILCKE et al. 2001), Höhengradienten (BALESTRINI et al. 1998, VENEKLAAS 1990) bzw. horizontaler Gradienten entlang der Topographie (OESKER et al. 2008) oder den anthropogenen Einfluss auf die Wälder (CHIWA et al. 2003, FAN & WONG 2001, FAN et al. 1999) zu beschreiben. All diese Bestandesniederschlagsmessungen müssen mit der hohen zeitlichen Variabilität und räumlichen Heterogenität umgehen (BUCHENAUER 1883, LLOYD & MARQUES 1988, KOSTELNIK et al. 1989, SCATENA 1990, WOLTER 2002). Mit den Einflüssen von Stürmen und Wind auf die Bestandesniederschlagsvariabilität beschäftigten sich z.B. von CLARK et al. (1998c). Mit dem Einfluss der Kronenstruktur auf die Heterogenität den Bestandesniederschlag beschäftigten sich z.B. auch ANDERSON et al. (1969), LOVETT et al. (1996), LOESCHER et al. (2002), OESKER et al. (2009 in press) etc.

Bei der Betrachtung des Wasserhaushalts eines Waldökosystems werden sowohl die Wassermengen als auch deren Elementfracht untersucht (GOLLEY 1983a, GODT 1986, BRUIJNZEEL 1991). Als Eingangsgrößen der Inhaltsstoffe in das System sind Regen, Nebel, Tau, Trockendeposition, CO₂-Fixierung sowie Mineralisierung aus dem Grundgestein etc. zu nennen, als Ausgangsgrößen sind Abflusswasser, Evaporation, Fixierung in der Vegetation etc. von großer Bedeutung. Auch die Umsätze innerhalb des Systems, wie Nährstoff- und Wasseraufnahme durch die Wurzeln, Laubfall, Zersetzung, Nährstoffauswaschung, Bestandesniederschlag, Stammabfluss, Transpiration, Umsetzung und zeitlich begrenzte Fixierung von Elementen im Bestand, müssen berücksichtigt werden.

Nach SCHELLEKENS et al. (1998) nimmt die Bedeutung von Nebel als Eingangsgröße mit der Höhe über dem Meer zu. Sie bestimmten den Anteil des Nebels bzw. des horizontalen Niederschlags am

Gesamtniederschlag mit 48 % auf 265 m über normal Null (NN) und 89 % auf 1050 m NN. Um dies zu erklären, berechneten sie für 1050 m NN einen zusätzlichen Eintrag via Horizontalniederschlag von 6,6 %. Zusätzlich spielt das mit der Höhe NN reduzierte Evaporationspotential als Ausgangsparameter eine Rolle (SCHELLEKENS et al. 1998). HAFKENSCHIED (2000) und auch HAFKENSCHIED et al. (1998) bestimmten für einen Regenwald auf 1825 m NN einen Nebelbeitrag von 3,5 % bis 5 %. Auch ATAROFF (1998) untersuchte den Nebelbeitrag in den Anden auf 2300 m NN und kam auf einen Wert von 2 % bis 6 % Nebelbeitrag. Auch JUVIK & NULLET (1995) unterstrichen die Bedeutung des horizontalen Niederschlags oder Nebelbeitrags anhand einer Studie auf Hawaii, in der sie 147 % des Freilandniederschlags als Bestandesniederschlag bestimmen konnten. Genauere Beschreibungen der Bedeutung des Nebelbeitrags sind bei SCHEMENAUER & BRIDGMAN (1998) zu finden. In OESKER et al. (2009 in press) wird für den hier untersuchten Wald, basierend auf den Erhebungen von ROLLENBECK et al. (2007), ein Nebelbeitrag von 2,7 % angegeben (persönliche Kommunikation mit Dr. R. Rollenbeck). Die Veränderung in der Zusammensetzung der Inhaltsstoffe des Nebels entlang eines Höhengradienten in Südecuador wurde von ROLLENBECK et al. (2008) erfasst. Für Monteverde, Costa Rica, wurde von CLARK et al. (1998b) die Nährstoffchemie des Nebelbeitrags genauer untersucht.

Der Wassereintrag, ob als Nebel oder Regen, kann im Kronenraum aufgefangen werden. Zum Einen wird Wasser von den Moosen und anderen Epiphyten aufgenommen und zum Anderen kann sich das Wasser an den Oberflächen der Pflanzen, also den Blättern, Astgabeln oder auch an der Rinde, sammeln und wieder verdunsten. KÜRSCHNER & PAROLLY (2004) bestimmten die Wasserspeicherkapazität von Moosen mit 189 l ha^{-1} pro Regenereignis, OESKER et al. (2009 in press) berechneten eine maximale Wasserspeicherkapazität an Blattoberflächen von 3797 l ha^{-1} pro Regenereignis (siehe Kap. 5.3.1). „Pro Regenereignis“ setzt voraus, dass der Bestand zuvor trocken ist. Dabei muss auch der Eintrag durch Nebel berücksichtigt werden.

Die Auswaschung von Nährelementen, organischen Verbindungen etc. und die damit einhergehende Anreicherung des Bestandesniederschlags sowie die Wiederaufnahme dieser Substanzen durch die Pflanzen kann als ein kleiner Kreislauf innerhalb des Gesamtumsatzes von Waldökosystemen dargestellt werden. Schon WILL (1955) schreibt, dass der Bestandesniederschlag ebenso wichtig für den Nährstoffzyklus ist wie der Laubfall. LOVETT & SCHÄFER (1992) schreiben, dass 10 - 80 % der Elementfracht von der Krone zum Boden aus der Nährstoffauswaschung stammt; der Rest wird über Laubfall eingebracht. DALITZ et al. (2000) konnten die Kaliumauswaschung, basierend auf Auswaschexperimenten in Costa Rica, auf $84 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ hochrechnen, CAVELIER et al. (1997) berechneten die Kaliumauswaschung in einer Untersuchung in Panama mit $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$.

Der Ursprung der Elemente im Bestandesniederschlag ist größtenteils die Nährstoffauswaschung aus den Blättern, allerdings wird auch die Auswaschung aus dem Stamm und anderen Pflanzenteilen wie Blüten und Ästen beschrieben (TUKEY 1971). Weiterhin sind die epiphytischen Böden zu erwähnen (VANCE & NADKARNI 1990, INGRAM & NADKARNI 1993, CLARK et al. 1998a, NADKARNI et al. 2002, CLARK et al. 2005), die besonders in Astgabeln meist durch Zersetzung von hängengebliebenem Streufall oder abgestorbenen Epiphytenteilen herrühren und eine wichtige Grundlage für viele epiphytisch wachsende Pflanzen darstellen. Auch müssten Kadaver und Exkremente der

Fauna mit einbezogen werden, auf die im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden kann.

Somit kann festgehalten werden, dass sich der Ursprung des Wassers, das den Bestandesniederschlag und sein Volumen bestimmt, wie folgt zusammensetzt:

$$\text{Wassereintrag} = \text{Regen} + \text{Nebel} + \text{Tau}$$

Für die Zusammensetzung der Inhaltsstoffe des Bestandesniederschlags sind in erster Linie die Auswaschungen aus den Blättern, Blüten, Ästen, Stämmen und epiphytischen Böden relevant. Insgesamt wird die Zusammensetzung der Inhaltsstoffe im Bestandesniederschlag aus den folgenden Komponenten gebildet:

$$\text{Bestandesniederschlag} = \text{Wassereintrag} + \text{Auswaschungen} + \text{Trockendeposition}$$

Neben dem Bestandesniederschlag erreicht das Wasser den Boden auch über den Stammabfluss. Dieser wird in dieser Untersuchung nicht weiter betrachtet, da diesem im Gesamtwasserumsatz je nach Waldtyp und klimatischen Bedingungen besonders an tropischen Untersuchungsstandorten mit unter 2 % eher eine geringere Bedeutung zuzumessen ist (Tab. 1.1). Dies wurde von MANOKARAN (1980) als „insignificant“ (unbedeutend) beschrieben.

Tabelle 1.1: Anteil des Stammabflusses am Wasserhaushalt einiger tropischer Untersuchungsstandorte in [%] des Freilandniederschlags.

Stammabfluss als [%] Freilandniederschlag	Untersuchungsgebiet	Land	Publikation
0,1 %	Nebelwald	Venezuela	ATAROFF (1998)
0,4 %	unterer Bergregenwald	Panama	CAVELIER et al. (1997)
0,6 %	semiaride Subtropen	Australien	PREBBLE & STIRK (1980)
0,64 % (0 - 2,65)	Tieflandregenwald	Malaysia	MANOKARAN (1979)
< 1 %	Bergregenwald	New Guinea	EDWARDS (1982)
< 1 %	Nebelwald	Honduras	STADTMÜLLER & AGUDELO (1990)
0,9 - 1,1 %	Bergregenwald	Ecuador	WILCKE et al. (2001)
1,5 - 2,2 %	Tieflandregenwald	Kamerun	CHUYONG et al. (2004)
1,99 % (0,2 - 4,02)	tropische Plantage	Nigeria	OPAKUNLE (1989)
1,76 - 3,39 %	subtropische Plantage	China	FAN & HONG (2001)

Trockendeposition, Elementauswaschung im Kronenraum und Evaporation beeinflussen die Menge und die Zusammensetzung des Bestandesniederschlags, aber auch die Holzbeschaffenheit und Winkelstellung von Ästen kann beeinflussend wirken (HERWITZ 1987). FAN & HONG (2001), aber auch schon LOVETT & LINDBERG (1984), LINDBERG & LOVETT (1985 & 1992) und LINDBERG et al. (1992), stellten fest, dass die Trockendeposition einen signifikanten

Einfluss auf die Nährstoffeinträge in den von ihnen untersuchten Beständen hatte.

LINDBERG et al. (1986) erwähnen, dass die Menge an Trockendeposition, die sich im Kronenraum ansammelt, auch von dem Blattflächenindex (LAI) beeinflusst wird, also je größer der LAI ist, desto größer ist die Auskämmung der Trockendeposition durch den Kronenraum. POTTER & RAGSDALE (1991) befassten sich mit der Abwaschung der Trockendeposition und bestimmten eine Zeitspanne von 6 - 8 min, bis die Trockendeposition heruntergewaschen war. Die zeitliche Veränderung der Konzentrationen im Bestandesniederschlag innerhalb eines Regenereignisses wurde von HANSEN et al. (1994) untersucht. Eine Differenzierung zwischen dem Auswaschen aus dem Inneren der Blätter und der Abwaschung der Trockendeposition von Blattoberflächen erschien den Autoren problematisch. Verschiedene Prozesse greifen ineinander: auf eine hohe Ionenkonzentration zu Beginn folgen geringere Konzentrationen im Mittelabschnitt und darauf wieder ansteigende Konzentrationen am Ende. Dies kann damit erklärt werden, dass zu Beginn eines Regenereignisses die Trockendeposition von den Blattoberflächen abgewaschen werden und am Ende eines Regenereignisses die Verweildauer der Tropfen auf den Blattoberflächen proportional zunimmt und sich somit die Ionenkonzentrationen im Bestandesniederschlag erhöhen. In dieser Arbeit kann nicht auf die Trockendeposition eingegangen werden, da deren Erfassung methodisch zu aufwendig gewesen wäre.

Die räumliche Verteilung des Bestandesniederschlags am Waldboden ist nicht homogen. Wie schon BUCHENAUER (1883) beobachtete, beeinflusst ein einzelner Baum den Raum unter seiner Krone. STOUT & McMAHON (1961), DRAAIJERS et al. (1992), BEIER et al. (1993) und HANSEN (1996) untersuchten die Verteilung unterhalb verschiedener Kronen meist unter einzeln stehenden Bäumen und fanden sowohl qualitative wie auch quantitative Unterschiede im Bestandesniederschlag in Abhängigkeit vom Abstand zum Stamm. Aus diesen baumabhängigen Mustern ergeben sich im Wald hochkomplexe Muster mit weitreichenden Einfluss auf die Bodennährstoffgehalte (MUSILA 2007, MUSILA et al. 2005, KEIM et al. 2005) und Diversität (DALITZ et al. 2005, DALITZ et al. 2004 a & b, OESKER et al. 2009 in press).

1.3 Die Kronenstruktur / „Canopy“

Die Struktur der Krone (englischsprachig „canopy“) ist die entscheidende Kenngröße, die Menge und Verteilung von Licht, Wasser und Nährstoffen am Waldboden, und somit auch das Bestandesklima, beeinflusst (CANHAM et al. 1990, WIRTH et al. 2001).

Es gibt eine Vielzahl von biotischen und abiotischen Parametern, mit denen die Kronenstruktur beschrieben werden kann. Zu diesen Parametern gehören unter anderem die Bestandeshöhe, die Stammdichte, die Basalfläche der Stämme, der LAI, die Kronenöffnungen sowie die Strahlungswerte, aber auch die Baumartenzusammensetzung bzw. deren Diversität oder Beschreibungen der Kletterpflanzen und des Unterwuchses, die die Verjüngung des Waldes widerspiegelt. Wie vielfältig die zu

messenden Parameter sein können, ist bei PAULSCH (2002 & 2008) aufgeführt. Zur Klassifizierung von Waldstrukturtypen inklusive Unterwuchs wurden dort insgesamt 151 Parameter herangezogen. Solche Vermessungen sind Momentaufnahmen der Kronenstruktur im Raum. Neben dieser räumlichen Dimension muss auch die zeitliche, dynamische Dimension beachtet werden, wenn z.B. saisonale Effekte wie Laubfall das Lichtklima beeinflussen (WIRTH et al. 2001) oder auf einer größeren Skala über Jahre Wälder wachsen und Bäume sterben (ACKERLY 1996, CHAVE et al. 2003).

Große Veränderungen in der Kronenstruktur sind, besonders seit den Arbeiten von WHITMORE (1978), als „tree fall gaps“ (Bestandeslücken) bekannt und vielfach untersucht (CHAZDON & FETCHER 1984, WHITMORE 1989a, DENSLOW et al. 1990, HARTSHORN 1990, SMITH et al. 1992, WHITMORE et al. 1993, CHEN & CIHLAR 1995, SCHNITZER & CARSON 2001, VanDerMEER & BONGERS 2001, PEARSON et al. 2003, HOMEIER & BRECKLE 2008 etc.). Aber auch kleinere Veränderungen durch Astfall, Herbivorie oder saisonale Effekte durch laubabwerfende Arten haben einen bedeutenden Einfluss (PRINGLE et al. 2003, THERY 2001, VALLADARES et al. 1997, WIRTH et al. 2001, WIRTH 1996 etc.), besonders auch für die Regeneration, die Etablierung und das Wachstum von langsam wachsenden Arten (POULSON & PLATT 1989, SMITH et al. 1992, STEGEMANN et al. 1996, BLUNDELL & PEART 2001, TIMM et al. 2002, 2004 & 2005 etc.). Die kleinräumigen Variationen der Lichtverteilung wurden z.B. von MILLER & STONER (1979), EHERLINGER & WERK (1986) oder auch CHAZDON et al. (1988) beschrieben. Dass Pflanzen in verschiedenen Lichtbehandlungen, die die Situation im Wald nachahmen, Wachstumsunterschiede zeigen, kann z.B. bei OESKER (2000) gesehen werden. Nach NORMAN et al. (1971) können Unterschiede in der Lichtverteilung schon im Zentimeterbereich gefunden werden. Für die einzelnen Keimlinge sind diese kleinräumigen Variationen und ihre Dynamik, die auch unter dem Stichwort Lichtflecken bekannt sind, von entscheidender Bedeutung (CHAZDON et al. 1988, CHAZDON & PEARCY 1991, PEARCY et al. 1994, HANSEN et al. 2002 etc.). Dass die Kronenarchitektur einen Einfluss auf die Photosynthese und damit auf die Produktivität der Pflanzen hat, konnte schon mehrfach gezeigt werden (MILLER & STONER 1979, KÜPPERS 1989 & 1994, TIMM et al. 2002, 2004 & 2005).

Die Untersuchung der Kronenstruktur wurde in dieser Arbeit zum großen Teil mit der Methode der hemisphärischen Photographie realisiert. Dabei wird das Kronendach des Waldes von unten mit einem Fisch-Augen-Objektiv photographiert. Anschließend können aus diesen Bildern unter Zuhilfenahme von Computerprogrammen unterschiedlichste Parameter berechnet werden.

Die Verwendung von „fish-eye“-Objektiven mit 180° Bildwinkel ist theoretisch seit der Beschreibung der Hill-Projektion (HILL 1924) möglich. Die Untersuchung der Kronenstruktur mit Hilfe von hemisphärischen Photographien ist seit ANDERSON (1964a) vielfach angewandt und ausgiebig dokumentiert worden. Sie beschreibt auch die Vorläufermethoden dieser Methode, und erwähnt besonders EVANS & COOMBE (1959), die eine detailliertere Beschreibung des Kamergebrauchs und der Verrechnung der Sonnenbahn formulierten. In den Anfängen wurden auf hemisphärischen Bildern ein spinnenartiges 1000-Segmente-Netz nach ANDERSON (1964a) gelegt und diese dann

einzelnen ausgewertet. Anfang der 1970er Jahre konnte die Auswertung dann automatisiert werden (BONHOMME & CHARTIER 1972 oder SMART 1976). In den folgenden Jahrzehnten wurden diverse Computerprogramme entwickelt. CHAZDON & FIELD (1987) benutzten das Programm „ThunderScan“ der Firma Thunderware, CANHAM et al. (1990) und CANHAM & BURBANK (1994) zog das Bildanalyse-Programm „C2“ von Olympus heran. BECKER et al. (1989) hatten zur Analyse der hemisphärischen Aufnahmen das Programm „SYLVA“ zur Verfügung und bestimmten so „diffuse und direct site factor“ (siehe unten) und schätzten die Sonnenfleckendauer. In den 1990er Jahren wurde häufig das Programm „CANOPY“ nach RICH (1989) benutzt. Heutzutage kann für einige Analysen das Programm „GapLightAnalyzer“ aus dem Internet geladen werden. Für detailliertere Analysen kann mit dem Programm „HemiView“ von DeltaT gearbeitet werden. Auswirkungen der Umstellung von klassischer Photographie auf die Digitalphotographie wurde von FRAZER et al. (2001) und HALE & EDWARDS (2002) untersucht. Die Ergebnisse sind demnach vergleichbar, solange die Bilder nicht komprimiert werden (FRAZER et al. 2001).

Bei den Photographien muss beachtet werden, dass nicht bei Gegenlicht Aufnahmen gemacht werden, direkte Sonneneinstrahlung ist also zu vermeiden. Dies kann durch das Photographieren bei homogener Bewölkung erreicht werden (ANDERSON 1964b, MADGWICK & BRUMFIELD 1969). Nach ANDERSON (1964a) sind die Morgenstunden die beste Zeit, um zu photographieren. Allerdings ist zu beachten, dass besonders in den Morgenstunden der Bestand durch Tau feucht ist. Die sich dabei bildenden Wassertropfen an den Blättern verfälschen durch Beugung und Brechung des Lichts die Aufnahmen. Alternativ zur Arbeit bei bedecktem Himmel kann nach WHITMORE et al. (1993) auch in den Abendstunden bei niedrigem Sonnenstand photographiert werden.

Von ANDERSON (1964a & 1970) wurde für die Untersuchung der Kronenstruktur der Begriff der „site factors“ eingeführt, die auch von dem Programm „HemiView“ berechnet und in dieser Arbeit mehrfach aufgeführt werden. Es wird zwischen drei Faktoren differenziert: „indirect site factor“ (ISF), „direct site factor“ (DSF) und „global site factor“ (GSF). Der GSF gibt den prozentualen Anteil des Lichts an, das an diesem Ort den Boden erreicht. Der ISF spiegelt den prozentualen Anteil des diffusen Lichts im Bestand, gemessen an der diffusen Strahlung oberhalb des Bestandes, und der DSF den Anteil des direkten Lichts im Bestand, gemessen an der direkten Strahlung oberhalb des Bestandes wieder. Diese Faktoren werden von „HemiView“ als Werte zwischen 0 und 1 angegeben. Ein Wert von 1 drückt aus, dass die gesamten 100 % des Lichts, das außerhalb des Waldes zu messen ist, dem des photographierten Standorts entspricht.

Nach ENGELBRECHT & HERZ (2001) stimmen Lichthochrechnungen aus hemisphärischen Photographien im tropischen Unterwuchs direkt mit Langzeitmessungen der „Photosynthetisch aktiven Photonen Fluss Dichte“ (PPFD) überein. Allerdings weisen sie darauf hin, wie auch vorher schon WHITMORE et al. (1993), dass für physiologische Messungen an Pflanzen auf Einzelstandorten die Strahlungsmengen oberhalb der Krone mit direkten Messmethoden durchgeführt werden sollten. Zum Vergleich verschiedener Standorte wird diese Methode als ausreichend angesehen. Auch CHAZDON & FIELD (1987) fanden hohe Korrelationen zwischen „Photonen Fluss Dichten“ (PFD) und berechneten Werten aus hemisphärischen Bildern, räumten allerdings Einschränkungen bei geringen Lichtmengen ein. Als potentielle Fehlerquellen verwiesen sie auf handwerkliche Fehler wie

Ortsunterschiede zwischen Sensoren und Photos.

BONHOMME et al. (1974) fanden gute Übereinstimmungen von Daten aus hemisphärischen Bildern mit direkten Messungen zur Bestimmung des LAI, RICH et al. (1993) mit der PPFD. CHEN & CIHLAR (1995) nutzten diese Methode zur Vermessung der Größe von Baumfalllücken in Beständen. SMITH et al. (1992) verglichen die Unterschiede in der Verteilung und der Intensität des Lichts zwischen diesen Baumfalllücken und dem normalen Unterwuchs. Zur Bestimmung von Dynamik und Dauer von Sonnenflecken wurde diese Methode zum Beispiel von PEARCY (1983), USTIN et al. (1984) oder auch VALLADARES et al. (1997) genutzt. Zur allgemeinen Standortklassifizierung wurden hemisphärische Bilder zum Beispiel von REIFSNYDER et al. (1971), CHAZDON et al. (1988), OBERBAUER et al. (1993), POORTER & OBERBAUER (1993) und TRICHON et al. (1998) herangezogen. Bei WEISS et al. (1991) werden eine Reihe von zoologischen Arbeiten genannt, die auch die hemisphärische Photographie zur Standortbeschreibung nutzen. Bei PEARCY (1996) oder auch bei RICH (1990) sind grundlegende Zusammenfassungen dieser Methode zu finden.

1.4 Die Bodenheterogenität und ihr Einfluss auf das Pflanzenwachstum

Tropische Böden gelten im Allgemeinen als nährstoffarm (WALTER & BRECKLE 2004, GOLLEY 1983a), da die Nährelemente in der Vegetation gebunden sind (z.B. MEDINA & CUEVAS 1989). Die Variabilität der Böden ist sehr hoch. So können beim Vergleich verschiedener Studien die pH-Werte tropischer Bergregenwälder z.B. von 3 bis 7 reichen (BRUIJNZEEL & PROCTOR 1995). Grundsätzlich hat die Heterogenität der Umwelt einen positiven Einfluss auf die Koexistenz der Arten (BEGON et al. 1996, CHRISTIE & ARMESTO 2003).

STARK (1994) diskutierte die Bedeutung der Heterogenität des Bodens für das Wachstum und Überleben von individuellen Pflanzen. Er führte an, dass die Verteilung bestimmter Bodenparameter die Verbreitung von Pflanzen beeinflusst, allerdings auch die Pflanzen die Verteilung der Bodenparameter bestimmen können. SOLLINGS (1998) setzte sich mit der Boden-Pflanzen-Interaktion auseinander und beanstandete, dass es zu wenig Bodenuntersuchungen auf kleinskaliger Ebene gibt. Er stellte Unterschiede in den Bodeneigenschaften schon auf einer Skala von Zentimetern fest. Auch eine zeitliche Variabilität wurde untersucht, die auf einer Skala von Wochen betrachtet wurde. Allerdings konnte diese nur für Kationen, aber nicht für Kohlenstoff und Stickstoff gefunden werden (SOLLINGS 1998). Eine zeitliche Veränderung der Bodenverhältnisse kann für einige Bodenparameter nach dem Einsetzen des Regens innerhalb von Minuten oder Stunden gefunden werden, andere Parameter können sich durch Eingriffe rapide verändern bzw. ungestört über Jahre konstant bleiben (GUO et al. 2002).

Die Nährelemente sind besonders auch kleinskalig sehr heterogen verteilt (MUSILA 2007, MUSILA et al. 2005, GUO et al. 2002, SOLLINGS 1998, KLEB & WILSON 1997, JACKSON & CALDWELL 1993 a & b). JACKSON & CALDWELL (1993b) stellen bei der Darstellung einer Untersuchung an *Artemisia tridentata* und *Pseudoroegneria spicata* auf einer Skala von Zentimetern eine hohe räum-

liche Autokorrelation der Bodennährstoffgehalte und pH-Werte fest und die räumliche Verteilung war proportional zur Verbreitung der untersuchten Grasbüschel. WILSON & KLEB (1996) begründen ihre Untersuchungen damit, dass besonders auch die kleinräumige Heterogenität des Bodens Einfluss auf die Ressourcenverfügbarkeit und die Keimlingsetablierung und somit auf die Konkurrenz hat (JACKSON & CALDWELL 1993a, HOOK et al. 1991, GRACE & TILMAN 1990, FOWLER 1988). WILSON & KLEB (1996) stellten fest, dass die Bodenfeuchte im Wald heterogener verteilt ist als im Grasland, was auch von MUSILA (2007) bestätigt werden konnte. Daraufhin kamen KLEB & WILSON (1997) nach Untersuchungen mit Bodenumsetzungen und Biomasseerhebungen zu dem Schluss, dass die Vegetation die heterogene Verteilung der Nährstoffe im Boden beeinflusst und speziell die Aufnahme durch die Pflanzen zur Heterogenität der Nährstoffverteilung im Boden beiträgt. MUSILA (2007) fand unter einem *Ficus lutea*-Baum mit einem Kronendurchmesser von ca. 20 m eine Anreicherung bestimmter Elemente unterhalb des Kronenraums. Sie begründet diese Verteilung der Bodennährstoffe hingegen mit der langjährigen Auswaschung von Nährstoffen durch den Kronenraum. Die heterogene Verteilung der Nährstoffe im Boden ist nicht zwingend durch die Nährstoffaufnahme der Pflanzen bedingt, wie von KLEB & WILSON (1997) beschrieben, sondern auch durch die Nährstoffauswaschung (MUSILA 2007).

KURSA et al. (2005) verweist basierend auf ihrer Untersuchung darauf, dass die lokale Wasserspeicherkapazität des Bodens wichtig für die Vorhersage der Artenverteilung sein kann, wobei auch eingeräumt wird, dass die Topographie die Wasserverteilung beeinflusst (DAWS et al. 2002). Der Einfluss der Vegetation auf die Bodennährstoffverteilung wird auch von GUO et al. (2002) bestätigt. In einer Untersuchung zur Bodenfeuchte stellten sie fest, dass die Bodenfeuchtemuster über einen Zeitraum von zweieinhalb Jahren relativ konstant blieben. Dies konnte aber nicht in abgeernteten Untersuchungsflächen festgestellt werden, was zwingend auf den Einfluss der Vegetation hinweist. Die kleinräumige Verteilung der limitierenden Elemente spielt dann eine entscheidende Rolle bei der Nischenbildung. BURSLEM (1994) stellt die Frage, wie denn Keimlinge auf unterschiedliche Ressourcenheterogenität reagieren, woraufhin unterschiedliche Versuchsansätze verfolgt wurden. Wichtige Arbeitsansätze wurden von CALDWELL & PEARCY (1994) zusammengetragen. Auch HUTCHINGS & JOHN (2004) fordern weitergehende Untersuchungen über die Effekte der Pflanzen in heterogenen Umweltbedingungen.

Die Muster der Verteilung von Nährstoffen im Boden haben einen Einfluss auf das Wachstum der Pflanzen und die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften (CAHILL & CASPER 1999). Sie fanden für einzeln wachsende Pflanzen bei heterogener Bodennährstoffverteilung eine größere oberirdische Biomasse als bei Pflanzen, die in homogenen Bodennährstoffbedingungen wuchsen. Sie konnten beim Vergleich von *Phytolacca americana* und *Ambrosia artemisiifolia* an isolierten Gewächshauspflanzen sowohl unter homogenen als auch heterogenen Bodennährstoffverteilungen ein höheres oberirdisches Wachstum bei *Ambrosia artemisiifolia* beobachten. Ein Einfluss durch benachbarte Pflanzen konnte hingegen nicht beobachtet werden, was CAHILL & CASPER (1999) damit begründen, dass die Pflanzen in dieser Studie keiner inter- oder intraartlichen Konkurrenz unterliegen. Sie weisen ausdrücklich darauf hin, dass ohne ein besseres Verständnis über den Einfluss der Heterogenität der Bodenverhältnisse auf die Konkurrenz, dieses Ergebnis von isolierten Pflanzen

nicht auf natürliche Pflanzengemeinschaften übertragen werden kann. CASPER & CAHILL (1996) stellten fest, dass bei drei verschiedenen von ihnen untersuchten Anpflanzungsdichten kein Unterschied in der Gesamtbiomasse zwischen heterogener und homogener Nährstoffverteilung im Boden festzustellen war. Jedoch fanden sie sehr große Effekte für individuelle Pflanzen und eine höhere Mortalität bei homogener Nährstoffverteilung.

Ähnliches konnte auch in Studien von DAY et al. (2003a-c) festgestellt werden, die homogene und heterogene Nährstoffverteilungen im Boden verglichen. Anhand von Untersuchungen an *Cardamine hirsuta* fanden DAY et al. (2003a) nach 31 Tagen eine Erhöhung der Gesamtbiomasse der Pflanzen, die in heterogenen Verhältnissen wuchsen. Insgesamt wurde bei homogenen Nährstoffverteilungen nach 60 Tagen eine erhöhte Mortalität bei *Cardamine hirsuta* festgestellt (DAY et al. 2003b). Auf nährstoffreicheren Parzellen lag die Biomasseproduktion höher, wie auch die Mortalität. Auf den nährstoffarmen Parzellen lag die Biomasseproduktion, besonders die der Wurzel, wesentlich niedriger, allerdings konnte bei diesen Pflanzen eine hohe Überlebenswahrscheinlichkeit beobachtet werden (DAY et al. 2003b). In einem sehr ähnlichen Versuchsdesign wurde auch die interspezifische Konkurrenz beobachtet (DAY et al. 2003c). In Konkurrenz wachsende *Briza media* und *Festuca ovina* zeigten unter heterogenen Bodenbedingungen eine höhere Konkurrenzintensität. DAY et al. (2003c) folgern daraus, dass die Verteilung der Nährstoffe im Boden einen Einfluss auf Artzusammensetzung und Konkurrenz hat. WIJESINGHE et al. (2005) fanden bei einer Untersuchung mit 20 Arten einen Einfluss der Bodennährstoffverteilung auf das Spross-Wurzel-Verhältnis und die Biomasse, jedoch nicht auf die Gesamtdiversität. Es wird von den Autoren allerdings darauf hingewiesen, dass weitere Experimente nötig sind, die die individuelle Reaktion verschiedener Arten untersuchen, da die verschiedenen Arten unterschiedlich auf die Verteilung der Bodennährstoffe reagieren.

GLINIARS et al. (in prep.) simulierten die unterschiedliche Verteilung des Bestandesniederschlags und untersuchten das Wachstum von Baumkeimlingen der Arten *Markhamia lutea*, *Prunus africana*, *Olea capensis*, *Maesopsis eminii* und *Cupressus lusitanica*. Hierbei wurde die heterogene Verteilung des Wassereintrags und der damit verbundenen Nährstoffapplikation auf das Wachstum von Baumkeimlingen nachgeahmt. Es wurden deutlich unterschiedliche Einflüsse der homogenen und heterogenen Wasser- und Nährstoffgabe auf die Verteilung der Biomasseproduktion und der Konkurrenz festgestellt.

In generell nährstoffarmen Böden können manche Nährelemente limitierend für das Wachstum werden. Die Heterogenität der Nährstoffverteilung kann das Überleben der Pflanzen und damit die Artzusammensetzung beeinflussen.

1.5 Die Skalenebenen und die Anzahl der Messpunkte

Bei der Betrachtung ökologischer Systeme sind nach LEVIN (1992) die Verteilungsmuster und die Skalenebenen ein zentrales Problem. Nach CHAZDON (1996) ist die Beschreibung ökologischer Eigenschaften eines Waldes abhängig von der räumlichen Skala und die räumliche Auflösung der angewandten Methoden. Nach LEVIN (1992) sollten ökologische Phänomene nicht nur auf einer

einzelnen Skala untersucht werden, da die Systeme spezifische Variabilitäten auf Raum-, Zeit- und Organisations-Skalen zeigen. Es ist wichtig zu verstehen, ob sich Zusammenhänge aus dem Zusammenspiel vieler kleiner Faktoren auf einer niedrigeren Skalenebene ergeben oder ob sie auf den Vorgängen auf höheren Skalenebenen beruhen (LEVIN 1992). Daher erscheint es wichtig, die verschiedenen Skalen, die in dieser Arbeit betrachtet werden, einleitend in einen Zusammenhang zueinander zu stellen.

Bei der Aufteilung ökologischer Beobachtungen und Daten entlang verschiedener Skalen fällt auf, dass die Raumskala und die Organisationskala sehr eng miteinander verbunden sind. Die hier vorliegende Arbeit wurde in einem Wald realisiert, in dem man sich auf einer Skala von 10^3 m bewegt. Innerhalb dieses Waldes wurden drei verschiedene Bestandestypen verglichen, die verschiedene Baumartenzusammensetzungen zeigen und tendenziell eher auf einer Skala von 10^2 m anzusiedeln sind. Die unterschiedlichen Untersuchungsflächen, die jeweils dreifach innerhalb der Waldtypen eingerichtet worden sind, erstrecken sich auf einer Skala von 10^1 m und werden von einer kleinen Gruppe von Bäumen bestimmt. Die Betrachtung der einzelnen Messpunkte, die in 31facher Wiederholung in jedem Waldtyp vorkommen, spielt sich auf einer Skala von 10^0 m ab und ist durch einzelne Bäume bestimmt. Darüber hinaus wurden auch noch einzelne Transekte betrachtet, die sich eher auf einer Skala von 10^{-1} m bis 10^{-2} m bewegen und vom Einfluss einzelner Blätter und individueller Äste dominiert werden. Raum- und Organisationskalen bewegen sich also parallel zueinander.

Eine Aussage über den gesamten Wald beruht auf den Messungen unterhalb individueller Blätter, es wird folglich hochskaliert. Der Freilandniederschlag, der von einer höheren Skalenebene definiert wird, hat Folgen für einen einzelnen Messpunkt auf kleinster Skalenebene.

Wie in Kapitel 1.2 schon für den Bestandesniederschlag erwähnt, sind die Parameter, mit denen sich diese Arbeit beschäftigt, sehr heterogen (LIN et al. 1997). Diese Heterogenität bezieht sich sowohl auf eine räumliche wie auch auf eine zeitliche Skala. Bei den somit zu erwartenden hohen Standardabweichungen (SD) um die zu messenden Mittelwerte ist es um so wichtiger, die Standardfehler (SE) gering zu halten. Hierzu können verschiedene Methoden oder eine ausreichende Anzahl an Parallelmessungen dienen.

Als eine Methode, um den Bestandesniederschlag exakt zu messen, kann die Verwendung von besonders großen Auffangflächen dienen, wie z.B. von MARSCHNER et al. (1991) realisiert. Eine andere Methode kann die „fixed removed“ Methode nach WILM (1943) und ATTIWILL (1966) sein, bei der der Bestandesniederschlag an einigen festen Messpunkten mit den Ergebnissen von Regensammlern verrechnet werden, die regelmäßig umgestellt werden. Auf diese Methode wird auch bei HOLWERDA et al. (2006) näher eingegangen.

SEILER & MATZNER (1995) berechneten in einer Studie, die sich mit dem Einfluss verschiedener Abstände der Regensammler zu den Baumstämmen auf Bestandesniederschlag und Bodenbedingungen befasste, dass, um einen SE von unter 10 % zu erlangen, für den Bestandesniederschlag 100 Replikate nötig wären, für einige Bodenparameter wären sogar 300 Replikate notwendig. Nach FORTI & NEAL (1992b), die die Variabilität verschiedener Inhaltsstoffe im Bestandesniederschlag untersuchten, müssten zwischen 200 und 300 Regensammler ausgewertet werden, um einen SE von

unter 10 % zu erreichen. KOSTELNIK et al. (1989) untersuchten die Variabilität anhand von sechs Sturmereignissen. Sie berechneten für jedes untersuchte Náhrelement die Anzahl an Bestandesniederschlagssammlern, die notwendig wären, um mit den Ergebnissen unterhalb eines SE von 10 % zu liegen. Für die Bestandesniederschlagsmengen kamen sie auf 8 bis 21 Messpunkte und für das variabelste Element Kalium im Mittelwert auf 382 Bestandesniederschlagssammler. LIN et al. (1997) berechneten 16 Sammler für das Volumen und 55 bzw. 63 für K bzw. Mg, um im 10 % Fehlerbereich zu bleiben. LOESCHER et al. (2002) berechneten, dass der Variationskoeffizient für die Bestandesniederschlagsmengen ab 15 Sammlern auf dem selben Niveau bleibt. Nach KIMMINS (1973) sollte die Zahl von Bestandesniederschlagssammlern bei stationären Sammlern nicht unter 30 liegen, um den SE der Messungen ausreichend gering zu halten.

Nicht nur die räumliche Heterogenität, sondern auch die zeitliche Variabilität muss beachtet werden (BRUIJNZEEL & PROCTOR 1995). Zuvor forderten schon FORTI & NEAL (1992a), dass Regennmessungen mindestens über die Dauer eines Jahres durchgeführt werden sollten, um Unterschiede zwischen Trocken- und Regenzeiten erfassen zu können. Demgegenüber beschreiben KEIM et al. (2005), dass die Muster des Bestandesniederschlags im jahreszeitlichen Verlauf stabil bleiben.

Ähnliches gilt für die Lichtmessungen. Von REIFSNYDER et al. (1971) werden für die Messung der direkten Strahlung als Tagesmittelwert in einem Kiefernwald 10 Sensoren empfohlen, um einen gesetzten SE zu erreichen; für einen damit verglichenen Laubwald würde ein Sensor ausreichen. Bei einer minutiösen Separierung der Messungen müssten 412 Sensoren im Kiefernwald und 18 im Laubwald herangezogen werden. HUTCHISON & MATT (1977) erscheinen 12 Lichtmessungen als ausreichend, um die räumliche Heterogenität im Sommer in einem laubabwerfenden Bestand zu erfassen. BALDOCCHI & COLLINEAU (1994) stellen für die Messung des Lichts im Bestand die Anzahl an Replikaten in Zusammenhang mit den zu erwartenden Variationskoeffizienten (CV). Je höher der CV, desto mehr Replikate sind notwendig. Nach Berechnungen aus den bei BALDOCCHI & COLLINEAU (1994) dargestellten Werten dürften für z.B. 31 Replikate der CV nicht über 28,2 % liegen, wenn ein SE von 5 % um den Mittelwert akzeptiert wird, bzw. nicht über 33,3 % bei einem akzeptierten SE von 10 %.

Insgesamt war es allerdings aus praktischen Erwägungen des Arbeitsaufwandes gegeben, die Anzahl der Messpunkte so klein wie möglich, aber für die Genauigkeit der Messungen so groß wie nötig zu halten. Je nach Heterogenität des Bestandestyp muss die Anzahl der Replikate so optimiert werden, dass die gewünschte Obergrenze des SE nicht überschritten wird.

Für die hier vorliegende Arbeit wurde, zumindest im Bezug auf den Waldtypenvergleich, den Berechnungen von KIMMINS (1973) gefolgt und eine Anzahl der Replikate von nicht unter 30 gewählt, wie in Kapitel 4.1 näher beschrieben wird.

2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen der hier vorgestellten Arbeit fanden in den Anden, genauer in einem Bergregenwald im südlichen Ecuador am Rande des Podocarpus-Nationalparks statt.

2.1 Die Anden

Der Gebirgszug der Anden ist der längste zusammenhängende Gebirgszug der Welt und erstreckt sich über fast 7500 km von Kolumbien/Venezuela bis nach Feuerland in Südchile. Mit ca. 60 Millionen Jahren sind die Anden ein recht junges Gebirge. Sie sind aus paläozoischen und präkambrischen Gesteinen aufgebaut (SAUER 1971). Hier befinden sich die höchsten Vulkane der Welt. Zu den aktivsten Vulkanen der Anden zählen der Cotopaxi (5897 m NN), der Tungurahua (5010 m NN), der Pichincha (4784 m NN) und der Reventador (3562 m NN), alle in Ecuador gelegen. Auch sind jederzeit Erdbeben zu erwarten. Die Anden erheben sich heute noch bis zu 1 mm pro Jahr. All dies liegt in der Verschiebung der Südamerikanischen Platte über die Nazca-Platte begründet. Dabei haben sich zwei Höhenzüge innerhalb der Anden ausgebildet, die westlich gelegende „Cordillera Occidental“ und die östlich gelegende „Cordillera Real“.

2.2 Ecuador

Ecuador hat eine Fläche von 256370 km² und hatte 2003 einer Bevölkerungsdichte von 51 Menschen km⁻² (Weltalmanach 2006). Diese verteilt sich nicht gleichmäßig über das Land. Das Andenhochland (Sierra) ist das am dichtesten besiedelte Gebiet des Landes, mit der Hauptstadt Quito und vielen weiteren großen Städten (Ibarra, Riobamba, Ambato, Cuenca, Loja etc.). Dieses Gebiet gilt auch als das zuerst, wahrscheinlich durch die Inka, besiedelte Gebiet Ecuadors. Der höchste Berg Ecuadors ist der Chimborazo mit 6267 m NN. Das östliche Gebiet Ecuadors (Oriente) gehört zum Amazonasbecken und ist wahrscheinlich wegen des tropischen Tieflandklimas am wenigsten dicht besiedelt. Der Küstenstreifen westlich der Anden (Costa) ist gekennzeichnet durch Agrarflächen und Fischerei an den Küsten. Hier liegt auch die größte Stadt Ecuadors, Guayaquil, mit fast 2 Millionen Einwohnern, die als wichtigste Hafenstadt des Landes gilt. 91,6 % der Bevölkerung sind Katholiken. Spanisch ist die meist verbreiteste Sprache. Besonders im Oriente gibt es aber noch Reste von indianischen Sprachen und indigenen Religionen.

Die Wirtschaft des Landes wies 2004 ein BIP-Wachstum von 6 % auf 30 % der Staatseinnahmen werden durch den Export von Öl erwirtschaftet, das durch Pipelines aus dem Amazonasgebiet über die Anden an die Küste gepumpt wird. An Bodenschätzen sind Erdöl, Erdgas und Gold zu finden. In der Sierra wird hauptsächlich Mais und Weizen angebaut, in dem Küstenstreifen Bananen. Ecuador

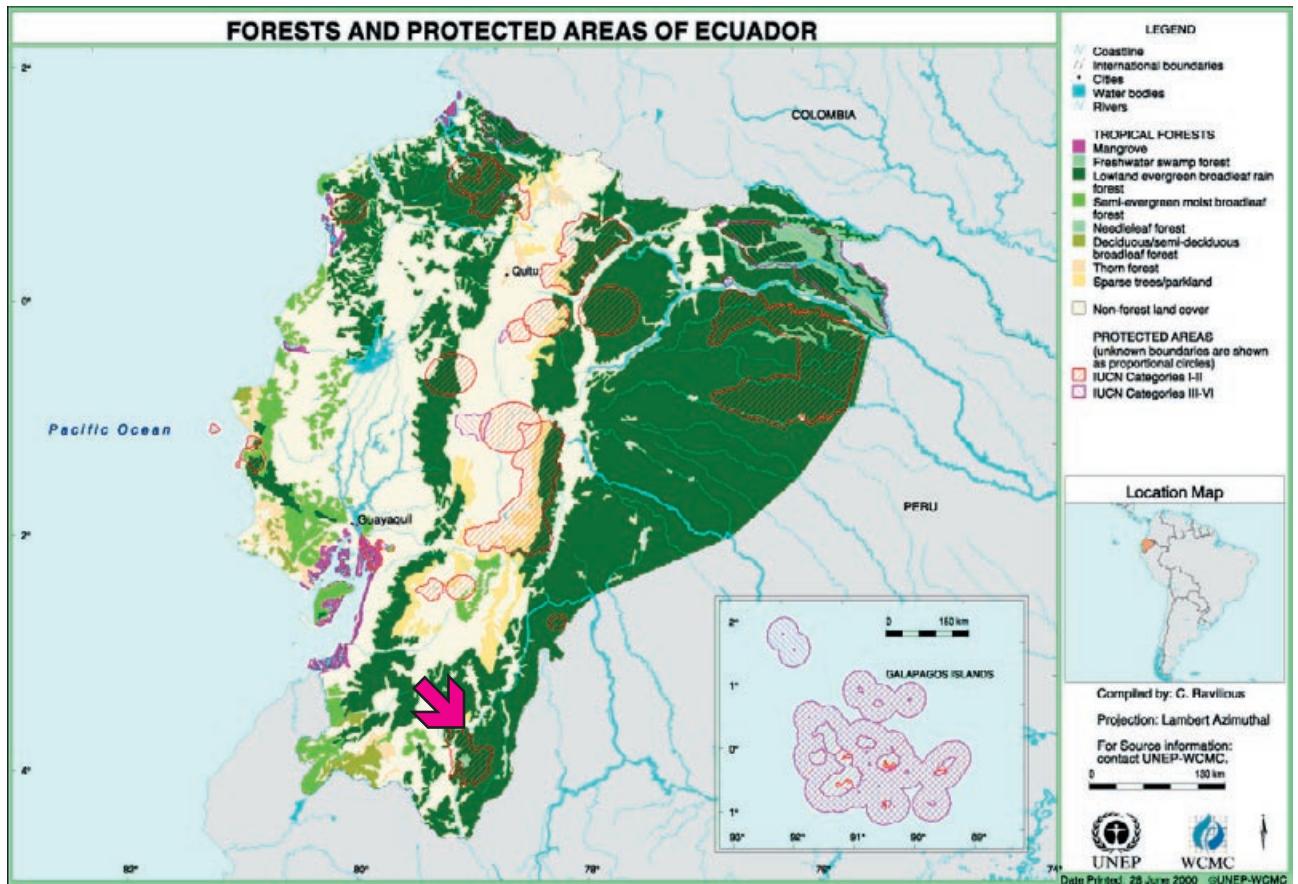


Abbildung 2.1: Übersichtskarte von Ecuador. Der Pfeil zeigt die Reserva San Francisco (RSF) bei den Koordinaten $3^{\circ}58' S$ und $79^{\circ}4' W$ (Karte von <http://www.unep-wcmc.org/forest/ecu.gif>).

gilt als der größte Bananenexporteur der Welt. Ebenso gehören auch Kaffee, Baumwolle, Zuckerrohr etc. zu den wichtigen Agrarprodukten. Bis zu 4 % des ecuadorianischen Außenhandels wird durch Krabbenexport bestritten. Auch die Holzindustrie hat an Bedeutung gewonnen. Im Jahre 2005 lag die Bewaldung des Landes bei 39 % (FAO 2006). Die ecuadorianische Entwaldung belief sich zwischen 1990 und 2000 auf 1,2 % (Weltalmanach 2006). Für die Periode von 2000 bis 2005 stieg die Entwaldungsrate auf 1,7 % (FAO 2006). Danach liegt die Entwaldung prozentual am höchsten in ganz Südamerika. Eine detailliertere Beschreibung der Entwaldung in Ecuador und deren Begründung sind bei MOSANDL et al. (2008) zu finden.

Nach MYERS et al. (2000) gehört Ecuador zu den 25 „hotspots“, also artenreichsten Gegenden der Erde, in denen auf 1,4 % der weltweiten Landfläche 44 % alle Gefäßpflanzenarten vorkommen.

2.3 Die Reserva San Francisco

Im Süden des Landes ist die Provinzhauptstadt Loja gelegen. 35 km östlich von Loja in der Provinz Zamora Chinchipe liegt das Untersuchungsgebiet der „Reserva San Francisco“ (RSF) mit der Forschungsstation „Estación Científica San Francisco“ (ECSF) ($3^{\circ}58' S$, $79^{\circ}4' W$). Direkt anschließend in südlicher Richtung liegt der Podocarpus-Nationalpark. Das Forschungsgebiet ist an der östlichen

Andenabdachung in einem nach nord-nordost ausgerichteten Tal gelegen. Insgesamt umfasst es einen Höhengradienten von 1800 m NN am Fluss San Francisco bis zu 3160 m NN. Das Gebiet ist gekennzeichnet durch viele tiefeingeschnittene Täler, steile Hänge und viele Rutschungen (STOYAN 2000). Mit acht bis zehn humiden Monaten im Jahr ist das Gebiet als semi- bis subhumid einzustufen (RICHTER 2003). Die regenreichsten Monate sind April bis August. Der November gilt als der heißeste und trockenste Monat.

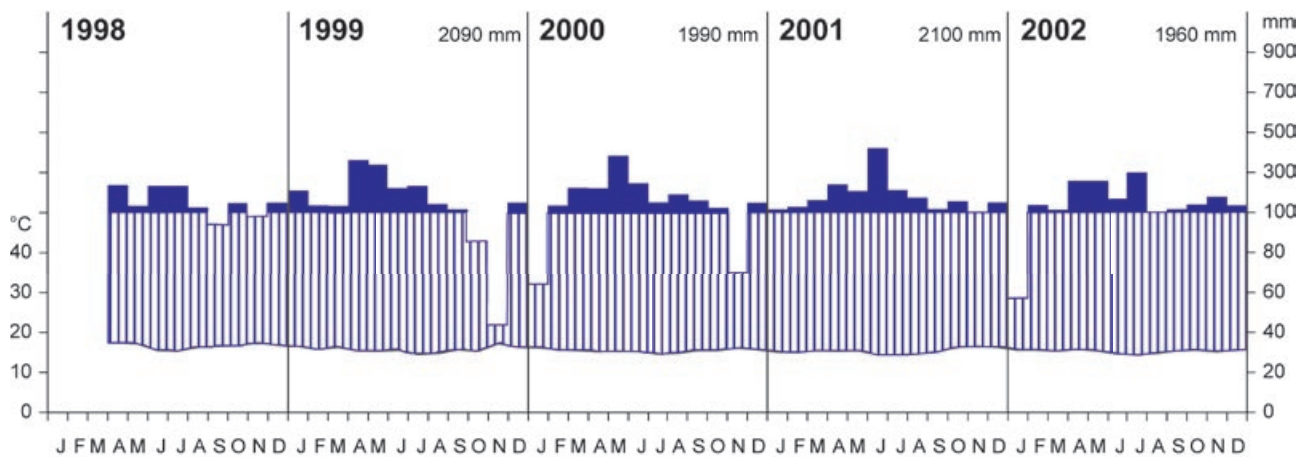


Abbildung 2.2: Klimatogramm der Jahrgänge 1998 bis 2002 an der Klimastation an der RSF (HOMEIER 2004 nach Daten von EMCK 2007).

Die Vegetation kann nach BALSLEV & ØLLGAARD (2002 „bosque siempreverde montano“) und VALENCIA et al. (1999 „bosque de neblina montano“) als tropischer montaner Bergregenwald bezeichnet werden. Nach FRAHM & GRADSTEIN (1991), die die Klassifizierung der Vegetationszonen über das Bryophytenvorkommen vornahmen, kann sie als ‚lower‘ und ‚upper‘ Bergregenwald bezeichnet werden. In diesem Untersuchungsgebiet fanden eine Vielzahl von Forschungsprojekten im Rahmen der DFG Forschergruppe 402 statt (BECK & MÜLLER-HOHENSTEIN 2001). Als ein zusammenfassender Bericht kann die Publikation „Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador“ (BECK et al. 2008a) gesehen werden. Besonders in dem einleitenden Kapitel (BECK et al. 2008b) sind detaillierte Beschreibungen zu Geologie, Geomorphologie, Klima und Biogeographie zusammengestellt, auf die an dieser Stelle nur kurz eingegangen werden soll.

Die Böden können als sehr sauer eingestuft werden. Typisch sind Cambisole, die recht junge und schwach verwittert sind und bei denen die Erosion dem Alterungsprozess des Bodens entgegenwirkt, und Regosole, die mitunter auch tiefgründig sind können. Erdbeben sind charakteristisch für das Untersuchungsgebiet, was sich auch in der hohen Heterogenität der Böden widerspiegelt. Stellenweise können auch Histosole gefunden werden, die besonders in den Monaten Mai bis August wassergesättigt sind (BECK et al. 2008b, ZECH & HINTERMAIER-ERHARD 2002).

Eine genauere Betrachtung des Klimas, die für diese Arbeit relevant ist, wird in BENDIX et al. (2008a & b) gegeben. Eine Zusammenstellung der Pflanzenarten ist bei HOMEIER & WERNER (2008) und HOMEIER et al. (2008) zu finden. Eine Bewertung, ob dieses Gebiet als „hot spot“ zu bezeichnen ist, ist bei BREHM et al. (2008) zu finden.

3. Allgemeine Gesichtspunkte der Versuchsansätze

Wie zu Beginn der Einleitung angesprochen, soll versucht werden, die Kronenstruktur, den Bestandesniederschlag und die Verteilung der Bodenparameter in eine Argumentationskette zu bringen. Ohne dem Methodenteil vorzugreifen, ist festzustellen, dass die Erfassung dieser Parameter den Schwerpunkt dieser Arbeit darstellt. Allerdings waren noch weitere Untersuchungen nötig, um die Argumentationskette zu schließen. Hierzu zählen besonders Laboruntersuchungen über die Beschaffenheiten einzelner, exemplarisch ausgesuchter Arten und Transektuntersuchungen an manipulierten Kronen.

Wie in der Einleitung erwähnt, hätte schon nach den Publikationen von BUCHENAUER (1883) und HOMEYER (1883) die grundlegende Idee zu dieser Arbeit entwickelt werden können. Allerdings ist bislang keine Studie bekannt, die diese Parameter in einem tropischen Bergregenwald in direkten räumlichen Zusammenhang stellt.

Vorausgehend der eigentlichen Untersuchungen mussten zunächst einige Fragen gestellt werden, die als gedanklicher Leitfaden durch diese Arbeit dienen sollen:

- Mit welchen Parametern kann die **Krone** beschrieben werden?
- Wie heterogen ist der **Kronenraum** über der Fläche, aber auch über die Zeit?
- Hat die **Kronenstruktur** einen Einfluss auf die Verteilung des **Bestandesniederschlags**?
- Haben unterschiedliche **Arten** einen unterschiedlichen Einfluss auf den **Bestandesniederschlag**?
- Hat die Verteilung des **Bestandesniederschlags** auch Konsequenzen für die **Bodennährstoffe**?
- Ist die **Heterogenität** der gemessenen Parameter im **Vergleich** zueinander gleich?
- Ist die **Heterogenität** der gemessenen Parameter in **verschiedenen Wäldern** vergleichbar?
- Steht die **Heterogenität von Kronenstruktur und Bestandesniederschlag** im Zusammenhang mit der **Diversität der Bäume** in unterschiedlichen Wäldern?

Aus diesen Fragen und dem in der Einleitung vorgestellten Stand der Forschung können folgende konkrete Hypothesen abgeleitet werden:

1. Die Kronenstruktur verändert sich dynamisch über die Jahre, allerdings ist die räumliche Heterogenität der Kronenstruktur weitaus größer als deren zeitlichen Veränderungen.

Der Kronenraum ist nicht starr, sondern verändert sich mit der Zeit. Die zeitliche Dynamik der Kronenstrukturparameter trägt dabei weniger zur Vielfalt des Kronenraums bei als die räumliche Verteilung der Kronenraumparameter.

2. Die Verteilung des Bestandesniederschlags wird bestimmt durch die Kronenstruktur. Die gemessenen Parameter reichen aus, um die Verteilung des Bestandesniederschlags vorherzusagen.

Wenn Regen den Kronenraum passiert, sollten bestimmte Strukturparameter einen entscheidenden Einfluss auf die Verteilung des Bestandesniederschlag haben. Es sollten also Bestandesstrukturparameter zu finden sein, mit denen sich der Bestandesniederschlag in angemessener Genauigkeit vorhersagen lässt.

3. Qualität und Quantität des Bestandesniederschlags wird entscheidend von den Baumarten bestimmt. Artspezifische Unterschiede lassen sich identifizieren.

Die Benetzbarkeit der Blattoberflächen als auch die Auswaschraten an Nährstoffen sollten bei unterschiedlichen Arten nachweisbar verschieden sind. Besonders die Zusammensetzung der Nährstoffauswaschungen sollten sich im Bestandesniederschlag identifizieren lassen.

4. Die Verteilung und Heterogenität des Bestandesniederschlags und seiner Nährstoffe bestimmt auch die Verteilung und Heterogenität der Nährstoffe in den oberen Waldbodenschichten.

Ein Großteil der Nährstoffe wird nicht über den Streufall, sondern über die Nährstoffauswaschung mit dem Bestandesniederschlag in den Boden eingetragen. Die Bodenbeschaffenheiten hängen von der Vegetation ab, die diesen Boden bildet. Über die Lebensdauer eines hochgewachsenen Baumes sollten auch die Muster des Nährstoffeintrags relativ konstant bleiben und somit auch einen signifikanten Einfluss auf den Boden ausüben.

Wenn sich diese Hypothesen bestätigen, sind die Verteilung des Bestandesniederschlags und der Parameter des Oberbodens von der Kronenstruktur abhängig. Wenn nun verschiedene Waldtypen mit unterschiedlicher Kronenstruktur und Artzusammensetzung verglichen werden, sollten auch Unterschiede in der Heterogenität von Bestandesniederschlag und Bodenparametern festzustellen sein.

5. Verschiedene Waldstrukturtypen können durch die verschiedenen Verteilungen oder Heterogenitäten der abiotischen Parameter voneinander unterschieden werden.

Die botanisch durch die Artenzusammensetzung differenzierbaren Bestände sollten sich auch durch abiotische Faktoren eindeutig voneinander trennen lassen. Wenn die einzelnen Arten unterschiedlichen Einfluss auf die Bestandesniederschlagszusammensetzung nehmen, muss auch der Bestandesniederschlag in Beständen unterschiedlicher Artzusammensetzung verschieden sein.

Wenn es gelingt diese Hypothese zu bestätigen, kann im Umkehrschluss auch angenommen werden, dass die Diversität eines Bestandes sich auch in der Vielfältigkeit seiner Bodenparameter widerspiegelt. Jedes Individuum hat einen spezifischen Einfluss auf seine Umwelt. Je unterschiedlicher diese Einflüsse sind, desto unterschiedlichere Muster greifen ineinander und desto abwechslungsreicher werden diese Einflüsse.

6. Je diverser ein Bestand ist, desto diverser auch die Vielzahl seiner ökologischen Nischen.

Diese Hypothese stellt eine positive Rückkopplung der vorhergehenden dar, aber für den Erhalt der Diversität elementar wichtig. Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Heterogenität der durch die Krone gegebenen abiotischen Faktoren (räumliche Diversität) und der Artzusammensetzung des Bestandes (biotische Diversität). Räumliche und biotische Diversität sollten einen Einfluss auf die Vielfältigkeit der ökologischen Nischen haben, um Diversität zu erhalten.

Diese Hypothese kann hier nicht mit erhobenen Daten über Mortalitäten und Überlebensraten von Keimlingen untermauert werden, da im Rahmen dieser Arbeit leider nicht die Etablierung von Keimlingen untersucht werden konnte. Allerdings erscheint eine theoretische Betrachtung dieser Hypothese auf Grundlage der hier erfassten Daten wichtig, um die Relevanz der hier erfassten Daten einordnen zu können.

4. Material und Methoden

Alle Messungen und Probenahmen im Freiland wurden zwischen September 2001 und August 2004 durchgeführt. Die chemischen Analysen wurden bis Februar 2006 realisiert.

4.1 Die Untersuchungsflächen

Als Voraussetzung der Untersuchungen diente der Vergleich dreier Waldtypen (siehe Abb. 4.1), die nach HOMEIER et al. (2002, detaillierter bei HOMEIER 2004) als Typen Ib (blau), II (grün) und III (rot) definiert werden. Die Untersuchungsflächen waren nach Homogenität und Repräsentativität des jeweiligen Bestandes ausgesucht. In jedem der Waldtypen wurden je drei 20 x 20 m große Flächen markiert. Innerhalb der Untersuchungsflächen wurden die Messpunkte im Raster angeordnet.

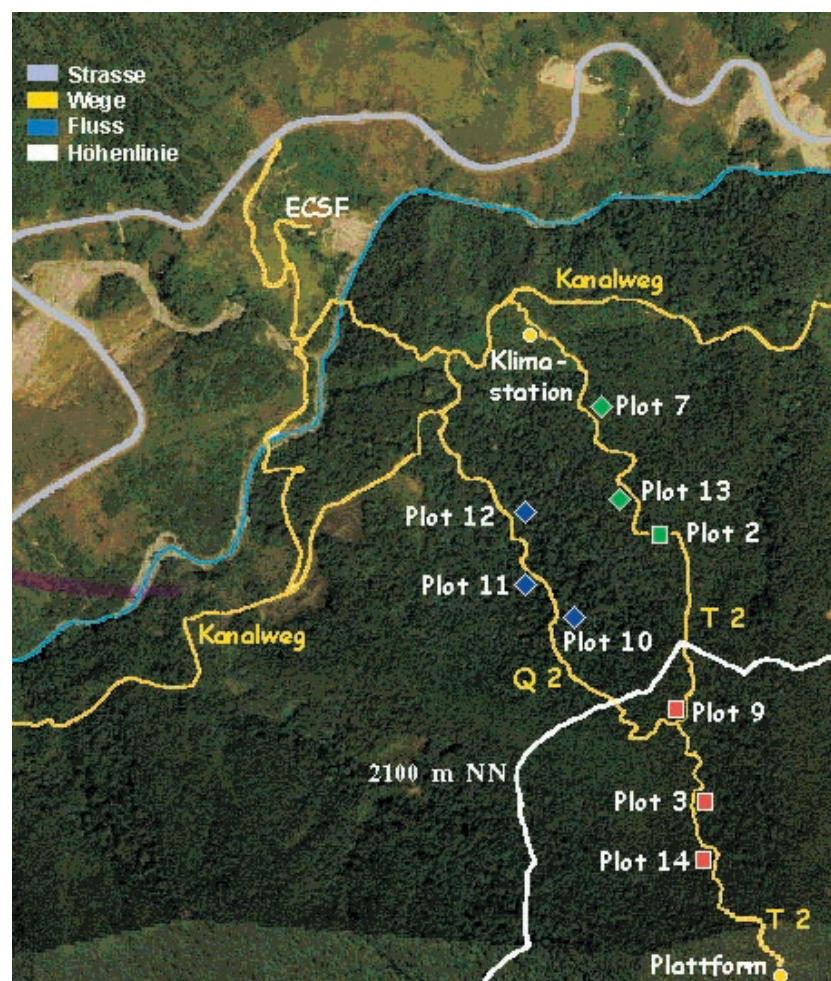


Abbildung 4.1: Karte des Untersuchungsgebietes mit den Positionen der Untersuchungsflächen (Plots) und Freilandmesspunkten. (GIS-Ergänzungen auf einem Luftbild nach STOYAN 2000). Die Flächen des Schluchtwaldes Quebrada 2 / Waldtyp Ib sind blau, des unteren Gratwaldes Transekt 2 / Waldtyp II grün und des oberen Gratwaldes Transektes 2 / Waldtyp III rot dargestellt. Gelbe Kreise stellen die Freilandmesspunkte dar. Der Fluss verläuft auf eine Höhe von ca. 1800 m NN, die Plattform als obere Freilandmesspunkt bei 2275 m NN.

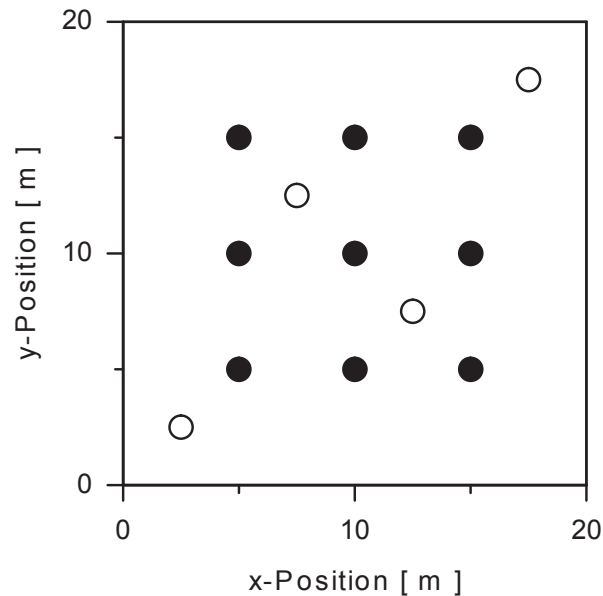


Abbildung 4.2: Positionen der Messpunkte innerhalb der 20 x 20-m-Flächen. Neun Rasterpunkte (gefüllt) in allen Untersuchungsflächen in einem 5-m-Raster und zusätzlich vier (ungefüllt) in je einer Untersuchungsfläche pro Waldtyp.

Somit wurden alle Messungen in einem 5-m-Raster realisiert. Die Messpunkte ergaben sich aus den Schnittpunkten der 5-m-Linien (Abb. 4.2). Zusätzlich wurden in je einer Untersuchungsfläche pro Waldtyp vier weitere Messpunkte definiert, um bessere Voraussetzungen für eine geostatistische Analyse zu schaffen und auch um die Anzahl der Messpunkte pro Waldtyp auf 31 festlegen zu können. In allen Untersuchungsflächen wurden mit einem GPS-Empfänger (Garmin, GPS 12; England) die geographischen Koordinaten und die Höhe über dem Meeresspiegel bestimmt (Tab. 4.1). In den Untersuchungsflächen wurden im Rahmen der Dissertation von Jürgen Homeier (HOMEIER 2004) die Positionen aller Bäume und deren Höhen und Brusthöhendurchmesser (DBH) vermessen. Weiterhin wurden von HOMEIER (2004) die Baumarten und von MATEZKI (in prep.) die Arten der Lianen

Tabelle 4.1: Verzeichnis der UTM-Koordinaten der Freilandmessstationen und Mittelpunkte der Untersuchungsflächen im Wald. Gemessen am 2.11.2002; WGS '84; Zone 17M.

Untersuchungsflächen	Typus	Transekt	Höhe NN [m]	Anzahl der Messpunkte	Ost-West Position	Nord-Süd Position
Klimastation	Freiland	T 2	1950	5	9560586	713798
Plattform	Freiland	T 2	2275	5	9559690	714153
Fläche 10	Waldtyp I(b)	Q 2	2070	9	9560195,5	713857
Fläche 11	Waldtyp I(b)	Q 2	2000	13	9560235,5	713813,5
Fläche 12	Waldtyp I(b)	Q 2	1960	9	9560317,5	713798,5
Fläche 7	Waldtyp II	T 2	1980	9	9560476,5	713888,5
Fläche 13	Waldtyp II	T 2	2050	13	9560372,5	713931,5
Fläche 2	Waldtyp II	T 2	2090	9	9560300	713983
Fläche 9	Waldtyp III	T 2	2150	9	9560063	714001
Fläche 3	Waldtyp III	T 2	2180	9	9559934	714047
Fläche 14	Waldtyp III	T 2	2210	13	9559855	714023

bestimmt. Bilder aller gefundenen Arten sind unter www.visualplants.de hinterlegt (DALITZ 2002, DALITZ & HOMEIER 2004, HOMEIER et al. 2004a). Eine Kurzbeschreibung der Waldtypen nach HOMEIER (2004) ist in Kapitel 5.5.1 zu finden.

4.2 Die Kronenstruktur

4.2.1 Die Vermessungen des Kronenraums

Ergänzend zu den Arbeiten von HOMEIER (2004) wurden oberhalb der definierten Messpunkte die Dicke und Höhe des Kronenraums bestimmt. Dazu wurde über den Messpunkten der erste Kontakt zur Vegetation oberhalb des Unterwuchses und die Bestandeshöhe mit Maßband, Clinometer (Suunto PM-5/360PC; Finnland) und Lasermeter (Leica-Distometer; Deutschland) vermessen und trigonometrisch berechnet. Ebenso wurden die Arten der Bäume identifiziert, deren Kronen direkt oberhalb der Messpunkte lagen.

4.2.2 Die hemisphärische Photographie

Über allen Messpunkten wurden mit einer Nikon-Digitalkamera (Coolpix 990; Japan), die mit einem 180°-Fischaugen-Objektiv-Vorsatz (Nikon FC-E8 x 0.21) ausgestattet war, Photographien gemacht. Dabei wurde darauf geachtet, dass der Bestand stets trocken war und der Himmel eine homogene Bewölkung als Hintergrund aufwies. Es wurde nur photographiert, wenn mit der Hand kein direkter Schatten über dem Objektiv erzeugt werden konnte. Die Kamera war immer automatisch auf die kürzeste Brennweite eingestellt und es wurde ohne Blitz gearbeitet. Eine Unterbelichtung der Bilder, wie von CHEN et al. (1991) vorgeschlagen, wurde nicht vorgenommen.

Das Objektiv mit Kamera wurde in eine Nivellierplatte eingespannt, die diese in ca. 1,25 m Höhe in der horizontalen Ebene fixierte. Mit Hilfe von Markierungen auf dieser Platte konnte die Ausrichtung nach Norden im Nachhinein auf den Bildern bestimmt werden. Weiterhin mussten Angaben über die geographischen Koordinaten, die Höhe über dem Meeresspiegel und das Datum der Aufnahme notiert werden. Mit Hilfe dieser Angaben konnten die Bilder, die nach FRAZER et al. (2001) als TIFF-Dateien abgespeichert werden müssen und nicht als JPG-Dateien komprimiert werden dürfen, mit der Software „HemiView“ (Canopy Analysis Software, Version 2.1 SR1; DeltaT Devices Ltd.; England) bearbeitet werden.

Dieses Programm berechnet aus den Bildern verschiedene Kronenparameter. Dazu gehören die „site factors“ ISF, DSF und GSF, die in Kapitel 1.3 näher erklärt wurden und sich auf die jeweiligen direkte bzw. indirekte Strahlung oberhalb des Bestandes beziehen. Zusätzlich konnten auch prozentuale Strahlungswerte für die direkte und indirekte Strahlung berechnet werden, die sich auf die von „HemiView“ ausgegebenen Werte für die Gesamtstrahlung oberhalb des Bestandes beziehen. Diese Berechnungen wurden angestellt, um eine direkte Vergleichbarkeit der Strahlungswerte zu

erlangen. Weiterhin können folgende Werte berechnet werden: die LAI-Werte, die durchschnittlichen Blattwinkelstellungen, Werte für den „ground cover“, also des Bodenbedeckungsgrads, und „visible sky“-Werte, als Maß für die Kronenöffnungen, um nur die Werte zu nennen, auf die in dieser Arbeit zurückgegriffen werden. Durch variable Azimut- und Zenitwinkleinstellungen (Abb. 4.3) lassen sich die Parameter auch für nur einzelne Segmente des Bildes berechnen. Daher war es möglich, zusätzlich zu den „visible sky“-Werten auch die Kronenöffnungen zu jedem spezifischen Zenitwinkel zu berechnen.

Die Bearbeitung der Bilder und besonders die Einstellung des „threshold“, also der Definition der Abgrenzung zwischen weissen und schwarzen Pixeln auf dem digitalen Bild, sollten auch nach CANHAM et al. (1990) von ein und der selben Person gemacht werden, um subjektive Fehler zu minimieren.

Messungen ergaben, dass das Objektiv insgesamt einen Winkel von 183° abbildete (Abb. 4.4 A). Zur Auswertung herangezogen wurde der innere Teil des Bildes (Abb. 4.4 B), der durch die Sockel der Markierungen definiert wurde (Abb. 4.4 C) und nach Vermessungen genau 180° abbildete.

Im Jahr 2002 wurden über allen Messpunkten Photos gemacht. In den Jahren 2003 und 2004 wurden diese am Transekt 2 wiederholt.

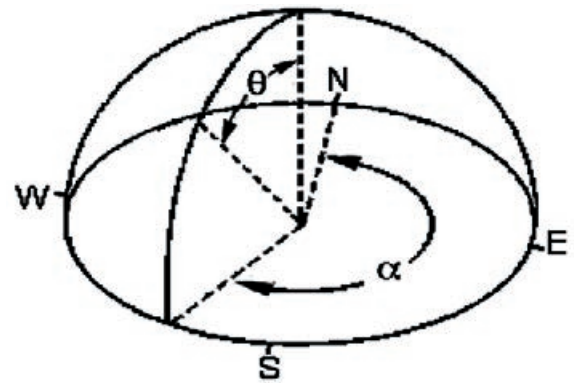


Abbildung 4.3: Definition der Projektionen des 180° -Fischaugen-Objektiv-Vorsatzes: α = Azimutwinkel; θ = Zenitwinkel.

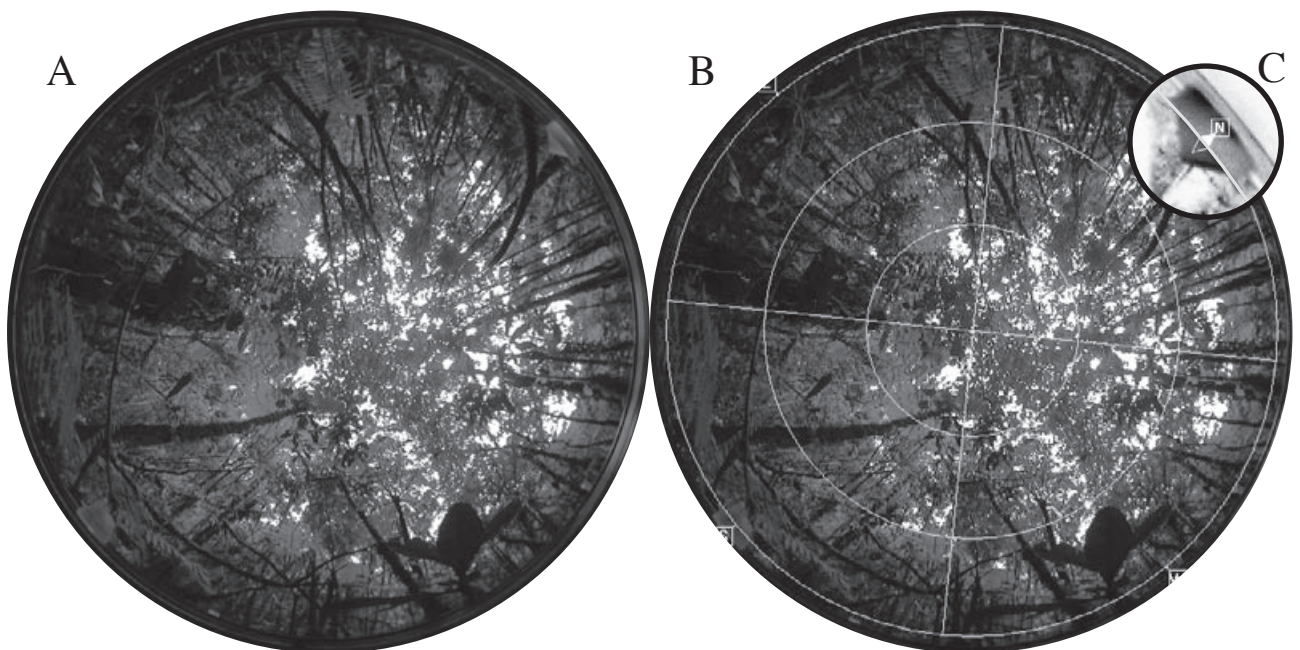


Abbildung 4.4: Beispiel einer hemisphärischen Aufnahme. Zum Originalbild links (A) ist rechts (B) der zur Berechnung herangezogene Bereich markiert. Dieser ist in drei Zenit-(30° -) und vier Azimut-(90° -) Abschnitte eingeteilt. Die Vergrößerung rechts oben (C) zeigt die Definition des zu interpretierenden 180° -Bereichs der Fischaugen-Aufnahme sowie die Markierung zur Einordnung der Himmelsrichtung.

4.3 Das Bestandesklima

Temperatur und Luftfeuchtigkeit konnten in den drei Waldtypen mit Hilfe von insgesamt fünf automatisch speichernden Sensoren (HOBO®H8 Pro RH/Temp; HO8-032-08; Onset Technical Support; Bourne; USA) erfasst werden, die zwischen April 2002 und April 2003 alle 30 min die Messwerte speicherten. Somit konnte ein Jahreslauf des Bestandesklimas erfasst werden. Die Sensoren waren jeweils in 2 m Höhe in den Flächen 7 & 12 (ca. 1970 m NN), 2 & 10 (ca. 2080 m NN) und der Fläche 14 (2210 m NN) installiert (vgl. Abb. 4.1).

4.4 Die Niederschlagsmessungen

Als weitere wichtige ökologische Parameter wurden für diese Arbeit die Freiland- (Kap. 4.4.1) und die Bestandesniederschläge (Kap. 4.4.2) gesammelt, gemessen und analysiert (Kap. 4.7).

Die Regensammler (Abb. 4.5), mit denen die Niederschläge gesammelt wurden, setzen sich aus einem Aufsatz als Spritzwasserschutz, einem Trichter, Schlauch und einem Auffangbehälter zusammen. Verwendet wurden PE-Trichter mit einem Durchmesser von 15 cm. Die Auffangflächen lagen in der Regel ca. 1,2 m über dem Boden. Diese kostengünstige Konstruktion wurde in Zusammenarbeit mit Richard Ulrich von der Werkstatt der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld entwickelt. Die Aufsätze sowie die Halterungen wurden in der Werkstatt der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld hergestellt. Dazu wurde ein 9-cm-PVC-Rohr so angefräst, dass die Auffangfläche eindeutig mit 198,5 cm² definiert werden konnte. Auch die Unterseite der Aufsätze war angefräst, so dass der Aufsatz leicht den darunterliegenden Trichter überlappte. Damit sollte ausgeschlossen werden, dass Wasser, das die innere Aufsatzwand herunterfloss, mittels Kapillarkraft zwischen Trichter und Aufsatz aus dem Sammler entweichen konnte.

An der Unterseite des Trichters war ein Schlauch und ein Schlauchreduktionsstück befestigt. Dazwischen war ein Nylon-Netz (0,5 mm Maschenweite) als Filter gespannt, das etwaigen groben Schmutz aus dem Auffangbehälter heraushalten sollte. Ein weiterer Schlauch unterhalb des Reduktionsstückes endete in einem PVC-Auffangbehälter mit 3,785 l (eine Gallone) Volumen. Alle Flächen, mit denen der zu sammelnde Regen in Kontakt geraten konnte, wurden zu Beginn der Versuchreihe mit ca. 1 %iger Salpetersäure und anschließend mehrfach mit destilliertem Wasser gereinigt. Durch den Gebrauch von Schlauch und Netz konnte die Evaporation aus dem Auffangbehälter auf unter 0,5 % pro Woche reduziert werden (gemessen mit 1000 ml, n = 36). Ein Vergleich zu den Daten einer automatisch registrierenden Kippwaage an der Freilandklimastation ergab eine hohe Korrelation von $r^2 = 0,96$ (ROLLENBECK et al. 2007).

Alle Regenfänger und besonders die Filter wurden bei jedem Beprobieren, mindestens aber einmal die Woche, mit destilliertem Wasser gereinigt. Neben dem Reinigen wurden bei jeder Beprobung das Volumen bestimmt und eine bis zu 100 ml messende Probe genommen. Wenn möglich, wurden 50 ml der Probe gefiltert (Faltenfilter; Typ 595 1/2; d = 90 mm; Schleicher & Schnüll; Deutschland) und

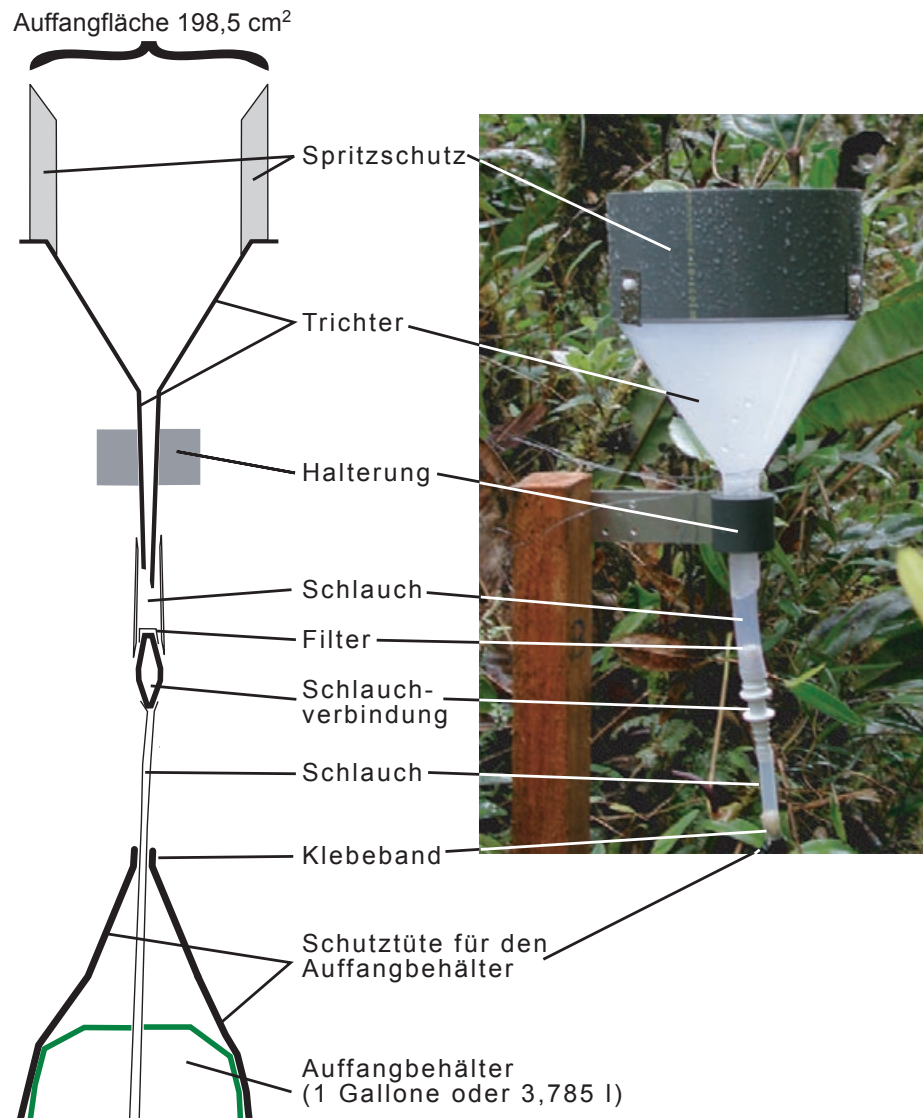


Abbildung 4.5: Skizze und Foto eines der in Zusammenarbeit mit Ulrich Richard aus der Werkstatt der Fakultät für Biologie der Universität Bielefeld entwickelten Regenfängers.

somit für den Transport nach Europa und die chemischen Analysen (Kap. 4.7) vorbereitet. In dem restlichen Teil der jeweiligen Probe wurde immer am gleichen Tag erst die Leitfähigkeit und dann der pH-Wert bestimmt. Diese Messungen wurden in der Regel mit einem Multimeter (MultiLine P4, WTW; Deutschland) durchgeführt; je nach Verfügbarkeit und Funktionstüchtigkeit musste gelegentlich auf andere Multimeter zurückgegriffen werden. Auf eine regelmäßige Eichung der verschiedenen Messgeräte wurde stets geachtet.

4.4.1 Der Freilandniederschlag

Der Freilandniederschlag wurde an zwei Standorten (vgl. Abb. 4.1) mit je fünf Regensammlern gemessen, um eventuelle Ausfälle und Variationen innerhalb der Sammler zu kompensieren. Diese Standorte lagen unterhalb der Versuchsflächen auf 1950 m NN an der zentralen Klimastation der RSF außerhalb des Waldes und oberhalb der Versuchsflächen auf 2275 m NN auf einer eigens errichteten

Plattform in 5 m Höhe direkt über den Baumkronen. Somit konnte der Höhengradient der Messungen ausgeglichen werden. Der Freilandniederschlag wurde von September 2001 bis Dezember 2002 dokumentiert.

Die Niederschlagsmessungen, die auf 1950 m NN erfasst wurden, dienten als Bezugsgröße für die Bestandesniederschlagsmessungen unterhalb 2100 m NN in den Waldtypen I & II; die Niederschlagsmessungen auf 2275 m NN dienten als Bezugsgröße für die Bestandesniederschlagsmessungen im Waldtyp III, also oberhalb von 2100 m NN. Diese Beziehung wurde eingeführt, da meteorologische Untersuchungen eher auf eine Sprungschicht bei etwa 2100 m NN deuten als auf einen kontinuierlichen Anstieg der Regenmenge mit zunehmender Höhe NN (persönliche Kommunikation mit Dr. R. Rollenbeck). Dies wird allerdings in den Kapiteln 5.4.2 und 6.4.1 kritisch betrachtet.

4.4.2 Der Bestandesniederschlag

4.4.2.1 Rasterbezogene Messungen

Im Zeitraum zwischen Oktober 2001 bis Dezember 2002 wurden in allen neun Untersuchungsflächen, also an allen 93 definierten Messpunkten im Wald, der Bestandesniederschlag gesammelt, gemessen und später analysiert. Dazu wurden alle Sammler in der Regel im Wochenrhythmus beprobt. Nach besonders starken Regenereignissen, gerade in den Monaten April bis Juli, mussten auf Grund der begrenzten Auffangvolumen der Behälter die Messintervalle verkürzt werden. Für die Auswertung der Daten wurden nur die Proben aus dem Messzeitraum vom 25.11.2001 bis 25.11.2002 herangezogen.

Zusätzlich zu dem Probensatz, der eine kontinuierliche Messung über ein Jahr darstellt, wurde im Oktober 2002 ein weiterer Probensatz genommen. Dieser wurde eingefroren nach Europa transportiert, um einen Umsatz der Inhaltsstoffe zu vermeiden und weitere Analysen durchführen zu können. Der Transport von gefrorenen Proben konnte für die anderen Proben nicht gewährleistet werden.

4.4.2.2 Kronenbezogene Messungen

An zwei weiteren Standorten außerhalb der Untersuchungsflächen wurden Untersuchungen in feinerer Auflösung unternommen. Am Transekt 2 auf ca. 2200 m NN wurde ein Linientransekt mit einem Abstand zwischen den Regensammlern von je 17 cm angelegt. Diese dienten der feineren Differenzierung der Variabilität und der Konzentrationsabhängigkeit des Bestandesniederschlages unter spezifischen Baumarten. Hierzu wurde ein Transekt an einem Standort ausgesucht, der genau unter zwei *Graffenrieda emarginata*-Kronen, unterbrochen durch die Krone eines *Purdiaea nutans*-Baumes, lag. An einer Stelle wurde ein Sammler noch von einem mit Epiphyten bewachsenen Ast abgedeckt. Die Kronen anderer Bäume, die in den Bereich oberhalb der Sammler ragten, wurden temporär durch Wegbinden aus dem Bereich entfernt. Ein weiterer Linientransekt wurden ebenfalls am Transekt 2 auf ca. 1930 m NN angelegt, an dem der Kronenraum nicht manipuliert wurde.

4.5 Die artspezifischen Blattuntersuchungen

Untersuchungen zu artspezifischen Unterschieden, die im Labor der ECSF gemacht wurden, widmeten sich einerseits der Wasserspeicherkapazität an den Blattoberflächen (Kap. 4.5.1) und andererseits den Nährstoffauswaschungen aus den Blättern (Kap. 4.5.2). Das verwendete Blattmaterial wurde jeweils kurz vor den Versuchen frisch, meist unter Zuhilfenahme einer Astschere, im Wald von den Bäumen abgeschnitten, ins Labor gebracht und nochmals unter Wasser geschnitten. Bei der Identifizierung der Arten halfen Jürgen Homeier (HOMEIER 2004) und die Datenbank ‚Visual Plants‘ (www.visualplants.de).

4.5.1 Die Wasserspeicherkapazität

Um die Wasserspeicherkapazität an den Blattoberflächen zu bestimmen, wurden die Blattoberflächen mit Wasser besprüht und festgestellt, wieviel Wasser nötig ist, bis sich ein Tropfen bildet, der vom Blatt tropft. Hierzu wurde zuerst eine Kalibrierung durchgeführt, die ergab, dass ein Sprühvorgang im Mittel einer Wassermenge von 0,176 ml entsprach. Mit dieser Sprühflasche wurde aus 15 cm Entfernung gleichmäßig die Blattoberfläche frischer Blätter besprüht, wie in Abbildung 4.6 schematisch gezeigt. Die Anzahl der Sprühvorgänge, die nötig waren, bis sich der erste Tropfen bildete und das Blatt verließ, wurden gezählt. Die Sprühfläche und Wassermenge wurde auf die Blattflächen verrechnet. In je drei verschiedenen Blattwinkelstellungen (20° , 45° und 80°) wurden jeweils 20 Blätter jeder untersuchten Art besprüht. Die untersuchten Arten waren: *Graffenrieda emarginata* (Melastomata-

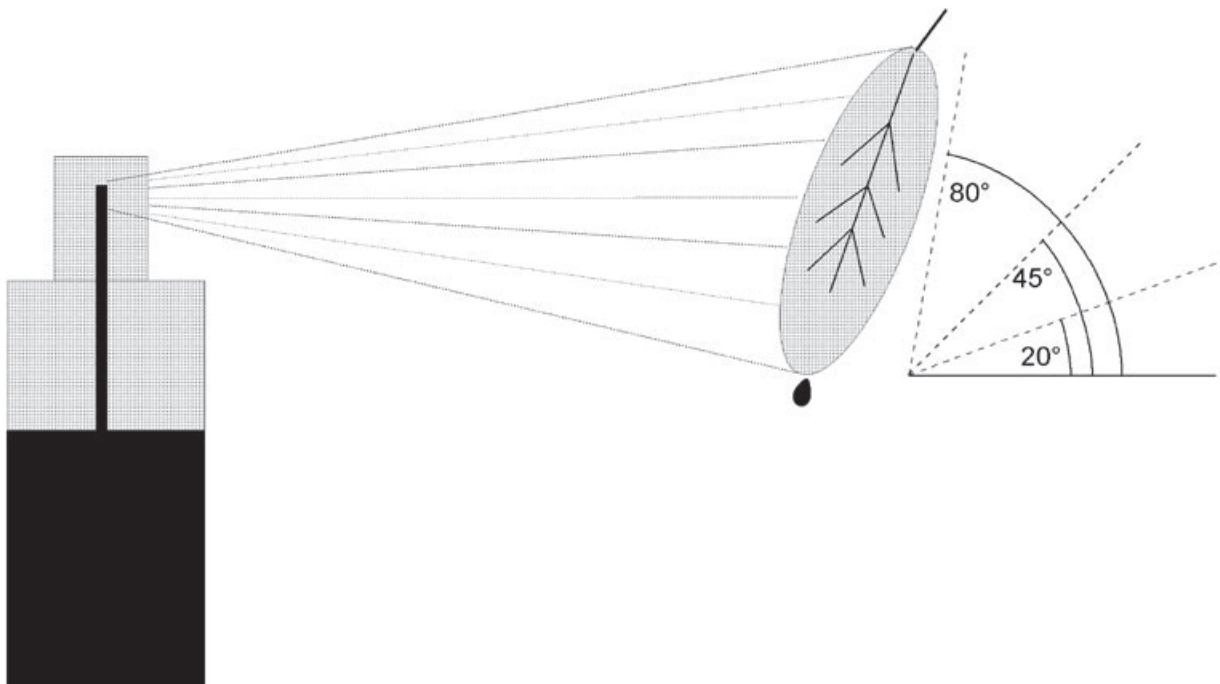


Abbildung 4.6: Schematische Skizze der Versuchsanordnung zur Bestimmung der Wasserspeicherkapazität an Blattoberflächen in verschiedenen Winkelstellungen der Blätter.

ceae), *Heliocarpus americanus* (Tiliaceae), *Isertia laevis* (Rubiaceae), *Piptocoma discolor* (Asteraceae), *Podocarpus oleifolius* (Podocarpaceae), *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae), *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae), *Alchornea grandiflora* (Euphorbiaceae), *Clethra revoluta* (Clethraceae), *Clusia spec.* (Clusiaceae) und *Vismia tomentosa* (Clusiaceae).

4.5.2 Die Nährstoffauswaschung

Um die Raten der Nährstoffauswaschung von einzelnen Blättern zu untersuchen, wurde von C. DALITZ & H. DALITZ (nicht publiziert) ein Semi-Automatisches-Leaching-Simulations-Analyse (SALSA)-System entwickelt (Abb. 4.7). Dieses System wurde erstmals von GUTT (2002) verwendet. In einem dafür konstruierten Behälter konnten Blätter, die noch mit der Pflanze oder dem Ast verbunden waren, eingespannt werden. Der Ast stand dabei in destilliertem Wasser, um einheitliche Versuchsbedingungen zu gewährleisten. Nachdem der Behälter verschlossen wurde, konnte mit Hilfe einer Membranpumpe Wasser durch eine Düse auf das Blatt gesprüht werden. Das Wasser sammelte sich in dem verjüngten unteren Teil des Behälters und wurde von der Membranpumpe wieder angesaugt. Insgesamt wurden 2000 ml Wasser auf das eingespannte Blatt gesprüht. Es hat sich gezeigt, dass 200 ml destilliertes Wasser, das zehnmal auf das Blatt gesprüht und somit angereichert wurde, eine ausreichende Menge Ionen beinhaltet, um bei den Messungen nicht unter der Nachweisgrenze zu liegen. Außerdem wird durch mehrfaches Anreichern das Diffusionsgefälle durch Elementabgabe des Blattes immer kleiner, sodass eine Annäherung an den realen Elementspiegel schneller erreicht werden kann (vgl. LAUSBERG 1935).

Das System musste stets kalibriert werden, um die exakte Menge von 2000 ml Wasser zu erreichen. Hierzu musste die Zeit bestimmt werden, die die Pumpe für dieses Volumen benötigte. Die Zeit variierte je nach Pumpen- und Stromstärke und der Größe der Düse. Ein Waschdurchgang dauerte ca. zwei Stunden. Um einen Effekt der unterschiedlichen Zeiten zu vermeiden, wurden die unterschiedlichen Arten und Versuchsansätze zufällig in ihrer Reihenfolge gemischt. Die Verrechnung der Elementkonzentrationen des destillierten Wassers der Anfangslösung mit der Waschlösung ergab die Menge an ausgewaschenen Elementen. Die Blattflächen wurden gemessen und so konnte der Nährstoffverlust oder Nährstoffaufnahme pro Blattfläche angegeben werden.

Untersuchungen mit dieser Versuchsanordnung wurden schon von GUTT (2002), KRETSCHMER (2003), RASCHE (2003) und KLIPPEL (2004) durchgeführt; ähnliche Versuchsanordnungen sind bei LOVETT & SCHÄFER (1992) oder bei MULLIGAN (2009 in press) beschrieben.

Zu diesen Versuchen wurden Bäume ausgesucht, die im Untersuchungsgebiet vorkamen und über den Höhengradienten des Vorkommens der jeweiligen Art verstreut lagen, um eine repräsentative Auswahl zu gewährleisten. Von diesen Bäumen wurden Äste abgeschnitten und zur Untersuchung ins Labor der ECSF gebracht. Für jeden Waschdurchgang wurde ein Ast frisch abgeschnitten.

An folgenden Arten konnten die Artunterschiede untersucht werden: *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae), *Heliocarpus americanus* (Tiliaceae), *Isertia laevis* (Rubiaceae), *Piptocoma*

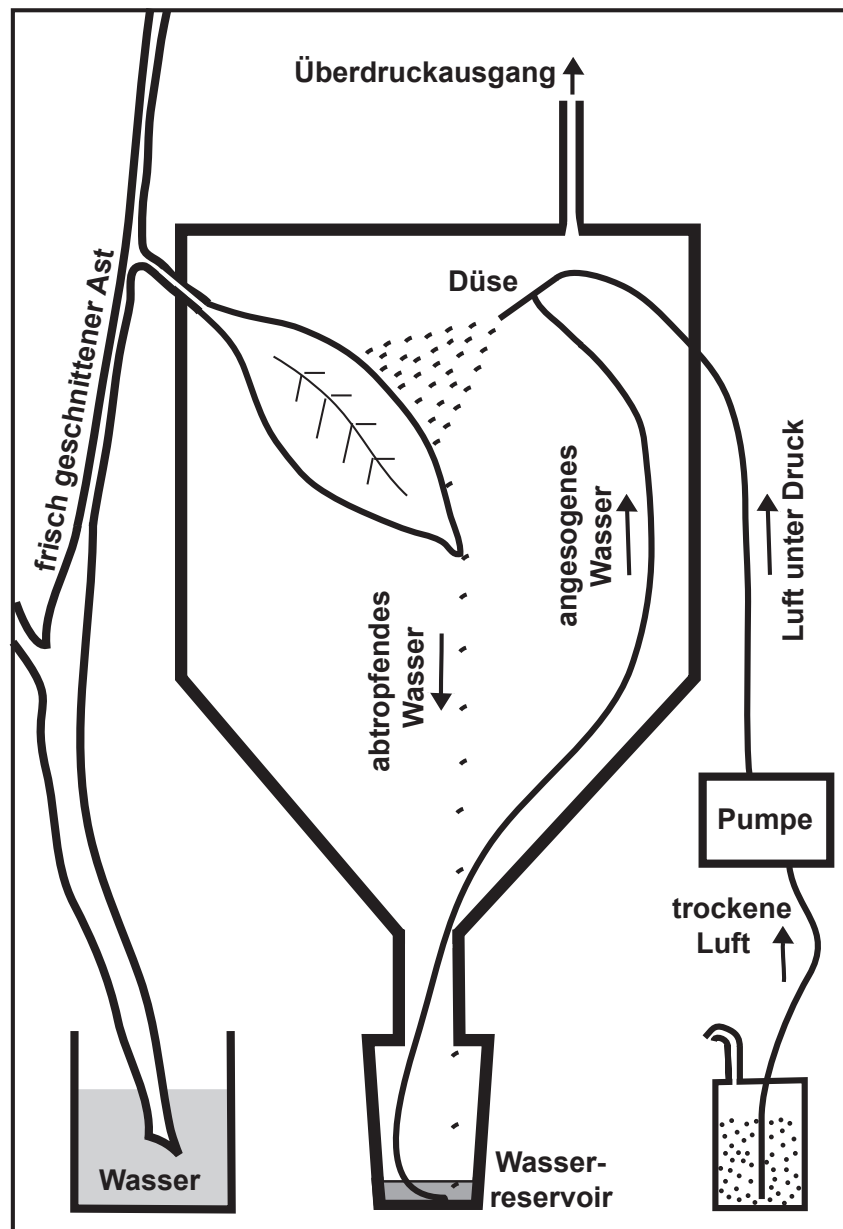


Abbildung 4.7: Schematische Skizze des SALSA-Systems und der Versuchsanordnung zur Untersuchung der Auswaschraten von Blättern. Ein frisch geschnittener Ast wird in Wasser gestellt und ein oder mehrere Blätter werden in den Behälter eingespannt und dieser verschlossen. Eine Pumpe, die Luft über ein Gefäß, gefüllt mit getrocknetem Silica Trockengel, ansaugt, drückt die Luft durch eine Düse. Dabei wird Wasser aus dem 200-ml-Wasserreservoir im Auffangbehälter angesogen und in feinen Tröpfchen auf das eingespannte Blatt gesprüht. Das Wasser tropft wieder in den Auffangbehälter. Dieser Vorgang wird zehnmal wiederholt. Dabei können sich Ionen in dem Wasser anreichern, die nach Versuchsende in der so entstandenen Lösung nachgewiesen werden können.

discolor (Asteraceae), *Podocarpus oleifolius* (Podocarpaceae), *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae) und *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae). Die Arten wurde so ausgesucht, um ein möglichst weites Spektrum aus unterschiedlicher Familien und Blatttypen häufig vorkommender Baumarten zu repräsentieren.

Drei Aspekte der Nährstoffauswaschung wurden untersucht: Einmal wurden die Unterschiede zwischen den Arten untersucht, einmal die Unterschiede zwischen jungen und reifen Blättern bestimmt und weiterhin wurde der Einfluss der Herbivorie auf die Auswaschraten betrachtet.

Von jeder Art wurden mindestens 20 Blätter untersucht bzw. mindestens 20 Waschdurchgänge durchgeführt. Mit Ausnahme von *Isertia laevis* und *Purdiaea nutans* wurden je Art 10 junge und 10 reife Blätter untersucht. Bei *Purdiaea nutans* konnten die unterschiedlich alten Blätter nicht separat in das System eingespannt werden, ohne dass größere Schäden an dem geschnittenen Ast auftraten. Daher wurden 20 Waschdurchgänge an je mehreren Blätter durchgeführt.

Da bei *Isertia laevis* ein starker Herbivoriebefall auffiel, wurden Blätter dieser Art in drei Klassen von Befraß eingeteilt und je 10 Blätter dieser Klassen untersucht.

4.6 Die Bodenuntersuchungen

An allen 93 definierten Messpunkten wurden in 0-10 cm und 10-20 cm Bodentiefe, gemessen unterhalb der Streuaufgabe, Bodenproben entnommen und zunächst luftgetrocknet.

Von diesen luftgetrockneten Proben wurden je 10 g eingewogen und in je 50 ml destilliertem Wasser gelöst. In diesen Lösungen wurden die Leitfähigkeiten und pH-Werte gemessen.

Nach dem ersten Vortrocknen an der Luft wurden die übrigen Teile sämtlicher Proben gesiebt (2 mm Maschenweite) und weiter getrocknet. So präpariert konnten dieser Teil der Proben nach Europa geschickt werden. Die Proben wurden dann im Labor bei 70 °C 24 Stunden getrocknet und unterschiedlich weiterbehandelt. Von jeder Probe wurden jeweils zwei Extrakte erstellt: ein Wasserextrakt, um die Ionenmenge zu bestimmen, die mobil in der Bodenlösung vorliegt, und ein Ammoniumacetatextrakt, um die Mengen der pflanzenverfügbaren Ionen zu bestimmen. In diesen Extrakten wurden anschließend die Elementkonzentrationen bestimmt (Kap. 4.7).

Wasserextrakte

Um einen Wasserextrakt zu erhalten, wurden 10 g des getrockneten Bodens eingewogen und 24 Stunden in 100 ml destilliertem Wasser geschüttelt. Diese 1:10-Lösung wurde filtriert und konnte dann auf ihre Elementgehalte untersucht werden (Kap. 4.7).

Ammoniumacetatextrakte

Für den Ammoniumacetatextrakt wurden 5 g des getrockneten Bodens eingewogen und nach Zugabe von 100 ml NH_4OAc (1:20-Lösung) 30 min geschüttelt. Nach dem Filtrieren konnten in der Lösung die Elementgehalte bestimmt werden (Kap. 4.7).

4.7 Die chemischen Analysen

In den Proben wurden die Konzentrationen von Kalium (K), Magnesium (Mg) und Calcium (Ca) bestimmt. Die Auswahl dieser Elemente wurde getroffen, da es sich um essentielle Nährelemente für die Pflanzen handelt, die verschiedene Größen und Mobilitäten zeigen. K als einwertiges Alkalimetall ist das mobilste Element dieser Reihe. Magnesium und Calcium als Erdalkalimetalle folgen in ihrer Mobilität dieser Reihenfolge. Zur Berechnung der molaren Konzentrationen wurden für K ein Atomgewicht [u] von 39,098, für Mg von 24,305 und für Ca von 40,078 verrechnet.

Als methodische Grundlage der Laborarbeiten, besonders der Elementanalytik, diente die Arbeit von DALITZ (1997) und dessen persönliche Erfahrung und Anleitung im Labor.

Alle Transportgefäße (50-ml- bzw. 100-ml-PET-Weithalsflaschen) wurden vor der Verwendung als Probengefäß zwei mal 24 h in ca. 1,5 % Salpetersäure eingelegt und dann dreifach mit destilliertem Wasser ausgespült und getrocknet, um etwaige Verunreinigungen auszuschließen.

In den gefilterten Proben wurden mit Hilfe der Atom-Absorptions-Spektroskopie (Flammentechnik, Perkin-Elmer 5100) an der Universität Bielefeld die Konzentrationen von K, Mg und Ca gemessen. Dabei wird die Probe in der Flamme eines Luft-Acetylgemisches verbrannt und die Intensität der elementspezifischen Wellenlänge gemessen (HEINRICHS et al. 1985). Diese Messungen wurden dreimal fünf Sekunden durchgeführt und der Mittelwert gebildet. Bei einer Standardabweichung um den Mittelwertes von mehr als 5 % wurden die Messungen wiederholt. Wenn der Messwert oberhalb des gerätespezifischen Messbereichs lag, musste die Probe verdünnt werden. Dabei wurde 1 ml der Probe mit 18 ml destilliertem Wasser und 1 ml (0,4 %) Lanthannitrat als Matrixmodifikation gemischt. Das Lanthannitrat diente der Stabilisierung der Messung (DALITZ 1997). Gegebenenfalls wurde mit destilliertem Wasser weiter verdünnt.

Der eingefrorene Probensatz wurde an die TU Dresden geschickt, um Analysen auf die leicht umsetzbaren Bestandteile im Bestandesniederschlag durchzuführen. Zu Beginn der Messkampagne wurde am BITÖK (Bayreuth) an einigen Proben ein Screening durchgeführt. Auf Grund dieser Messungen wurde in den eingefrorenen Proben die Konzentration von Nitrat, Ammonium, organischen Stickstoff (organisch. N), Phosphat und Gesamtphosphor (P), Mangan (Mn), Kupfer (Cu), Rubidium (Rb), Strontium (Sr) und Blei (Pb) bestimmt.

Die Elementkonzentrationen in den Bodenextrakten wurden an der Universität Hohenheim an der Landesanstalt für landwirtschaftliche Chemie an einem ICP-Spektrometer (inductively coupled plasma spectrometer; Varian; Vista-Pro; CCD-Simultaneous; ICP-OES) gemessen.

4.8 Die statistischen Auswertungen

Wie zu erwarten, sind die aufgenommenen Daten und Werte (x) nicht homogen und einheitlich. Die Mittelwerte (\bar{x}) zeigen nur eine eingeschränkte Perspektive des Datensatzes. Die Standardabweichung (SD; standard deviation) beinhaltet dabei die Streuung um den Mittelwert (Gleichung 1).

Gleichung 1

$$SD = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

Einmal beinhaltet die Streuung um den Mittelwert eine zeitliche Dimension, für die hier der Begriff der Variabilität benutzt wird. Andererseits ist eine räumliche Dimension vorzufinden, die stets als Heterogenität bezeichnet wird. Diese räumliche Heterogenität ist einer der Schwerpunkte dieser Arbeit. Als Maß der Heterogenität dient neben der SD der Variationskoeffizient (CV; coefficient of variation). Die CVs berechnen sich aus dem 100fachen der SDs dividiert durch die Mittelwerte, wie in Gleichung 2 zu sehen ist.

Gleichung 2

$$CV = \frac{SD * 100}{\bar{x}}$$

Der Vergleich der Heterogenität unterschiedlicher Parameter kann mit den CVs prozentual ausgedrückt werden, da unterschiedliche Skalen und Einheiten normiert werden. Wenn es sich aber um den Vergleich innerhalb eines Parameters auf einer gemeinsamen Skala handelt, sind die SDs ebenso geeignet die Heterogenität auszudrücken, da diese sich nur auf die jeweiligen Mittelwerte beziehen. Um die Heterogenitäten miteinander vergleichen zu können, wird es vorgezogen, einen CV_g (CV um den gemeinsamen Mittelwert) einzuführen, der nicht bezogen auf den jeweiligen Mittelwert berechnet wird, sondern bezogen auf den gemeinsamen Mittelwert \bar{x}_g . Also werden beim Vergleich dreier Mittelwerte \bar{x}_1 , \bar{x}_2 und \bar{x}_3 die SD_1 , SD_2 und SD_3 nicht durch \bar{x}_1 , \bar{x}_2 bzw. \bar{x}_3 geteilt, sondern durch den Mittelwert \bar{x}_g von \bar{x}_1 , \bar{x}_2 und \bar{x}_3 , wie in Gleichung 3 und 4 dargestellt.

Gleichung 3

$$\bar{x}_g = \frac{\bar{x}_1 + \bar{x}_2 + \bar{x}_3}{3}$$

Gleichung 4 a

$$CV_{g1} = \frac{SD_1 * 100}{\bar{x}_g}$$

Gleichung 4 b

$$CV_{g2} = \frac{SD_2 * 100}{\bar{x}_g}$$

Gleichung 4 c

$$CV_{g3} = \frac{SD_3 * 100}{\bar{x}_g}$$

Somit beziehen sich CV_{g1} , CV_{g2} und CV_{g3} auf ein und die selbe Größe und drücken die tatsächliche Verhältnisse der CVs und Variabilitäten zueinander aus. Diese Art der Berechnung des CV_g wird immer ausdrücklich erwähnt und gekennzeichnet, da die CV_g s nur zum Vergleich der Werte, aus denen

der Mittelwert \bar{x}_g gebildet werden konnten, herangezogen werden dürfen und nicht zum Vergleich mit anderen Werten.

Weiterhin wird auch der Standardfehler (SE; standard error) angegeben (Gleichung 5), um zu zeigen, wie groß bei der gegebenen Anzahl an Replikaten (n) der Fehler des Mittelwerts ist.

Gleichung 5

$$SE = \frac{SD}{\sqrt{n}}$$

Um eine räumliche Abhängigkeit der gemessenen Parameter festzustellen, wurden einige Semivariogramme berechnet. Die Entfernungen (x-Achse) werden als eindimensionale Vektoren ausgedrückt, die sich aus der Entfernung jedes einzelnen Messpunktes zu jedem anderen ergeben. Die Varianzen der untersuchten Parameter (y-Achse) ergeben sich aus der Summe der Quadrate der Differenzen zwischen den Parameterwerten (x, y). Die berechneten Semivariogramme sind nach folgender Formel (Gleichung 6) berechnet:

Gleichung 6

$$\gamma(h) = \frac{\sum_{n(h)} (x - y)^2}{2 n(h)}$$

wobei $\gamma(h)$ die Varianz der untersuchten Parameter ausdrückt, die in den Variogrammen auf der y-Achse aufgetragen sind. Für x und y werden die Werte der Parameter eingesetzt. Der Ausdruck $n(h)$ ist die Anzahl der Paare, die sich bei einer Entfernung finden lassen. Aus der Kurve des Semivariogramms kann berechnet werden, ab welcher Distanz die Werte räumlich voneinander unabhängig sind. Dies kann für die Werte bestätigt werden, die oberhalb des „range“ liegen, der den Beginn eines erreichbaren Plateaus der Ausgleichskurve darstellt und als Distanz ausgedrückt wird.

Vor den statistischen Auswertungen wurden immer die Normalverteilung der Daten überprüft und gegebenenfalls transformiert. Besonders bei den Berechnungen der Bestandesniederschlagskonzentrationen traten aufgrund von Messungen unterhalb der Nachweisgrenze häufiger linksschiefe Verteilungen auf, die durch Logarithmierung transformiert werden konnten.

Bei der Verrechnung der pH-Werte wurde darauf geachtet, nicht mit der logarithmischen Skala der pH-Werte zu rechnen, sondern stets mit den realen Protonenkonzentrationen.

Unterschiedshypothesen wurden mit einer ANOVA (Varianzanalyse) und einem angehängten post-hoc Scheffé-Test oder einem LSD- (least significant difference-) Test berechnet. Detailliertere Angaben sind in den Abbildungsunterschriften und Tabellenüberschriften der Ergebnisdarstellung aufgeführt.

Im Allgemeinen wird von einem Signifikanzniveau von 5 % ($p\text{-Wert} \leq 0,05$) ausgegangen. Signifikanzen werden in den Abbildungen mit Buchstaben markiert, wobei unterschiedliche Buchstaben signifikante Unterschiede anzeigen, deren Niveau in den jeweiligen Tabellenüberschriften zu finden ist. Die Darstellung der Signifikanzniveaus folgt im Weiteren der Nomenklatur, wie sie in Tabelle 4.2 aufgeführt ist.

Tabelle 4.2: Verwendete Bezeichnungen für die unterschiedlichen Signifikanzniveaus.

p - Werte	Markierung	Textbeschreibung
$p \geq 0,05$	n.s.	nicht signifikant
$p \leq 0,05$	*	signifikant
$p \leq 0,01$	**	hoch signifikant
$p \leq 0,001$	***	höchst signifikant

Die statistischen Analysen wurden mit den Programmen XACT (Version 6.02; SciLab GmbH; Deutschland), STATISTICA ('99 Edition; Version 5.1 M; StatSoft Inc.; Tulsa; USA) bzw. dem Programm R (The R Foundation; <http://www.R-project.org>) berechnet.

5. Ergebnisse

5.1 Die Kronenstruktur und ihre Heterogenität

„Schon die Feststellung der Struktur von tropischen Regenwäldern ist nicht leicht.“ (WALTER & BRECKLE 2004). WELLES (1990) schreibt: „Die Messung oder Beschreibung der Kronenstruktur ist eine Aufgabe, die im besten Falle furchtbar, im schlechtesten Falle unmöglich ist.“. Die Vielfältigkeit der Formen des Kronenraums können in ihrer Gänze kaum erfasst, geschweige denn mit einem einzigen Parameter beschrieben werden.

In diesem Kapitel soll die Kronenstruktur mit den Daten aus der hemisphärischen Photographie und den Vermessungen dargestellt werden (Kap. 5.1). Um die Vielfältigkeit und Unterschiedlichkeit des Kronenraums ausdrücken zu können, muß auch auf die räumliche Heterogenität der erfassten Daten auf den Flächen (Kap. 5.2) und auf die zeitliche Dynamik und Variabilität der Kronenstruktur eingegangen werden (Kap. 5.3).

5.1.1 Die Kronenstrukturbeschreibung

Es ist schwierig, ein vollständiges Bild des Kronenraums zu vermitteln. An dieser Stelle soll die Kronenstruktur mit den Parametern „Bestandeshöhe“ und „Kronendicke“ aus den Vermessungen und den „LAI-Werten“, den „Kronenöffnung“ und den „Strahlungswerten“ aus den hemisphärischen Bildern beschrieben werden. Das unregelmäßige Kronendach von tropischen Regenwäldern (WALTER & BRECKLE 2004) macht es schwierig, selbst einen einfachen Parameter wie z.B. die Bestandeshöhe zu definieren. Die Höhe des Bestandes könnte durch einzelne herausragende Bäume definiert werden. Nach den Vermessungen von HOMEIER (2004) können besonders im Schluchtwald des hier untersuchten Waldes einzelne Baumhöhen von bis zu 35 m gefunden werden. Auch eine Definition der Bestandeshöhe als die mittlere Höhe aller Bäume mit einem DBH > 10 cm, wie sie von HOMEIER (2004) mit 14,7 m im selben Wald bestimmt wurde, ist denkbar. In dieser Arbeit ist der Mittelwert der Bestandeshöhenmessungen an den am Raster orientierten Messpunkten als die durchschnittliche Bestandeshöhe definiert. Auf der Grundlage dieser Definition kann für den gesamten Wald eine durchschnittliche Bestandeshöhe von ca. 12 m mit einem Maximum (Max.) von 27,2 m und einem Minimum (Min.) von 3,3 m angegeben werden. Größere Bestandeslücken waren auf den Untersuchungs-flächen nicht vorhanden (vgl. Kap. 4.1).

Eine Differenzierung dieser Werte erscheint sinnvoll. Im Schluchtwald lag die durchschnittliche Bestandeshöhe mit 18,16 m (Min.: 8,60 m; Max.: 27,20 m) doppelt so hoch wie im Gratwald mit 9,03 m (Min.: 3,30 m; Max.: 15,70 m). Eine genauere Betrachtung der Bestandeshöhen entlang des Höhengradienten im Gratwald ist in Abbildung 5.1.1 dargestellt. Signifikante Unterschiede wurden nicht gefunden. Im Trend nimmt die Bestandeshöhe am Grat mit zunehmender Meereshöhe ab. Die Kronenraumdicke, definiert als die Differenz zwischen der jeweiligen Bestandeshöhe und der Höhe

des ersten Blattes oberhalb der Messpunkte (ohne Unterwuchs), liegt im Schnitt bei 7 m und nimmt im Trend mit der Höhe NN etwas weniger stark ab als die Bestandeshöhe. Die Kronenraumdicke ist im Schluchtwald mit über 14 m doppelt so hoch.

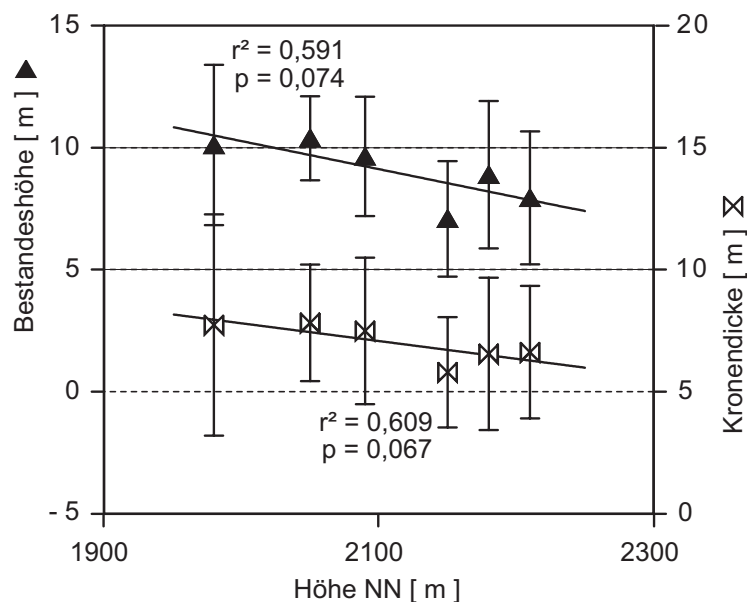


Abbildung 5.1.1: Bestandeshöhe und Kronenraumdicke [m] (\pm SD) gegen die Meereshöhe NN [m] der Untersuchungsflächen im Gratwald (n = 9 bzw. 13). Aus Darstellungsgründen sind die beiden y-Achsen nicht deckungsgleich.

Von dem Programm „HemiView“ wurde ein zusammenfassender LAI-Wert für den gesamten Wald von 2,98 bestimmt. Allerdings wird vom Hersteller des Programms im Handbuch darauf hingewiesen, dass ein Korrekturfaktor nötig ist, der von CHEN et al. (1991) als Klumpungsfaktor eingeführt wurde und abhängig von der Verteilung der Blätter im Raum ist. CHEN et al. (1991) geben einen Klumpungsfaktor von 2x für den von ihnen untersuchten Bestand an, was einen LAI für diesen Bestand von 5,99 ergäbe. Für den hier untersuchten Bestand wurde von OHLEMACHER (2001) ein Klumpungsfaktor von 1,8x ermittelt. Mit diesem Klumpungsfaktor ergibt sich ein LAI von 5,37 über den gesamten untersuchten Bestand, wobei ein LAI von 5,52 für den Schluchtwald und 5,30 für den Gratwald berechnet wurde (vgl. Tab. 5.1).

Zum direkten Vergleich mit Messungen aus der Literatur ist allerdings anzumerken, dass sich die im vorherigen Absatz genannten Werte auf den gesamten 180°-Bereich der hemipharischen Bilder beziehen, also auch den Unterwuchs erfassen und, wie auch bei vergleichbaren Messungen in der Literatur, als Biomasseindex zu interpretieren sind. Die in vielen Studien verwendete Messmethode zur Bestimmung der LAI-Werte basiert auf Messungen mit dem LAI-2000 von LiCor Ing. (www.licor.com). Dabei wird der Zenit (Definition in Abb. 4.3, S. 29) in einzelne Ringe unterteilt, von denen oft nur die inneren zwei, drei oder vier Ringe zur Auswertung herangezogen werden. Diese Ringe entsprechen Zenitwinkeln von 0°-13° für den ersten, 16°-28° für den zweiten, 32°-43° für den dritten und 47°-58° für den vierten Ring (Handbuch LAI-2000; LiCor). Somit sollte ein mittlerer LAI

über den gesamten Azimutsektor innerhalb der Zenitwinkel 28° , 43° oder 58° berechnet werden, um eine Vergleichbarkeit zu gewährleisten. Bei den Berechnungen wurden die Werte in den angegebenen Lücken mit verwendet. In Tabelle 5.1 ist zu sehen, dass für einen Zenitwinkel von 28° , also entsprechend den ersten beiden Ringen des LAI-2000, ein LAI von 4,98 berechnet werden konnte, bei einem Zenitwinkel von 43° (also entsprechend 3 Ringen des LAI-2000) ein LAI von 4,86 und für einen Winkel von 36° , dessen Auswahl sich im weiteren Verlauf dieses Textes erklärt, ein LAI von 4,91 für den gesamten Wald. BENGEL (2003), der in dem selben Wald LAI-Messungen mit einem LAI-2000 von LiCor vornahm, wertete die Daten der ersten vier Ringe aus. Er kam auf einen LAI von 4,69 für das von ihm untersuchte Wassereinzugsgebiet. Was besonders auffällt, ist das unterschiedliche Verhältnis zwischen Grat- und Schluchtwald, obwohl der gleiche Zenitwinkel gewählt wurde. Im Weiteren ist der LAI stets mit dem Klumpungsfaktor 1,8x angegeben, solange nicht ausdrücklich etwas anderes angegeben wird. Welche Methode der LAI-Wertbestimmung verwendet werden sollte, ist stark von der jeweiligen Fragestellung abhängig und wird an späterer Stelle (Kap. 6.1.1) diskutiert.

Tabelle 5.1: Gegenüberstellung der Ergebnisse verschiedener Methoden zur Ermittlung der LAI-Werte []. Zur Berechnung der Werte aus den Bildern wurden nur die angegebenen Zenitwinkelausschnitte des Bildes herangezogen. Angaben über die Ringe sind zur Vergleichbarkeit mit dem LAI-2000 (LiCor) im Text angegeben.

	Wald (gesamt) (n = 93)	Gratwald (n = 62)	Schluchtwald (n = 31)
HemieView: Rohwerte (HemiView) mit Klumpungsfaktor 1,8x (nach OHLEMACHER 2001) 2x (nach CHEN et al. 1991)	2,99 5,39 5,99	2,96 5,33 5,92	3,06 5,52 6,13
Zenitwinkel von 28° (zwei Ringe) 36° 43° (drei Ringe) 58° (vier Ringe)	4,98 4,91 4,86 4,83	5,07 5,00 4,94 4,84	4,81 4,74 4,71 4,81
LAI-2000 nach BENGEL (2003) mit vier Ringen	4,69	4,0	5,8

Wie in Abbildung 5.1.2 dargestellt, nehmen die LAI-Werte im Gratwald mit zunehmender Meereshöhe ab ($r^2 = 0,64$). Als ein weiterer Parameter zur Beschreibung des Kronenraums kann die Blatt-dichte der Krone herangezogen werden. Die Verrechnung der Kronenraumdicke mit dem LAI-Werten kann zu einer Angabe über die Dichte der Blätter im Kronenraum führen. Der Quotient ist angegeben in LAI pro Meter Kronenraum und liegt bei 1,27 im unteren Gratwald (Waldtyp II) und 0,89 am oberen Gratwald (Waldtyp III). Auch die Blatt-dichte pro Meter Kronenraumdicke nimmt mit steigender Meereshöhe NN ab (Abb. 5.1.2). Im Schluchtwald (Waldtyp I) ist die Blatt-dichte mit

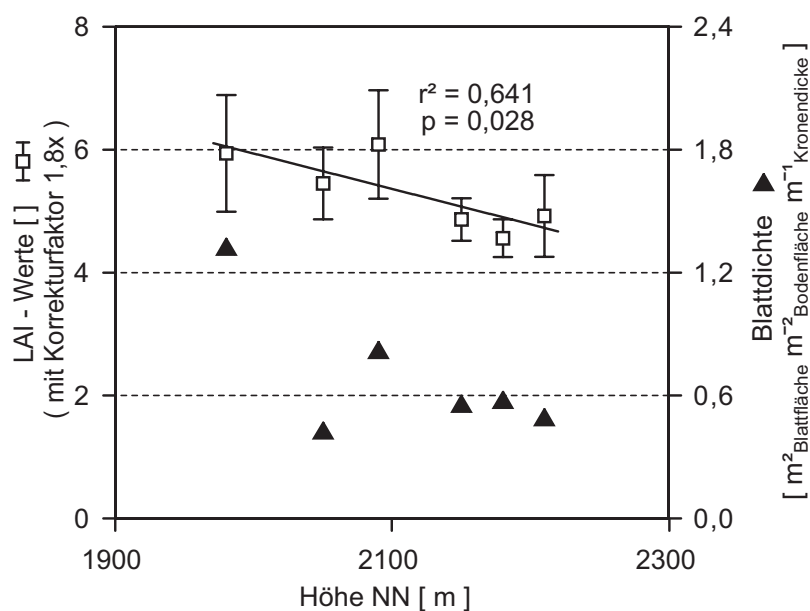


Abbildung 5.1.2: LAI-Werte [] (\pm SD) und Blattichte im Kronenraum (LAI m^{-1} Kronenraumdicke) aufgetragen gegen die Meereshöhe NN [m] für die Untersuchungsflächen im Gratwald (n = 9 bzw. 13).

einem Quotienten von 0,64 besonders niedrig (in Abb. 5.1.2 nicht dargestellt; vgl. Tab. 5.13, S. 88). Die Kronenöffnungen sind ein weiterer wichtiger Parameter, mit dem der Kronenraum beschrieben werden kann. Der „visible sky“-Wert, der vom Programm „HemiView“ berechnet wird (Kap. 4.2.2), ergibt sich aus dem gesamten hemisphärischen Bild, also aus dem gesamten 180°-Bildausschnitt. Somit werden der Unterwuchs und auch die Topographie der Berge mit einbezogen, die in einem Bergregenwald mit starken Hangneigungen auf den Bildern abgelichtet sind. Eine Eingrenzung dieses Wertes für spätere Berechnungen ist notwendig. Durch die Verrechnung des prozentualen Anteils der weissen Pixel mit der Gesamtanzahl der Pixel in jedem Segment der hemisphärischen Bilder können die Kronenöffnungen für jeden beliebigen Zenitwinkelausschnitt bestimmt werden.

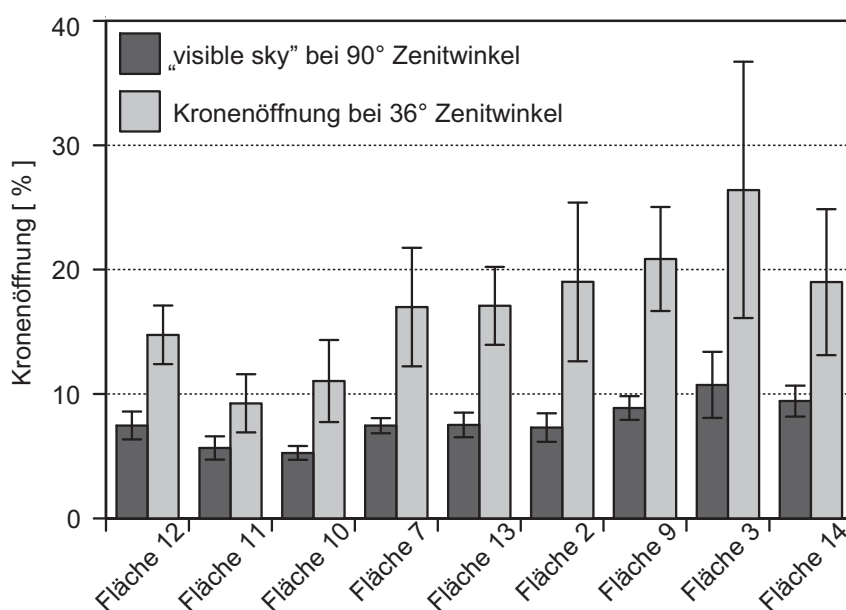


Abbildung 5.1.3: Anteil des sichtbaren Himmels im gesamten Bildausschnitt [%] („visible sky“) und bei einem Zenitwinkelausschnitt von 36° (\pm SD; n = 9 bzw. 13) für alle Untersuchungsflächen.

In Abbildung 5.1.3 sind die Werte „visible sky“ und prozentuale Kronenöffnung bei einem Zenitwinkelausschnitt von 36° für die Untersuchungsflächen angegeben. Im Vergleich sind die prozentualen Kronenöffnungen bei 36° größer und die Variabilitäten der „visible sky“-Werten kleiner. Die ersten drei Untersuchungsflächen liegen im Schluchtwald und zeigen insgesamt eher geringere Kronenöffnungswerte als im Gratwald. Ein statistischer Vergleich dieser Ergebnisse wird im Kapitel 5.5 angestellt.

In Abbildung 5.1.4 A sind exemplarisch für eine Untersuchungsfläche die Kronenöffnungen über alle Zenitwinkelausschnitte in Gradschritten dargestellt. In Abbildung 5.1.4 B sind die CV der Kronenöffnungen aller Messpunkte derselben Untersuchungsfläche aufgetragen. Wie schon in Abbildung 5.1.3 wird ersichtlich, dass je kleiner die Ausschnitte sind, desto höher die Variabilitäten der Kronenöffnungen sind. Der gesamte Ausschnitt beschreibt den Standort der Untersuchungsfläche sehr gut, ist aber nicht mehr spezifisch für den jeweiligen Messpunkt. Ist eine differenzierte Betrachtung der einzelnen Messpunkte von Interesse, sollten möglichst kleine Bildausschnitte zur Auswertung herangezogen werden. Der Zenitwinkel des Ausschnitts, der ausgewertet wird, muss also spezifisch zu jeder einzelnen Fragestellung definiert werden und wird in Kapitel 6.1.1 eingehender diskutiert.

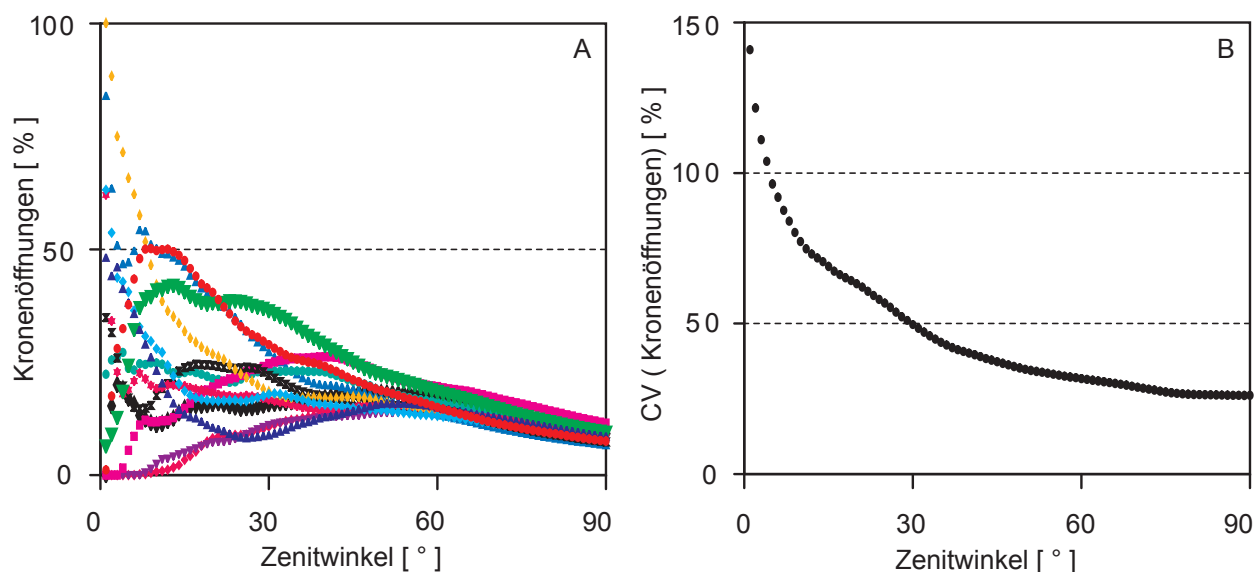


Abbildung 5.1.4 A: Kronenöffnungen [%] bei verschiedenen Zenitwinkelausschnitten [$^\circ$] exemplarisch für die Positionen (in unterschiedlichen Farben) in der Untersuchungsfläche 14; B: Variationskoeffizienten (CV) der Kronenöffnungen [%] der in Abbildung A dargestellten Messpunkte gegen die Zenitwinkel [$^\circ$] der berechneten Kronenausschnitte ($n = 13$).

Ein weiterer Parameter, um die Krone zu beschreiben, ist die Strahlung, die nicht durch die Krone aufgehalten wird und den Boden erreicht. Hierbei muss zwischen diffuser und direkter Strahlung differenziert werden, die beide vom Programm „HemiView“ errechnet werden. Die Lichtmengen bleiben unabhängig von der Gesamtstrahlung im Verhältnis zueinander gleich (Abb. 5.1.5; $r^2 = 0,83$). Leider musste aus Qualitätsgründen ein Bild aus der Analyse herausgenommen werden, weshalb hier nur eine Replikation (n) von 92 dargestellt werden kann.

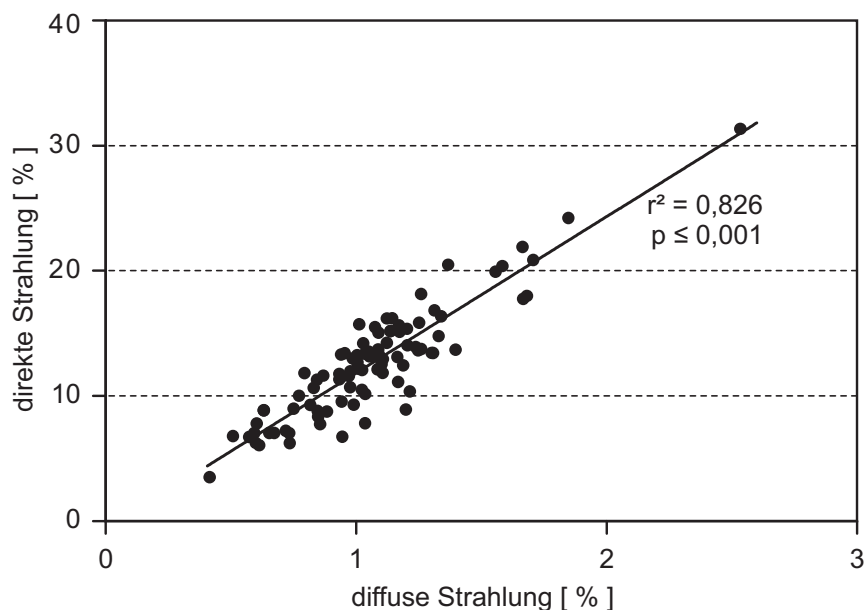


Abbildung 5.1.5: Die Werte der direkten Strahlung sind aufgetragen gegen die der diffusen Strahlung [%] ($n = 92$).

Wie im Folgenden (Abb. 5.1.6) gezeigt werden kann, sind die Lichtmengen der direkten und indirekten Strahlung abhängig von der Kronenöffnung. Die in Abbildung 5.1.6 A gezeigte Korrelation zwischen der Kronenöffnung bei einem Zenitwinkelausschnitt von 36° und der diffusen Strahlung zeigt mit r^2 von 0,74 einen geringeren Korrelationskoeffizienten als bei einem größeren Zenitwinkelausschnitt (für 90° $r^2 = 0,88$). Der Anteil des direkten Lichts (Abb. 5.1.6 B) korreliert allerdings mit den Kronenöffnungen des Gesamtausschnitts ($r^2 = 0,57$) eindeutig schlechter als bei einem kleineren Teilausschnitt (für 36° $r^2 = 0,85$). Die Reflexion des Bestandes ist für die Menge des diffusen Lichts ausschlaggebend, wohingegen die Menge des direkten Lichts abhängig ist von der Kronenöffnung

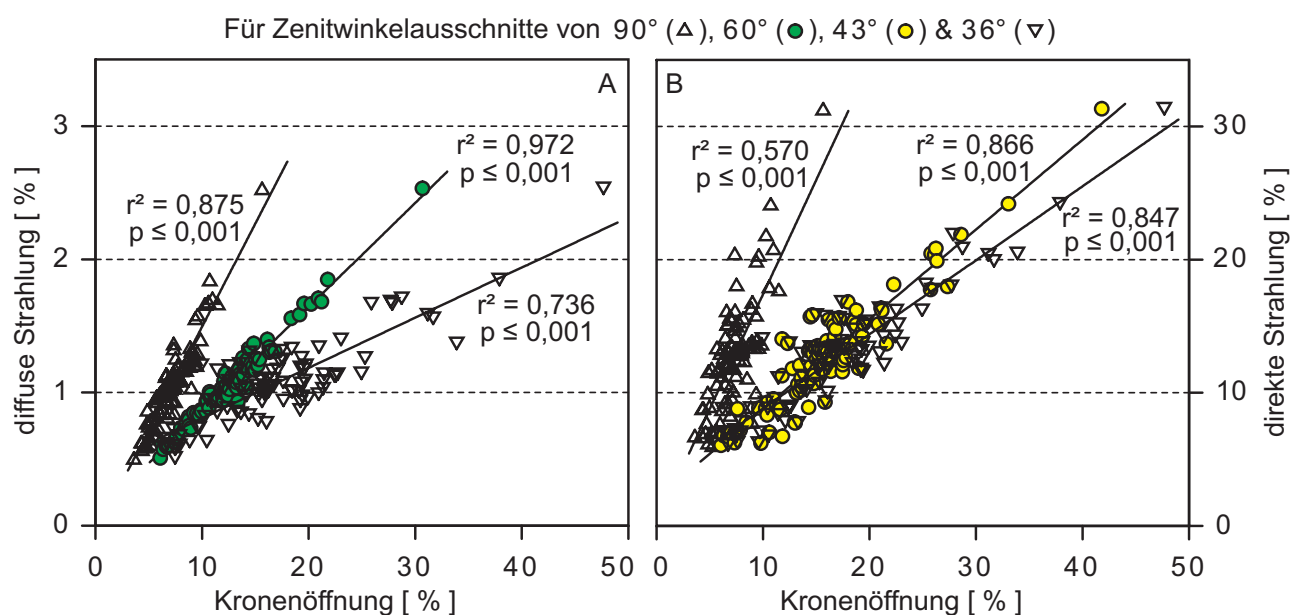


Abbildung 5.1.6: Die Werte der diffusen (A) und direkten (B) Strahlung [%] sind aufgetragen gegen die Kronenöffnungen [%] bei Zenitwinkelausschnitten von 36° und 90° für beide Strahlungsparameter und für die jeweiligen Optima, die für die diffuse Strahlung bei einem Zenitwinkelausschnitt von 60° (A) und für die direkte Strahlung bei einem Winkel von 43° liegen (B); ($n = 92$).

eines kleineren Zenitwinkelausschnitts. Abbildung 5.1.6 beinhaltet weiterhin, dass die Optima der Korrelationen zwischen der Strahlung und der Kronenöffnungen mit einem Zenitwinkel von 43° für die direkte Strahlung ($r^2 = 0,87$) und für die diffuse Strahlung bei einem Zenitwinkel von 60° ($r^2 = 0,97$) unterschiedlich sind.

5.1.2 Die Kronenraumheterogenität

Dass es sich im Kronenraum um ein räumlich sehr heterogenes System handelt, kann anhand der Abbildung 5.1.7 erahnt werden. Wie exemplarisch gezeigt, können sich die LAI-Werte (berechnet aus dem gesamten Bildausschnitt multipliziert mit dem Klumpungsfaktor 1,8x) und die Gesamteinstrahlungsmengen innerhalb von wenigen Metern stark verändern. Die beiden Interpolationsdiagramme sind nicht konträr. Die Gesamtstrahlungsmengen und die LAI-Werte scheinen aber nicht voneinander abhängig zu sein (Abb. 5.1.7 C; $r^2 = 0,003$), wie vermutet werden könnte.

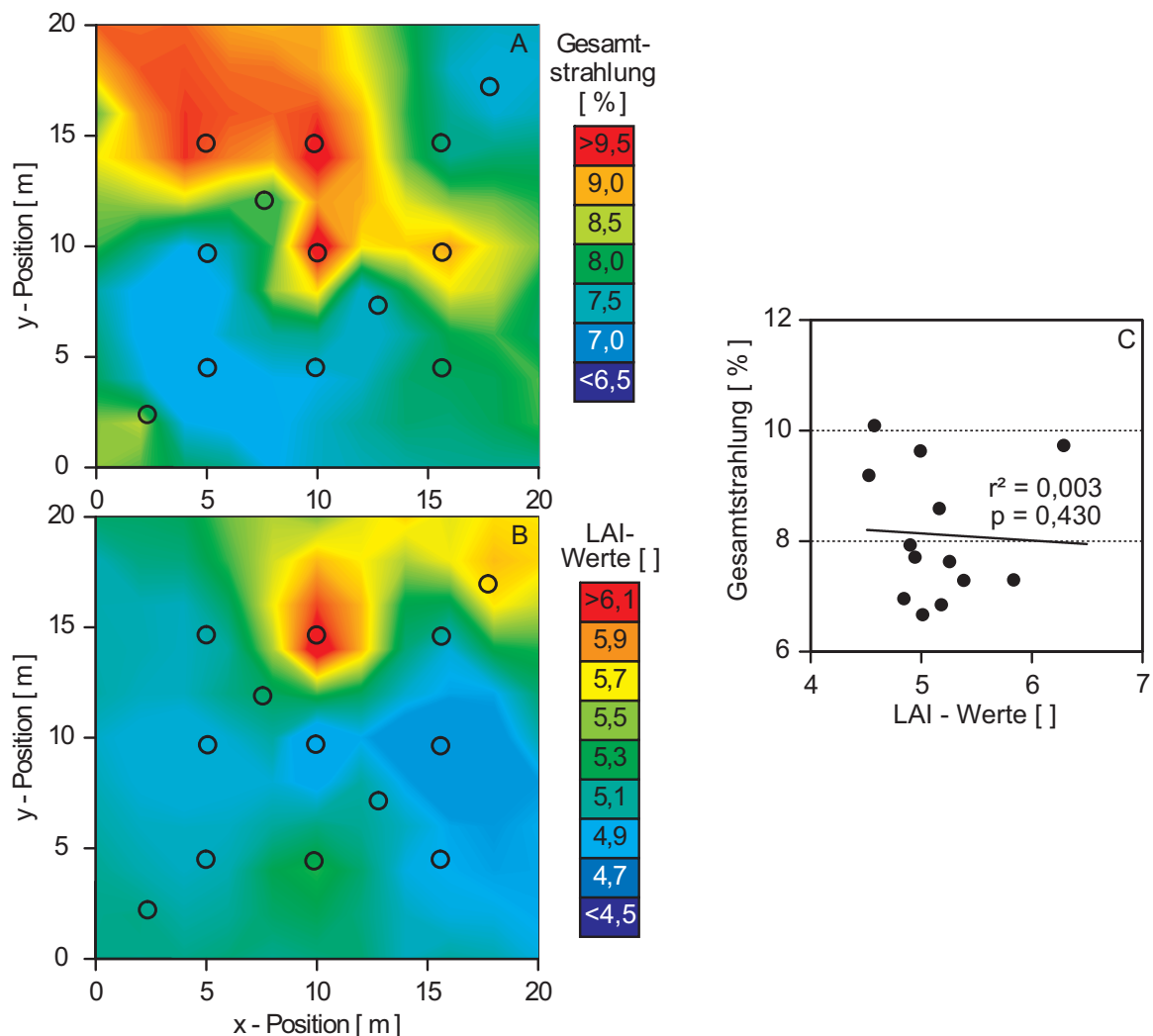


Abbildung 5.1.7: Die räumliche Verteilung der Gesamtstrahlung [%] (A) und der LAI-Werte [] (B) als Interpolationsdiagramm exemplarisch dargestellt für die Untersuchungsfläche 11. Die Kreise in den Interpolationsdiagrammen stellen die Messpunkte dar. Je weiter die Entfernung zu den Messpunkten, desto ungenauer werden die Interpolationswerte. Das Verhältnis der Parameter zueinander (C) zeigt keine Abhängigkeit ($n = 13$).

Der maximale Unterschied zwischen diesen LAI-Werten (ΔLAI) für den gesamten Bestand konnte mit 7,79 bestimmt werden. Betrachtet man einen kleineren Ausschnitt des Kronenraums, hier einem Zenitwinkel von 28° , was den ersten beiden Ringen des LAI-2000 entspricht, liegen die ΔLAI für den gesamten Bestand bei 16,20. Innerhalb der Untersuchungsflächen variierte der ΔLAI zwischen 2,84 und 15,12.

Ebenso ist die Heterogenität des Kronenraums an den Kronendicken und Bestandeshöhen zu erkennen. Wie in Abbildung 5.1.8 gezeigt, sind diese beiden Parameter zwischen den Waldtypen sehr unterschiedlich (Signifikanzen sind gezeigt in Tab. 5.13, S. 88), aber auch innerhalb der Waldtypen lassen sich sehr starke Unterschiede sehen.

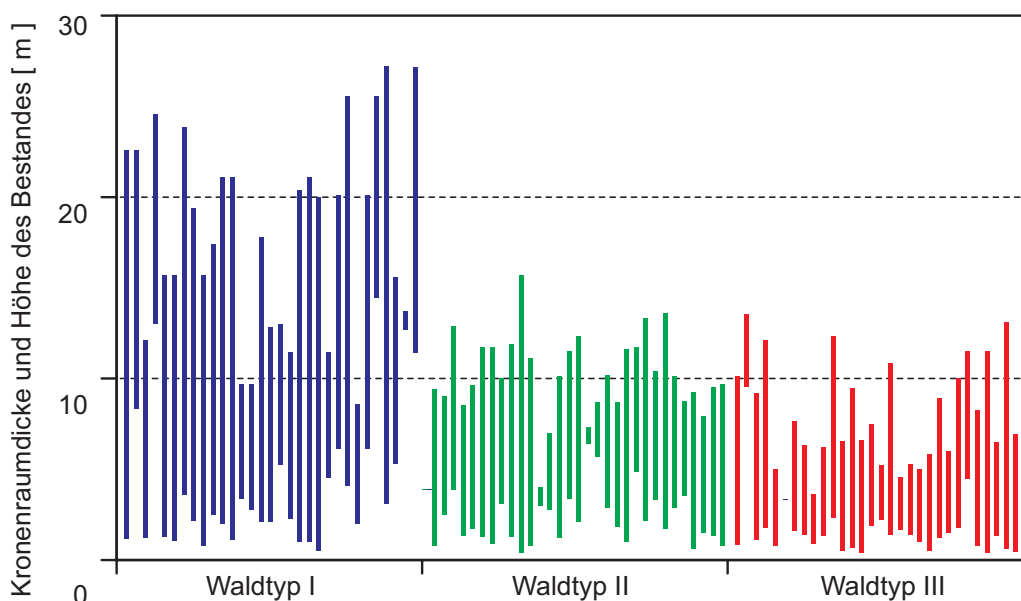


Abbildung 5.1.8: Kronenraumheterogenität, gezeigt an den Kronendicken in entsprechender Höhe im Bestand [m] für alle Messpunkte (n = 93) in den drei untersuchten Waldtypen.

Um die Heterogenität der vorgestellten Parameter miteinander zu vergleichen, müssen die prozentualen CVs herangezogen werden und nicht die SDs, da es sich um Werte in unterschiedliche Einheiten handelt. In Tabelle 5.2 ist zu sehen, dass der Quotient zwischen LAI und Kronenraumdicke die variabelste Größe (CV = 162 %) ist, um eine Krone beschreiben zu können. Die Kronenöffnungen bei 1° Kegelausschnitt sind mit einem CV von 141 % etwas geringer. Am wenigsten heterogen sind die Parameter des LAI (CV = 17 %) und der Kronenöffnung (CV = 26 %), jeweils bei einem Zenitwinkel von 90° , und der diffusen Strahlung (CV = 30 %). Die direkte Strahlung ist mit einem CV von 35 % variabler als der LAI eines Zenitwinkelausschnittes von 36° mit einem CV von 31 %.

Tabelle 5.2: Die Variationskoeffizienten (CV) [%] über alle Messpunkte (n = 93 bzw. 92) der angegebenen Parameter.

	Kronen- dicke	LAI bei Zenitwinkeln		Blatt- dicke	Kronenöffnung bei Zenitwinkel			Strahlung	
		von 36°	von 90°		von 1°	von 36°	von 90°	direkte	diffuse
CV	55,7	31,0	17,2	162,0	140,9	42,8	26,1	34,5	29,8

Je nach Fragestellung kann der Kronenraum detaillierter, also mit einem kleineren Zenitwinkel und somit mit hohen Variabilitäten oder mit größerer Betrachtungsweise also größeren Zenitwinkeln und geringeren Variabilitäten erfasst werden, wie an den LAI-Werten und Kronenöffnungen in Tabelle 5.2 zu sehen ist.

5.1.3 Die Veränderungen des Kronenraums über drei Jahre

Die die Kronenstruktur beschreibenden Parameter, welche aus den hemisphärischen Bildern der 62 Messpunkte des Gratwaldes abgeleitet werden, haben sich über die drei untersuchten Jahrgänge im Mittel nur leicht verändert (Abb. 5.1.9 A bis C). Gravierende Veränderungen, wie z.B. Baumfall, konnten in den Untersuchungsflächen über die Jahre nicht festgestellt werden. In fast allen Parametern sind die Werte zum Jahr 2003 hin abgefallen und im Jahr 2004 wieder angestiegen. Besonders deutlich ist dies an dem Parameter „visible sky“ (Kap. 4.2.2) zu sehen. Nach dem ersten Jahr ist ein nicht signifikanter Abfall zu verzeichnen, der im darauf folgendem Jahr wieder kompensiert wird.

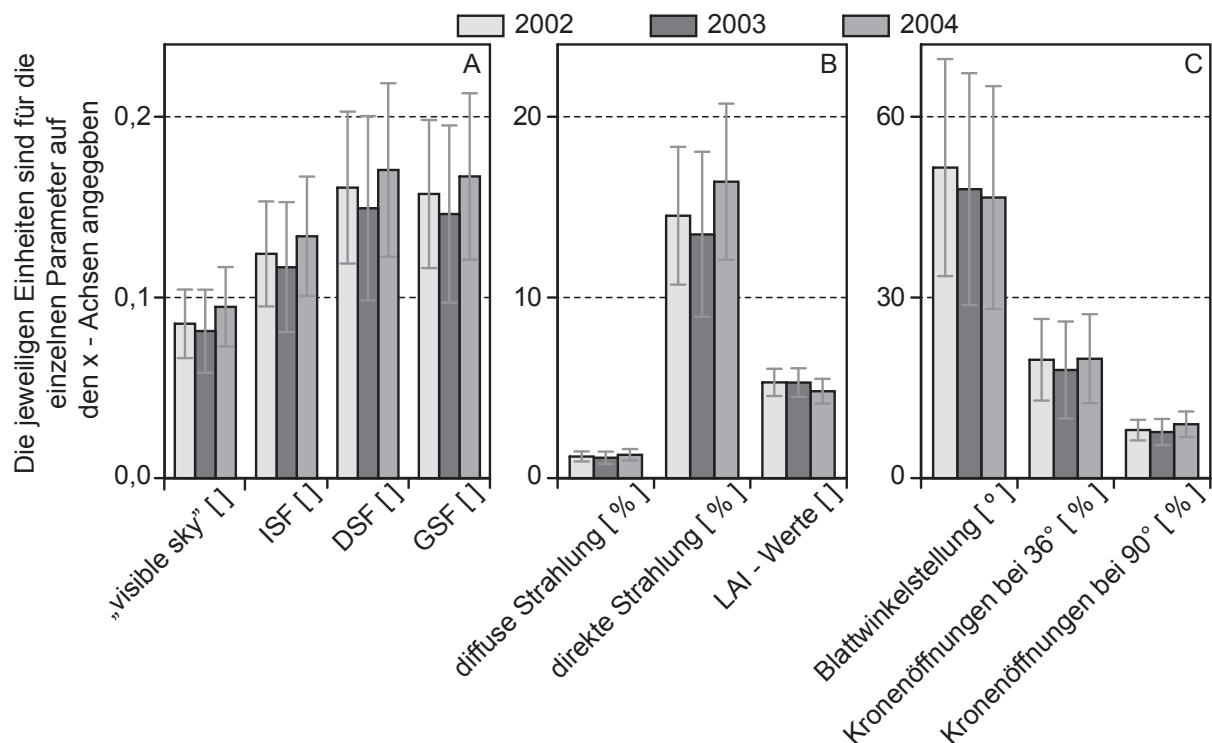


Abbildung 5.1.9: Mittelwerte der die Kronenstruktur beschreibenden Parametern „visible sky“, ISF, DSF und GSF [] (A), Strahlung [%] und LAI [] (B) und Blattwinkelstellungen [°] und Kronenöffnungen [%] (C) der Untersuchungsflächen im Gratwald (\pm SD; n = 62) für die Messkampagnen in den Jahren 2002, 2003 und 2004. Ergebnisse der statistische Untersuchungen sind in Tabelle 5.3 aufgelistet.

Die Ergebnisse der statistischen Auswertung der in Abbildung 5.1.9 dargestellten Werte, sind in Tabelle 5.3 aufgeführt. Bei allen Strahlungswerten sind die Veränderungen vom Jahr 2003 zum Jahr 2004 signifikant unterschiedlich, allerdings sind vom Jahr 2004 keine signifikanten Unterschiede mehr zum Ausgangsjahr 2002 festzustellen. Die diffusen und direkten Strahlungswerte und „site

factors“, die in Kapitel 1.3 näher beschrieben wurden, sind nicht identisch, da sich der ISF auf die diffuse Strahlung oberhalb des Bestandes bezieht und der diffusen Strahlung auf die Gesamtstrahlung oberhalb des Bestandes; dies gilt ebenso für die DSF im Vergleich mit der direkte Strahlung. Das Verhältnis der Werte ISF und diffuser Strahlung bzw. DSF und direkter Strahlung ist unabhängig zur Bezugsgröße zueinander identisch, was sich darin widerspiegelt, dass die p-Werte in Tabelle 5.3 identisch sind. Der Mittelwert der ISF liegt auf der Skala von 0 bis 1 bei 0,125, übertragen also 12,5 % der indirekten Strahlung oberhalb des Bestandes. Der Mittelwert der diffusen Strahlung hingegen liegt bei 1,065 % der Gesamtstrahlung oberhalb des Bestandes. Das gleiche gilt für die direkte Strahlung im Vergleich zum DSF. Allein die Gesamtstrahlung (13,75 %) ist umgerechnet auf die Skala der „site factors“ equivalent zum GSF (0,1375), da hier die gleiche Bezugsgröße vorliegt.

Nur die LAI-Werte und die mittleren Blattwinkelstellungen nehmen im Gratwald kontinuierlich über die Jahre ab (Abb. 5.1.9). Diese Unterschiede sind allerdings nur für die LAI-Werte von der ersten zur dritten Messkampagne statistisch signifikant unterschiedlich (Tab. 5.3). Interessant erscheint auch, dass die Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 36° statistisch nicht signifikant abweicht, aber die Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 90° im zweiten und dritten Jahr abweichen. Dies kann mit den höheren Standardabweichungen bei kleineren Kronenausschnitten erklärt werden.

Tabelle 5.3: Ergebnisse der statistischen Untersuchung (ANOVA, post-hoc LSD-Test, $p \leq 0,05$) der Unterschiede aller Messpunkte im Gratwald zwischen den Jahren 2002, 2003 und 2004. Angegeben sind für die einzelnen Parameter die p-Werte mit den jeweilige Signifikanzniveaus ($n = 62$).

	2002 - 2003		2003 - 2004		2002 - 2004	
„visible sky“	0,295788	n.s.	0,000638	***	0,016227	*
ISF	0,210620	n.s.	0,004094	**	0,100406	n.s.
DSF	0,180706	n.s.	0,013726	*	0,253843	n.s.
GSF	0,179869	n.s.	0,012135	*	0,236723	n.s.
Diffuse Strahlung	0,210620	n.s.	0,004094	**	0,100406	n.s.
Direkte Strahlung	0,180706	n.s.	0,013826	*	0,253843	n.s.
LAI	0,972018	n.s.	0,050015	n.s.	0,046113	*
Blattwinkelstellung	0,277068	n.s.	0,680359	n.s.	0,134612	n.s.
Kronenöffnung 36°	0,204141	n.s.	0,162800	n.s.	0,899104	n.s.
Kronenöffnung 90°	0,372276	n.s.	0,000494	***	0,008679	**

Die Mittelwerte der „site factors“, LAI und die Blattwinkelstellungen sind in Abbildung 5.1.10 für die einzelnen Untersuchungsflächen differenziert. Für die „site factors“ (vgl. Kap. 1.3) in Abbildung 5.1.10 A ist zu sehen, dass (mit Ausnahme der Untersuchungsfläche auf 2180 m NN) im zweiten Messjahr die Werte niedriger liegen als im dritten. Insgesamt bleiben die Verhältnisse zueinander identisch. Zudem ist eine Erhöhung der Werte mit steigender Meereshöhe NN zu sehen. Dies gilt nicht für die LAI in Abbildung 5.1.10 B, die mit zunehmender Meereshöhe NN abnehmen, wie auch schon in Abbildung 5.1.2 gezeigt werden konnte. Weiterhin sind die Veränderung über die Jahre nicht in allen Untersuchungsflächen identisch. Eine Abnahme der Mittelwerte der LAI über die Jahre

(Abb. 5.1.9; Tab. 5.3) ist nur in drei der sechs Untersuchungsflächen im Gratwald zu finden. Mit Ausnahme der Untersuchungsfläche auf 2180 m NN liegen die Werte des dritten Jahres unter denen des ersten. Die Blattwinkelstellungen in den Untersuchungsflächen verändern sich über die Jahre nicht einheitlich (Abb. 5.1.10 B). Dies spricht gegen einen äußeren Einfluss, wie zum Beispiel längere Trockenheit, die sich relativ gleichmäßig auf alle Untersuchungsflächen auswirken würde.

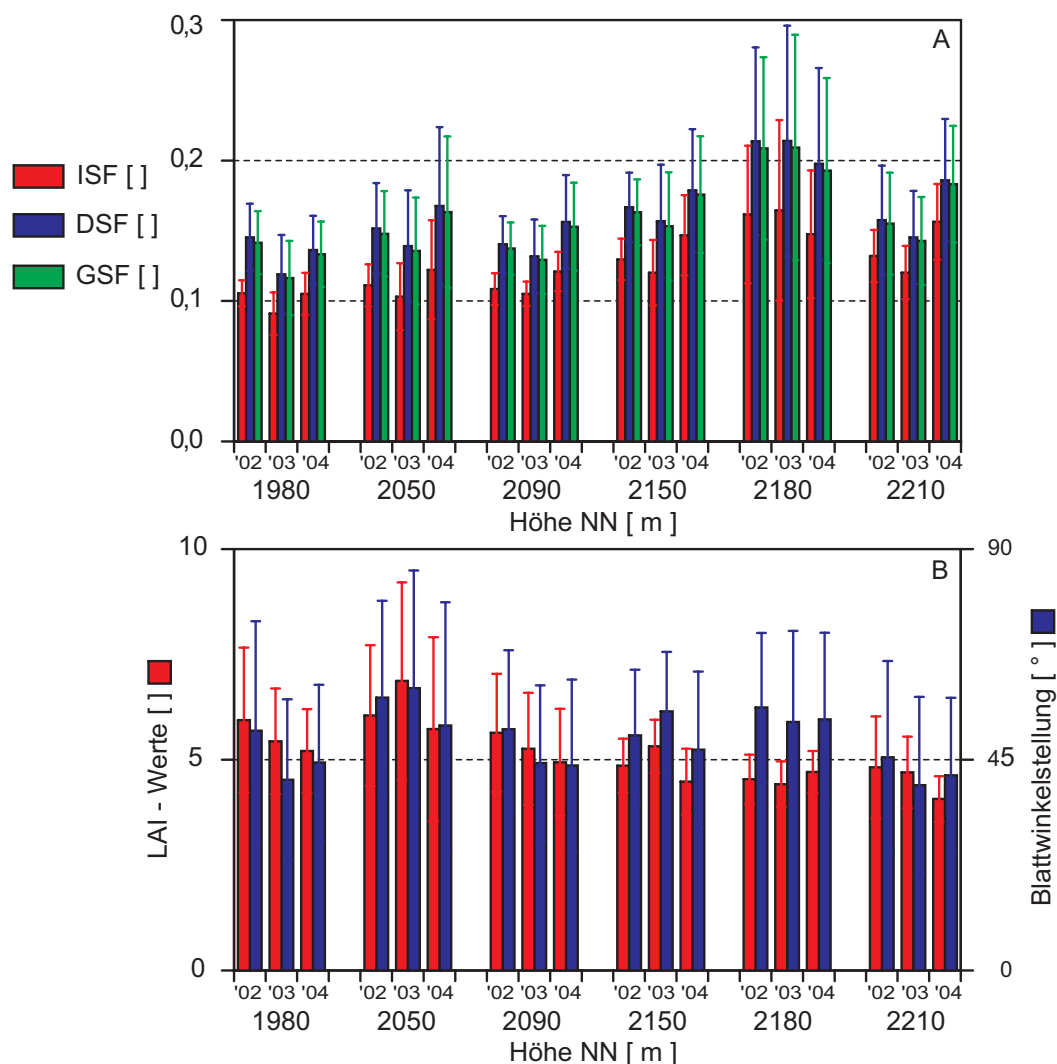


Abbildung 5.1.10: Die Mittelwerte (\pm SD; $n = 9$ bzw. 13) der ISF, DSF, GSF [] (A), LAI [] und Blattwinkelstellung [$^{\circ}$] (B) der Untersuchungsflächen im Gratwald für die Jahre 2002, 2003 und 2004.

Eine direkte Gegenüberstellung der LAI-Werte aus dem Jahr 2002 gegenüber den LAI-Werten aus dem Jahr 2004 ist in Abbildung 5.1.11 zu sehen. Dass die Mehrheit der Messpunkte unterhalb der Achsendiagonalen liegt, spiegelt die Abnahme der Werte vom Jahre 2002 auf das Jahr 2004 wieder. Allerdings fällt auf, dass sich die Ausgleichsgerade und die Achsendiagonale schneiden. Bei höheren Werten im Jahr 2002 sind tendenziell geringere Werte im Jahr 2004 zu finden. Für Standorte mit geringerem LAI im Jahr 2002 sind tendenziell höhere Werte im Jahr 2004 zu finden. An Standorten mit niedrigen LAI-Werten konnte also ein Blattflächenzuwachs gemessen werden, an Standorten mit hohen LAI-Werten eine Abnahme.

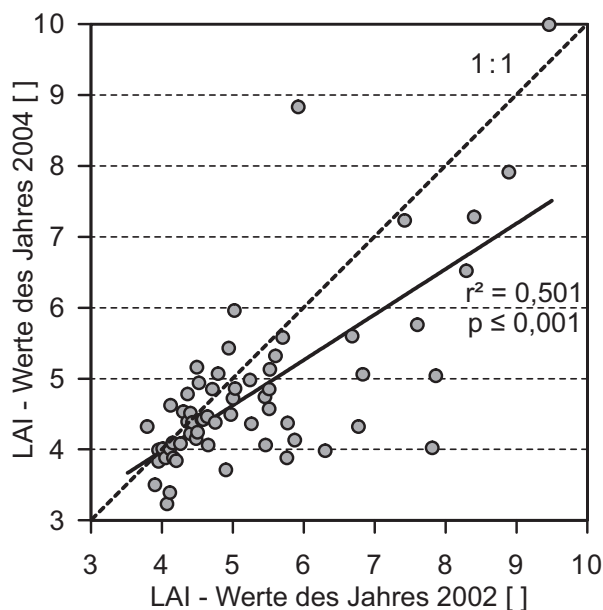


Abbildung 5.1.11: LAI-Werte [] des Jahres 2004 aufgetragen gegen die LAI-Werte des Jahres 2002 ($n = 62$). Die gestrichelte Linie zeigt das 1:1 Verhältnis.

Eine detailliertere Betrachtung der Veränderungen der Kronenöffnungen auf der Ebene der einzelnen Messpunkte ist in Abbildung 5.1.12 dargestellt. Hier ist der Parameter Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 36° als Prozentsatz des Wertes des Ausgangsjahrs 2002 berechnet. Die berechneten Veränderungen von 2002 zu 2003 und 2003 zu 2004 zeigen, dass bei 72,6 % aller Messpunkte die Veränderungen von 2002 zu 2003 im dritten Jahrgang wieder gegenläufig sind. Bei zwei Drittel aller Messpunkte lag eine 25 %ige Abnahme der Werte vor, bei nur einem Drittel eine mehr als 25 %ige Zunahme. Das spricht für eine abruptere Zunahme und eine langsamere Abnahme der Kronenöffnungen. Bei insgesamt 51,6 % der Messpunkte wurde eine Abnahme über die drei Jahre verzeichnet.

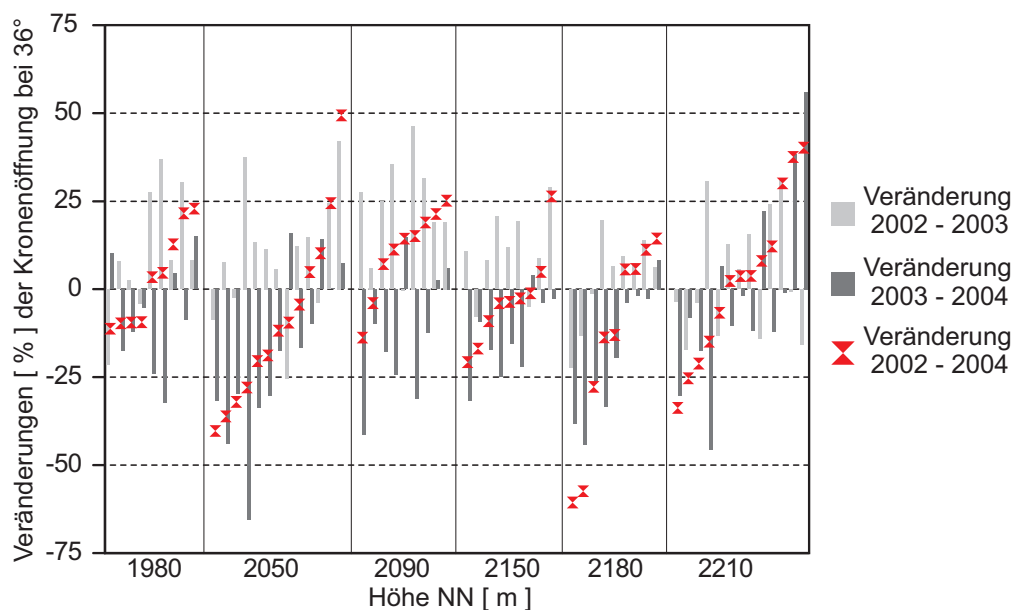


Abbildung 5.1.12: Prozentualen Veränderungen [%] der Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36° von 2002 zu 2003 und 2003 zu 2004 und schwarzen markiert die Veränderungen von 2002 zu 2004, jeweils ausgedrückt als Prozentsatz des Jahres 2002, sortiert nach der Höhe NN [m] der einzelnen Untersuchungsflächen und Stärke der Veränderungen.

5.2 Die Kronenstruktur beeinflusst die Bestandesniederschlagsverteilung

Wie bisher dargestellt, ist die Kronenstruktur sehr heterogen. Dies kann auch für die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen gezeigt werden (Kap. 5.2.1). Ferner sollen die Heterogenität und der Variabilität gegenübergestellt werden (Kap. 5.2.2) und Zusammenhänge zwischen der Kronenstruktur und der Bestandesniederschlagsmengen im Bezug auf die räumlichen Verteilung aufgezeigt werden (Kap. 5.2.3).

5.2.1 Die Heterogenität der Bestandesniederschlagsquantitäten

Während der einjährigen Messkampagne wurden an 48 Messtagen im Mittel der zwei Freilandmessstationen 2343 mm Niederschlag gemessen. Insgesamt konnten 81,96 % des Freilandniederschlags als Bestandesniederschlag im Wald gesammelt werden. Für einzelne Bestandesniederschlagssammler wurden an bestimmten Messtagen zwischen 0,5 % und 492,3 % des Freilandniederschlags gemessen. Die hohe Heterogenität des Bestandesniederschlags drückt sich auch in der SD von 43,59 % aus. Dabei wurde ein SE von nur 4,52 % berechnet, was für freilandökologische Datenaufnahmen zufriedenstellend sein sollte. In einer Untersuchungsfläche wurden z.B. im Bezug auf die Jahreseinträge des Bestandesniederschlags innerhalb einer Distanz von 3,5 m Unterschiede von 16,27 % zu 87,03 % gemessen; auf einer Distanz von 13,0 m wuchs dieser Unterschied bis auf 117,45 % des Freilandniederschlags. In einer anderen Fläche wurde innerhalb von 4,9 m eine Veränderung von 34,48 % auf 139,40 % gemessen. Dies ist vier mal so viel bei einer Distanz von weniger als 5 m. Das sind nur zwei Beispiele für die räumliche Heterogenität des Bestandesniederschlags in den Untersuchungsflächen.

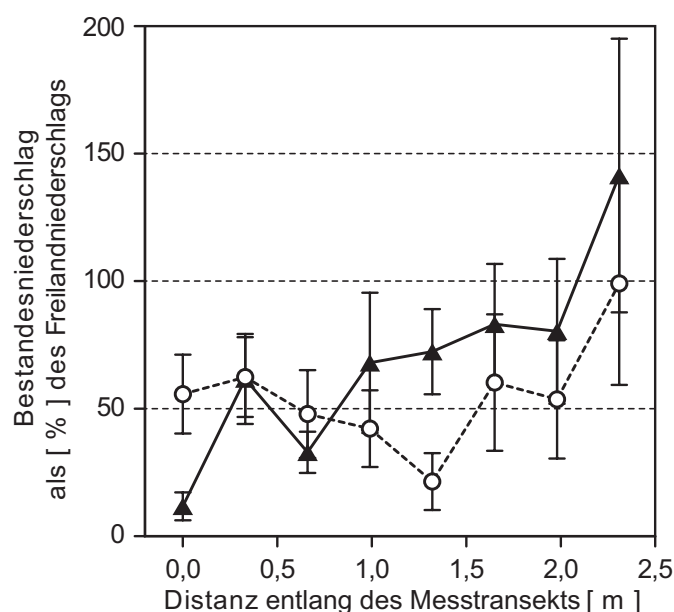


Abbildung 5.2.1: Aus zwei Linientransektuntersuchungen sind die Bestandesniederschläge als Prozentsatz des Freilandniederschlags [%] gegen die Distanz entlang der Transekte [m] aufgetragen (\pm SD; $n = 7$). Die Verbindungslinien sollen der Anschaulichkeit dienen und keine interpolierten Daten widerspiegeln.

Wie in Abbildung 5.2.1 an einem der Linientransekte gezeigt ist, konnten auch noch klein-skaligere Veränderungen von z.B. 21,40 % auf 99,04 % des Freilandniederschlags innerhalb eines Meters gemessen werden. Im zweiten Linientransekt wurden innerhalb von 2,3 m eine Veränderung von 11,7 % auf 141,4 % des Freilandniederschlags gemessen.

Neben dieser räumlichen Heterogenität konnte auch eine zeitliche Variabilität festgestellt werden. Verschieden starke Regenintensitäten wirken sich unterschiedlich auf die Menge des Bestandesniederschlags aus. Dies liegt neben den unterschiedlichen Windsituationen bei Starkregen besonders auch an der Wasserspeicherkapazität des Bestandes (Kap. 1.2). Auf die Untersuchung der verschiedenen Wasserspeicherkapazitäten verschiedener Arten wird in Kapitel 5.3 näher eingegangen. Wie in Kapitel 1.2 erwähnt, konnte für den hier untersuchten Bestand eine maximale Wasserspeicherkapazität an Blattoberflächen ermittelt werden, die einem Niederschlag von 0,38 mm entspricht und im Kronenraum abgefangen wird. Das bedeutet, dass mit abnehmenden Regenintensitäten die Wasserspeicherkapazität im Verhältnis immer bedeutender wird. Daraus folgt, dass je geringer die Regenintensitäten sind, desto bedeutender wird der Kronenraum als Puffer.

Zur Differenzierung der Daten der einwöchigen Messkampagnen in verschiedenen Regenintensitäten wurde folgenden Definitionen gefolgt:

- Hohe Regenintensitäten oder Starkregenereignisse beinhalteten alle Intervalle, die mehr als 10 mm pro Stunde und immer mehr als 30 mm Niederschlag pro Tag aufwiesen.
- Geringe Intensitäten oder Schwachregenereignisse entsprachen Regenmessintervallen, in denen weniger als 1,5 mm pro Stunde (mit drei Stunden Ausnahme, die weniger als 5 mm hatten) und 5 mm pro Tag (außer an einem Tag mit weniger als 8 mm) Niederschlag gemessen werden konnten.

Nach dieser Definition konnten je sechs Replikationen herangezogen werden.

Wie in Abbildung 5.2.2 gezeigt, verringert sich bei abnehmenden Regenintensitäten der Prozentsatz

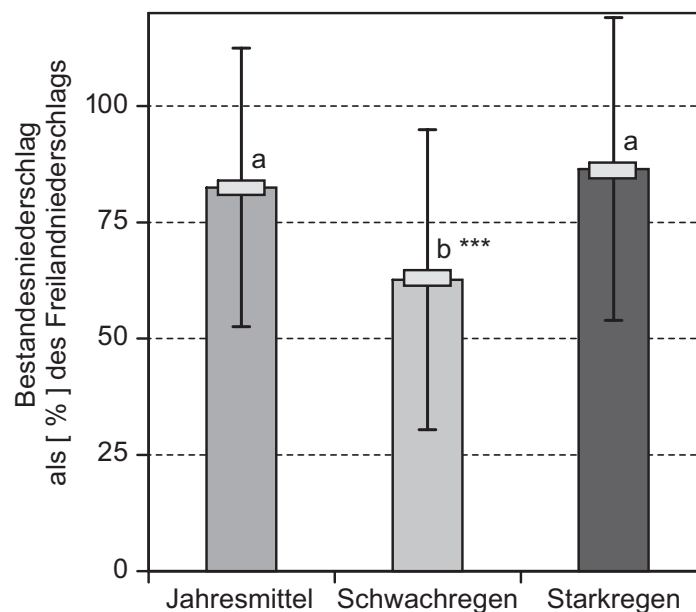


Abbildung 5.2.2: Vergleich des Bestandesniederschlags zwischen dem Jahresmittelwert, Schwach- und Starkregenereignissen in Prozent des Freilandniederschlags [%] (\pm SD & \pm SE; $n = 93$). Definitionen von Stark- und Schwachregen sind im Text zu finden. Buchstaben geben die Signifikanzen an (ANOVA, post-hoc Scheffé-Test; $p \leq 0,001$).

des Bestandesniederschlags auf 62,68 % (32,42 % SD), bei starken Regenintensitäten erhöht er sich auf 86,45 % (32,72 % SD). Die Starkregenereignisse unterschieden sich nicht signifikant von dem Jahresmittelwert, die Schwachregenereignisse unterschieden sich jedoch höchst signifikant.

Die Reduzierungen der Regenmengen waren nicht auf alle Bestandesniederschlagssammler gleichmäßig verteilt. Das räumliche Muster des Bestandesniederschlags verändert sich mit der Regenintensität. Wie in Abbildung 5.2.3 zu sehen ist, konnte bei Schwachregenereignissen in 90 % aller Sammler prozentual weniger Bestandesniederschlag gemessen werden, als ausgehend vom Jahresdurchschnitt zu erwarten war. Bei 30 % der Messpunkte waren es bis zu 15 % weniger, bei weiteren 40 % der Messpunkte lag die Reduzierung zwischen 15 % und 30 % und bei 20 % der Messpunkte war die Reduzierung größer als 30 %. Die Veränderungen bei Starkregenereignissen waren nicht so prägnant.

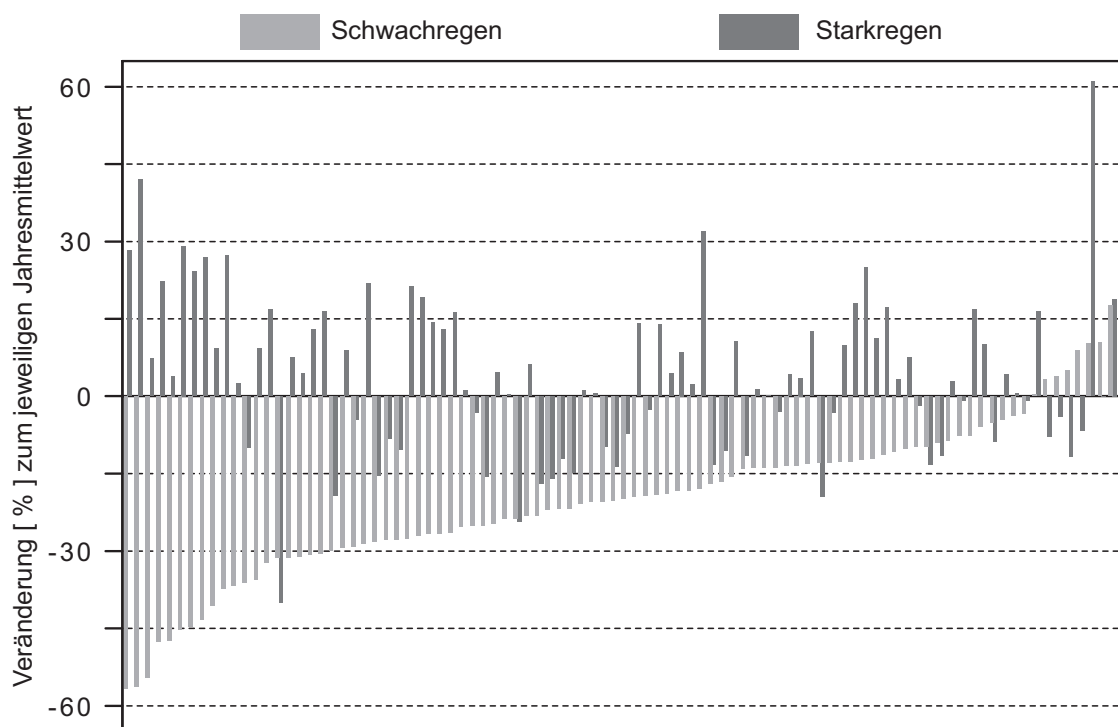


Abbildung 5.2.3: Die prozentualen Veränderungen der Bestandesniederschlagsmengen [%] während der Schwach- und Starkregenereignisse ausgehend von dem Jahresmittelwert als Anteil des Freilandniederschlags, sortiert nach der Stärke der Veränderungen bei Schwachregenereignissen.

5.2.2 Ein Vergleich der Heterogenität mit der Variabilität

Eine Gegenüberstellung von räumlicher Heterogenität und zeitlicher Variabilität ist stark abhängig von der jeweiligen Definition und daher sehr kritikanfällig. Unterschiede in den Messwiederholungen bzw. der Anzahl an Replikaten könnten unterschiedliche Ergebnisse erwarten lassen. Für die hier vorliegenden Daten sind in Tabelle 5.4 die Heterogenität und die Variabilität der Bestandesniederschlagsmengen gegenübergestellt. Gezeigt sind die SDs der Bestandesniederschläge einmal für

Tabelle 5.4: Gegenüberstellung der SDs als Maß der räumlichen Heterogenität ($n = 31$ für die Waldtypen bzw. $n = 93$ für den Gesamtbestand) und der zeitlichen Variabilität ($n = 57$) für die drei Waldtypen und den gesamten Bestand.

	Waldtyp I	Waldtyp II	Waldtyp III	Gesamtbestand
Räumliche Heterogenität	32,0	38,8	50,2	40,2
Zeitliche Variabilität	26,7	28,9	35,6	25,6

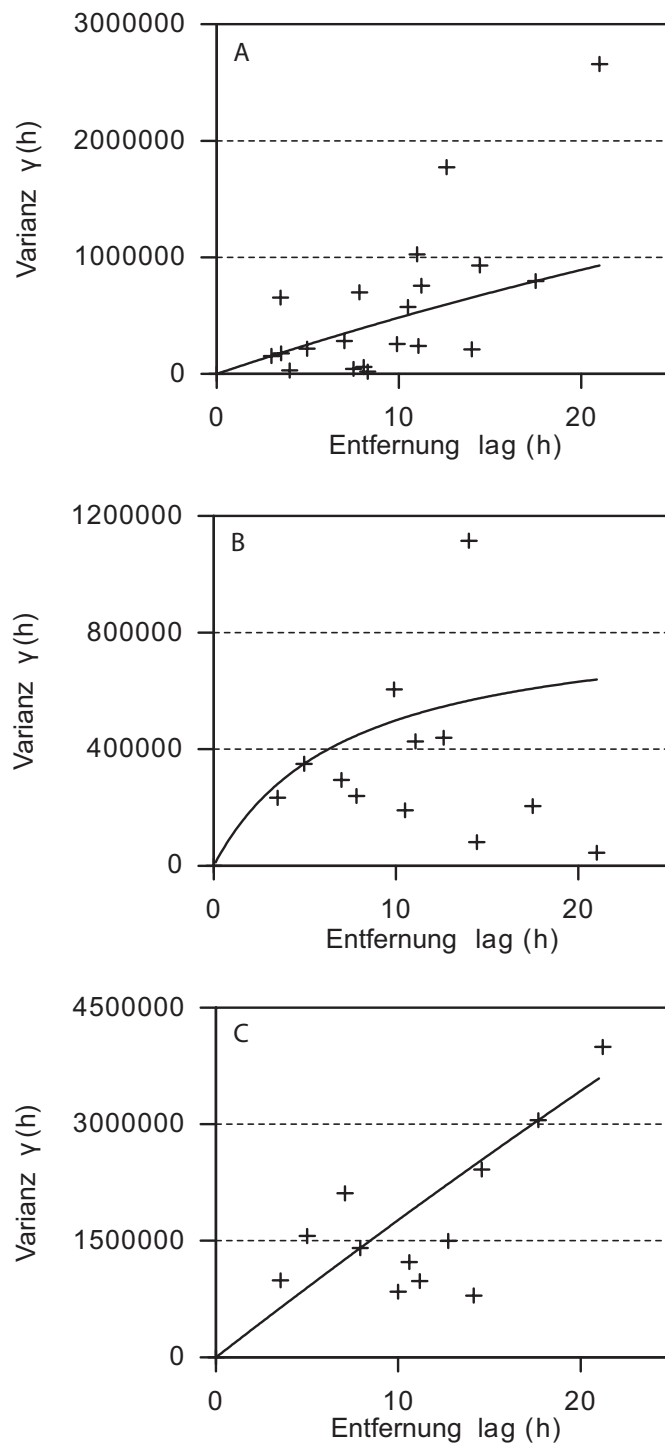


Abbildung 5.2.4: Semivariogramme der Bestandesniederschlagsmengen. Aufgetragen sind die Varianzen $\gamma(h)$ gegen die eindimensionalen Vektorentfernungen lag(h) zwischen den Messpunkten ($n = 13$). A: Untersuchungsfläche 11; B: Untersuchungsfläche 13; C: Untersuchungsfläche 14.

die zeitlichen Unterschiede der Messwiederholungen und zum anderen die SDs der räumlichen Unterschiede zwischen den einzelnen Regenfängern. Wie in Tabelle 5.4 gezeigt, liegen die SDs der räumlichen Verteilung der 93 Messpunkte bei 40,2 und die SDs über die 57 Messwiederholungen bei 29,9. Auch eine Differenzierung in die drei Waldtypen, mit der einhergehenden Reduktion auf 31 Messpunkte, zeigte das gleiche Ergebnis. In diesem Datensatz ist die räumliche Heterogenität „unterschiedlicher“ als die zeitliche Variabilität.

Um die Heterogenität im Raum auszudrücken, können auch geostatistische Methoden herangezogen werden. In Abbildung 5.2.4 A bis C sind die Semivariogramme gezeigt, die stark unterschiedliche Verläufe zeigen. Für 5.2.4 A und C zeigt sich ein linearer Anstieg, der bei den hier untersuchten Entfernungen noch kein Plateau zeigt. Für die Untersuchungsfläche 13 (Abb. 5.2.4 B) kann ein Maximum und damit der „range“ erahnt werden, jedoch sind auch hier die Unterschiede in den Varianzen bei größeren Entfernungen sehr unterschiedlich. Somit kann festgehalten werden, dass die Daten alle räumlich abhängig sind. Allerdings stellt sich die Frage, ob die maximalen Distanzen innerhalb der Untersuchungsflächen groß genug bzw. die Auflösung fein genug ausgewählt wurden und die Verteilung der Punkte im Raum geeignet ist, dieses statistische Verfahren anzuwenden. In Kapitel 6.2.1 wird näher auf diesen Aspekt eingegangen.

5.2.3 Die Kronenstruktur und die Bestandesniederschlagsquantitäten

Sowohl der Bestandesniederschlag als auch der Kronenraum sind sehr heterogen, wie vorhergehend beschrieben (Kap. 5.1 und 5.2.1). Es wurde die Hypothese aufgestellt, dass Zusammenhänge gefunden werden können. Hierzu werden im Weiteren verschiedene Berechnungen angestellt.

Als wesentlicher Parameter muss die Kronenöffnung gesehen werden. Je offener der Kronenraum oberhalb der Messpunkte, desto mehr direkter Freilandniederschlag ist dort zu erwarten. In Abbildung 5.2.5 ist ein kleiner Zenitwinkel von 2° gewählt, da nur der Kronenraum direkt oberhalb der Sammler ausschlaggebend sein sollte. Bei einer Bestandeshöhe von 10 m entspricht dies einer Fläche von 383 cm^2 . In Abbildung 5.2.5 ist ein Zusammenhang zwischen den Parametern Kronenöffnung und Bestandesniederschlag zu sehen, der allerdings nicht linear verläuft ($r^2 = 0,050$). Einerseits ist festzustellen, dass je offener die Krone ist, desto näher die Bestandesniederschlagsmengen bei 100 % des Freilandniederschlags liegen; andererseits je geschlossener die Krone, desto variabler und nicht geringer ist der Bestandesniederschlag. Bei geschlossenem Kronendach, also 0 % Kronenöffnung, kommen basierend auf der Funktion der Ausgleichsgeraden im Mittel noch 76,97 % des Freilandniederschlags als Bestandesniederschlag am Waldboden an. Bedeutender erscheint an dieser Stelle vielmehr die Veränderung der SD im Verhältnis zum Mittelwert. Bei 100 % Kronenöffnung liegt die SD im Mittel bei 20, bei einer Kronenöffnung von 0 % liegt die SD bei 32. Mit geschlossenem Kronendach nimmt also nicht nur das Volumen des Bestandesniederschlags ab, sondern auch die Variabilität des Bestandesniederschlags zu.

Wie in Abbildung 5.1.4 A (S. 45) dargestellt, sind die Kronenöffnungen von der Größe des Zenit-

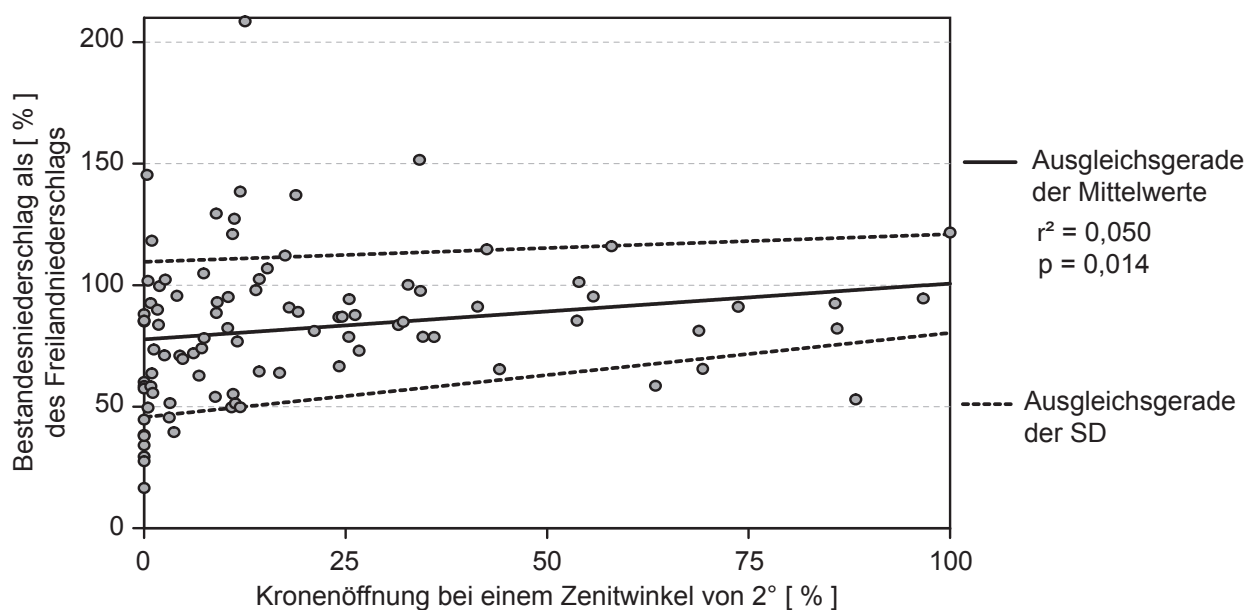


Abbildung 5.2.5: Die Bestandesniederschlagsmengen als Prozentsatz des Freilandniederschlags [%] aufgetragen gegen die Kronenöffnung [%] bei einem Zenitwinkel von 2° mit der Ausgleichsgeraden der Mittelwerte ($y = 0,271x + 76,97$). Gestrichelte Linien geben die Ausgleichsgeraden der SD wieder ($n = 93$).

winkelausschnitts abhängig. Die Streuungen der Werte sind bei kleinem Winkel groß und bei großen Winkeln klein. Um zu entscheiden, welche Kronenöffnungswerte für den Bestandesniederschlag relevant sind, wurden die Daten aller Winkelöffnungen in Gradschritten mit dem Bestandesniederschlag an den jeweiligen Messpunkten linear korreliert. In Abbildung 5.2.6 sind diese Korrelationskoeffizienten (r) zwischen Bestandesniederschlag und Kronenöffnung auf die entsprechenden Zenitwinkel der Kronenöffnung aufgetragen. Dies wurde differenziert für die Jahreseinträge und die Stark- und Schwachregenereignisse berechnet. Hierbei konnte bei etwa 12° ein erstes Hoch berechnet werden und bei einem Zenitwinkel von 36° die Kronenöffnungswerte die

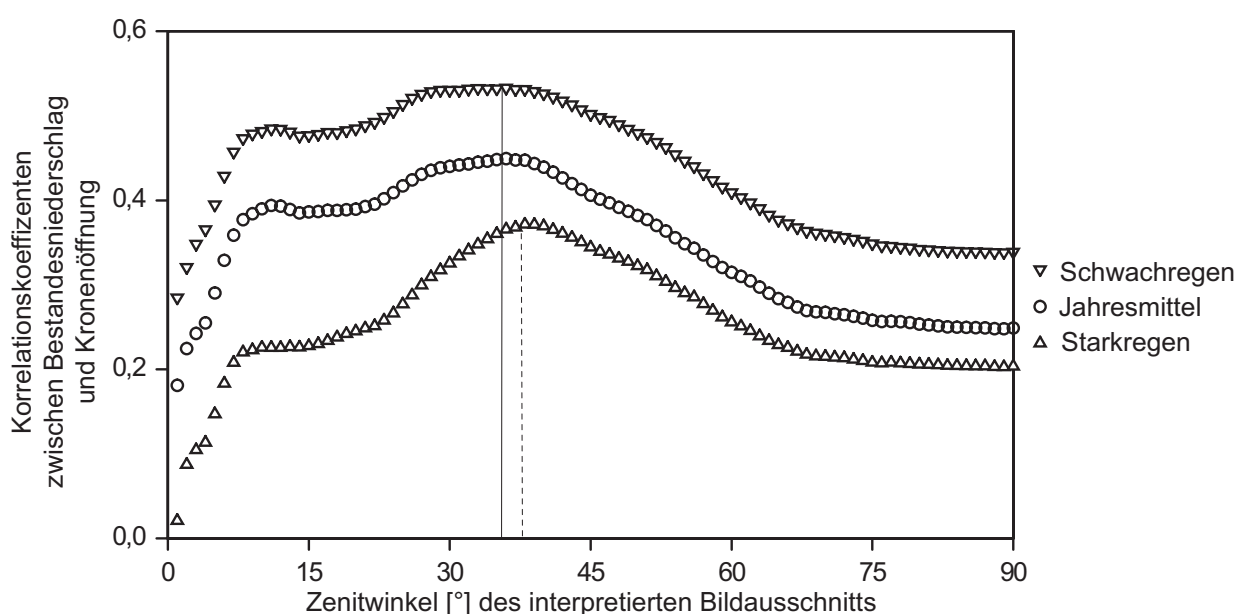


Abbildung 5.2.6: Die Korrelationskoeffizienten zwischen den Kronenöffnungen und dem Bestandesniederschlag aufgetragen gegen die Zenitwinkel [$^\circ$], der zur Berechnung der jeweiligen Kronenöffnung herangezogenen Bildausschnitte, für die Jahresmittelwerte und die Schwach- und Starkregenereignisse ($n = 93$).

besten Korrelationen ($r = 0,45$) mit den Bestandesniederschlagswerten erreichen. Dies trifft für die Jahreseinträge und die Schwachregenereignisse ($r = 0,53$) zu. Bei den Starkregenereignissen ist der am besten korrelierende Ausschnitt, bei einem Zenitwinkel von 38° zu finden ($r = 0,37$).

Je offener die Krone ist, desto eher sollte der Bestandesniederschlag den Wert von 100 % des Freilandniederschlags erreichen (Abb. 5.2.5). Im Umkehrschluss sollte ein geschlossenerer Bestand weniger Bestandesniederschlag hindurchlassen. Die Menge an Blattfläche, die oberhalb einer gegebenen Grundfläche liegen, oder eben der LAI, könnte als Gegensatz zu den Kronenöffnungen gesehen werden. Zwischen den Kronenöffnungen und den Bestandesniederschlägen wurde eine positive Korrelation gefunden, demgegenüber liesse sich für die LAI-Werte und den Bestandesniederschlägen eine negative erwarten. Wie in Abbildung 5.2.7 allerdings zu sehen ist, sind die Korrelationskoeffizienten positiv, wenn auch sehr niedrig. Auch hier zeigt sich, dass der Zenitwinkelausschnitt, also der Teil des Kronenraums, der zur Interpretation herangezogen wird, von Bedeutung ist. Der höchste Korrelationskoeffizient wurde mit $r = 0,14$ bei einem Zenitwinkel von 49° berechnet.

Da diese Korrelationskoeffizienten als nicht besonders hoch einzuschätzen sind, werden im Folgenden weitere die Kronenstruktur beschreibende Parameter herangezogen. In der Tabelle 5.5 sind verschiedene Parameter aufgeführt, die linear mit den Bestandesniederschlagswerten korreliert wurden. Die höchsten Korrelationen zeigen im Allgemeinen die Strahlungsparameter (ISF, DSF, GSF, diffuse, direkte und gesamte Strahlung). Für die Gesamtstrahlung unter den Kronen wurde eine Korrelation $r = 0,55$ berechnet, was allerdings nur 30 % der Bestandesniederschlagsmengen ($r^2 = 0,30$) vorhersagt. Im Bezug auf die Schwachregenereignisse lässt sich aus den Kronenöffnungen bei 36° bis zu 28 % ($r^2 = 0,28$) vorhersagen. Die LAI-Werte und der Abstand zur Vegetation oberhalb der Messpunkte zeigen die geringsten Zusammenhänge mit den Bestandesniederschlagsmengen. Kronendicke, Bestandeshöhe und Kronenöffnung können jeweils als Einzelparameter bis zu 20 % der Bestandesniederschlagsmengen vorhersagen. Zu beachten ist, dass

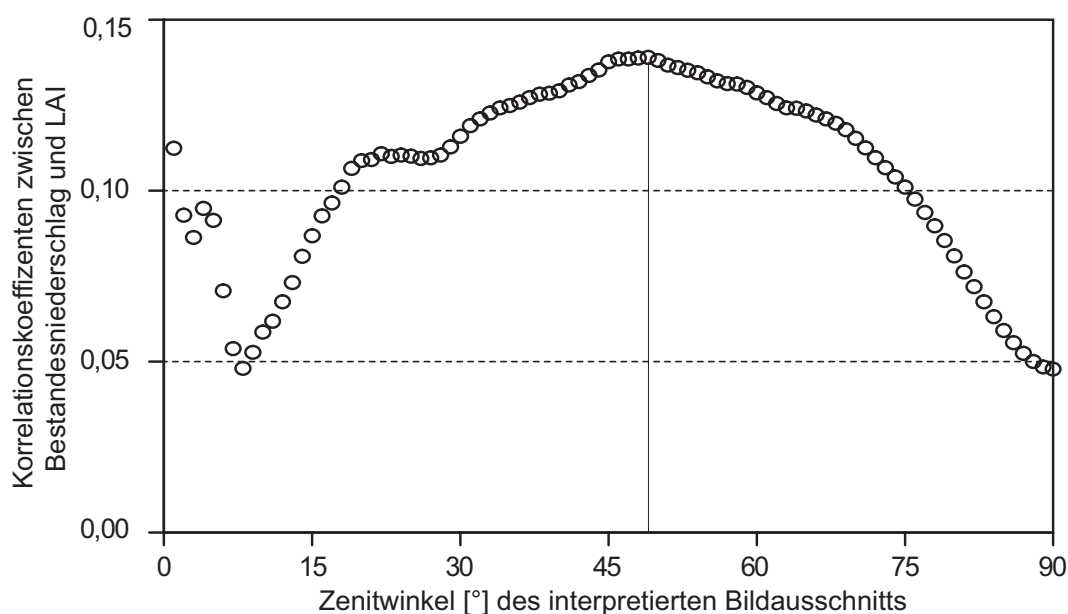


Abbildung 5.2.7: Die Korrelationskoeffizienten zwischen den LAI-Werten und den Jahresmittelwerten des Bestandesniederschlags aufgetragen gegen die Zenitwinkel [°], der zur Berechnung der jeweiligen LAI-Werte herangezogenen Bildausschnitte ($n = 93$).

Tabelle 5.5: Korrelationsanalyse zwischen Bestandesniederschlagsquantitäten und Kronenstruktur beschreibenden Parametern. Gerechnet mit dem Programm R-vegan-Paket (n = 93).

	Bestandesniederschlag			
	als Jahres- summe [mm]	als Freiland- niederschlag [%]	für Schwachregen [%]	für Starkregen [%]
ISF	0,5239	0,3442	0,4408	0,2791
DSF	0,5436	0,4052	0,4922	0,3508
GSF	0,5461	0,4044	0,4923	0,3491
diffuse Strahlung	0,5258	0,3467	0,4434	0,2817
direkte Strahlung	0,5440	0,4059	0,4925	0,3512
Gesamtstrahlungsmenge „visible sky“	0,5464	0,4046	0,4923	0,3488
Kronenöffnung bei 36°	0,4728	0,2718	0,3766	0,2058
„ground cover“	0,4494	0,3752	0,5310	0,3677
Blattwinkelstellung	-0,3546	-0,3538	-0,3868	-0,2875
LAI gesamt	0,3369	0,3587	0,3773	0,3375
LAI bei 36°	-0,0696	0,0890	0,0400	0,0916
LAI bei 49°	0,0607	0,1259	0,1121	0,1470
LAI bei 64°	0,0500	0,1390	0,1239	0,1515
Höhe bis zur Krone	-0,0785	0,0287	0,0132	0,0472
Kronendicke	-0,4643	-0,4070	-0,4293	-0,2823
Bestandeshöhe	-0,4556	-0,3526	-0,3801	-0,2315

die Kronendicke und die Bestandeshöhe negativ zum Bestandesniederschlag korreliert sind. Es fällt weiterhin auf, dass insgesamt höhere Korrelationen berechnet werden konnten, wenn die Jahressummen der Bestandesniederschläge der einzelnen Sammler der Berechnung zu Grunde lagen und nicht die Mittelwerte der jeweiligen prozentualen Anteile am Freilandniederschlag. Es ist zu vermuten, dass dieser Unterschied daher kommt, dass die Prozentsätze des Bestandesniederschlags auf Grundlage unterschiedlicher Freilandmessungen errechnet wurden (siehe Kap. 4.4.1). Die Prozentsätze der Schwachregenereignisse zeigen bessere Korrelationen als die der Jahresmittelwerte und der Starkregenereignisse. Ferner konnten auch Gesamtkorrelationen und Partialkorrelationen der verschiedenen Lichtwerten und Kronenöffnungswerten berechnet werden, die allerdings keine nennenswerten Verbesserungen der dargestellten Ergebnisse ergaben.

Bisher wurde ein Zusammenhang zwischen Kronenstruktur und Bestandesniederschlagsmengen jeweils linear im Bezug auf alle Messpunkte berechnet. Eine Zusammenfassung der jeweiligen Untersuchungsflächen bzw. Waldtypen kann keine Aussagen mehr über die kleinräumige Heterogenität zulassen, jedoch kann ein Zusammenhang zwischen den durchschnittlichen Kronenstrukturen und dem Bestandesniederschlag aufgezeigt werden. Bei höherer Strahlung und offeneren Kronen sind steigende Bestandesniederschlagsmengen zu beobachten (Abb. 5.2.8 A bis C). Bei einer Zusammenfassung der einzelnen Untersuchungsflächen kann mit Hilfe der diffusen Strahlung die durchschnittliche Bestandesniederschlagsmenge mit bis zu 76 % ($r^2 = 0,76$) vorhergesagt werden, wobei allerdings die großen Streuungen innerhalb der Flächen deutlich werden. Mit Hilfe des GSF ($r^2 = 0,71$), der Kronenöffnung ($r^2 = 0,55$) oder der LAI ($r^2 = 0,41$) lassen sich weniger gute

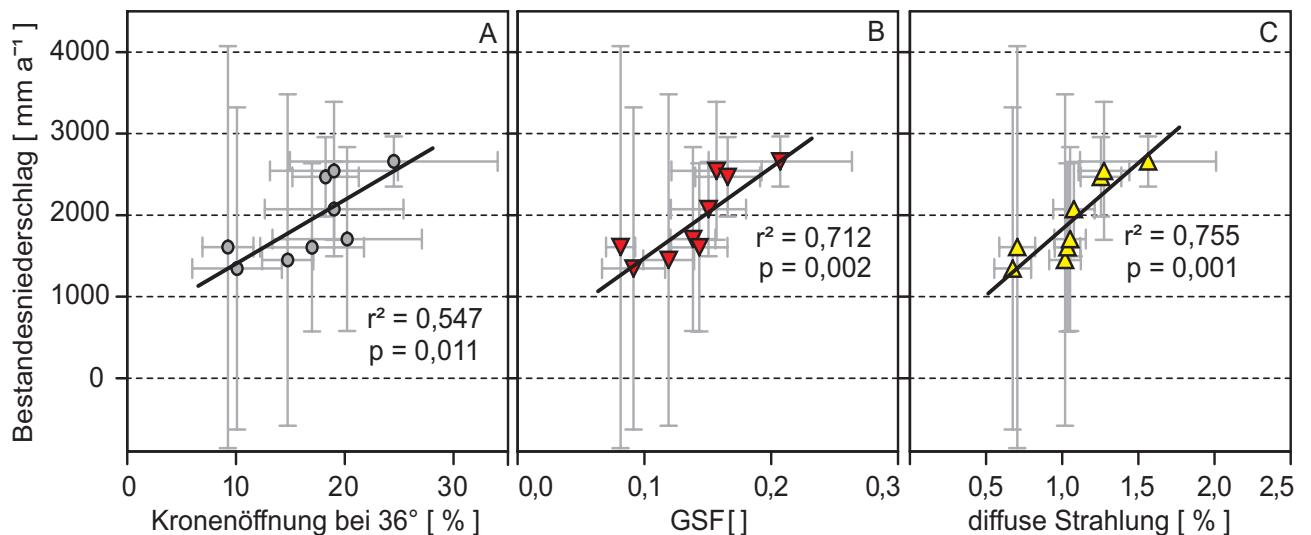


Abbildung 5.2.8: Die durchschnittlichen Bestandesniederschlagsmengen [mm a⁻¹] der einzelnen Untersuchungsflächen aufgetragen gegen die Parameter A: Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 36° [%], B: GSF [%] und C: diffuse Strahlung [%] (\pm SD jeweils beider Parameter; n = 9 bzw. 13).

Vorhersagen treffen.

Auf der Skalenebene der Waldtypen ist ein deutlicherer Zusammenhang zwischen Licht und Kronenöffnungsparametern und der Bestandesniederschlagsmengen ersichtlich (Abb. 5.2.9). Die höchsten Korrelationen wurden für die Parameter Gesamtstrahlung und Kronenöffnung ermittelt. Berechnungen ergaben, dass von den logarithmierten Werten der Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 36° ($r^2 = 0,96$ in Abb. 5.2.9 A) und besonders von dem Prozentsatz der Gesamtstrahlung ($r^2 = 0,99$ in Abb. 5.2.9 B) mit den Mengen des Bestandesniederschlags in Zusammenhang gebracht werden können. Somit ist zusammenfassend festzustellen, dass die Kronenstruktur eindeutig die Bestandesniederschlagsmengen beeinflusst und dass eine Abhängigkeit der räumlichen Verteilung des Bestandesniederschlags von der Kronenstruktur besteht.

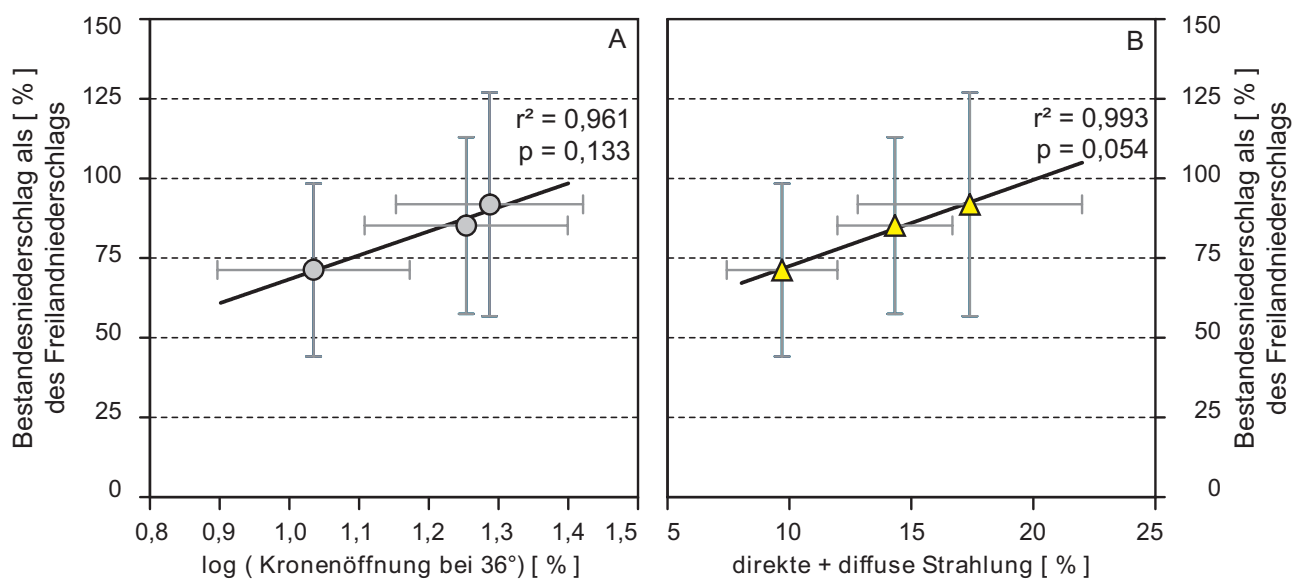


Abbildung 5.2.9: Die durchschnittlichen Bestandesniederschlagsmengen als Prozentsatz des Freilandniederschlags [%] der einzelnen Waldtypen aufgetragen gegen die Parameter A: Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 36° [%] und B: Gesamtstrahlung [%] (\pm SD; n = 31).

5.3 Der Einfluss verschiedener Baumarten auf den Bestandesniederschlag

Verschiedene Baumarten haben einen unterschiedlichen Einfluss sowohl auf die Quantität als auch auf die Qualität des Bestandesniederschlags, wie im Folgenden gezeigt werden kann. Aus den Laboruntersuchungen können für verschiedene Arten die Wasserspeicherkapazitäten (Kap. 5.3.1) und die Nährstoffauswaschraten aus den Blättern (Kap. 5.3.2) ermittelt werden und zur Hochrechnung auf die im Freiland zu erwartenden Werte (Kap. 5.3.3) herangezogen werden. Abschliessend soll versucht werden, die ermittelten Artunterschiede im Bestandesniederschlag zu identifizieren (Kap. 5.3.4).

5.3.1 Die Wasserspeicherkapazitäten auf den Blattoberflächen

Die Quantität des Niederschlags, die vom Kronenraum zurückgehalten wird, kann sehr variabel sein. Einer der wichtigen Parameter der Wasserspeicherung im Kronenraum, die Wasserspeicherkapazität der Blattoberflächen, wurde in einer Simulation im Labor untersucht (vgl. Kap. 4.5.2). Die Ergebnisse sind für die unterschiedlichen Arten und Blattwinkelstellungen in Abbildung 5.3.1 dargestellt. Die höchste Wasserspeicherkapazität von 212,7 ml m⁻² Blattfläche zeigten Blätter der Art *Alchornea grandiflora* bei einer Blattwinkelstellung von 20°. Bei Blättern der Art *Iseritia laevis* in einer Blattwinkelstellung von 80° wurde mit 29,3 ml m⁻² die niedrigste Kapazität bestimmt. Nur Blätter der Art

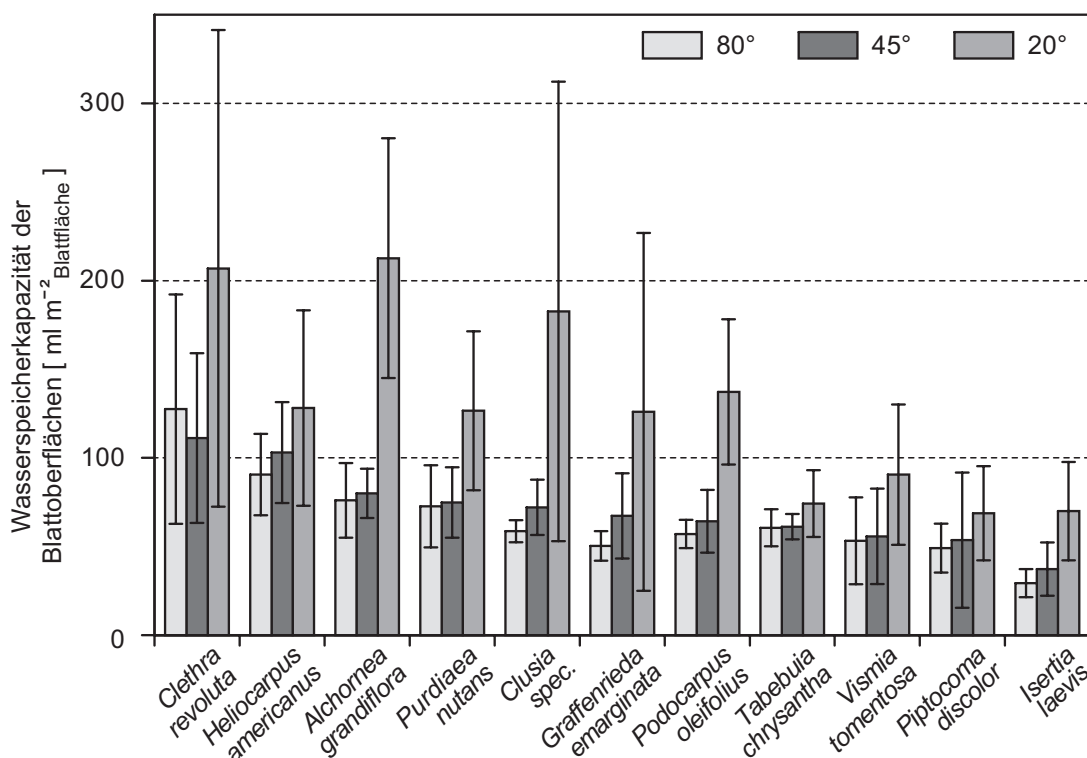


Abbildung 5.3.1: Die Wasserspeicherkapazitäten der Blattoberflächen [ml m⁻²] der untersuchten Arten bei den unterschiedlichen Blattwinkelstellungen 20°, 45° und 80° (± SD; n = 20). Die Ergebnisse der statistischen Untersuchung für die Blattwinkelstellung 45° sind in Tabelle 5.6 gezeigt.

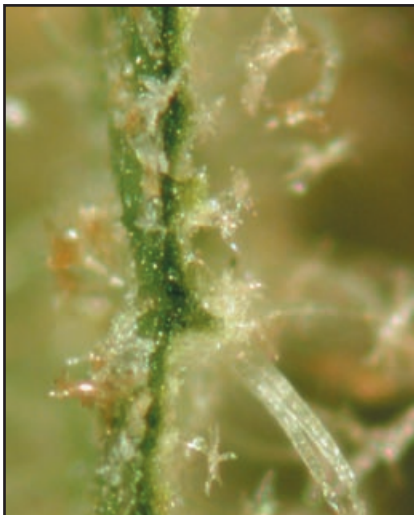
Clethra revoluta konnten im Mittel weniger Wasser bei 45° Blattwinkelstellung speichern als bei 20°, was aber nicht statistisch signifikant war. Ansonsten galt: je größer die Blattwinkelstellung, desto geringer die Wasserspeicherkapazität. Über alle Arten gemittelt sind die Wasserspeicherkapazitäten bei Blättern mit einer Blattwinkelstellung von 20° signifikant unterschiedlich von den Blättern in 45° oder 80° Winkelstellung (ANOVA, post-hoc Scheffé-Test, $p \leq 0,001$).

Wie in Abbildung 5.1.9 C (S. 49) aufgeführt, konnte eine durchschnittliche Blattwinkelstellung von 46° im untersuchten Bestand bestimmt werden. Da die Messungen bei einer Blattwinkelstellung von 45° diesem am Ehesten entsprechen, sollen diese Ergebnisse nun genauer betrachtet werden. Bei einer Blattwinkelstellung von 45° wurden bei Blättern der Arten *Heliocarpus americanus* und *Clethra revoluta* die signifikant höchsten Wasserspeicherkapazitäten von mehr als 100 ml m⁻² gefunden und für Blätter der Art *Iserertia laevis* die signifikant niedrigsten (Tab. 5.6). Im Durchschnitt konnten die Blätter im Labor, also ohne Wind, bei 45° Blattwinkelstellung 70,74 ml m⁻² Blattfläche speichern, bevor ein Tropfen das Blatt verließ. Verrechnet mit dem LAI, entspricht dies 0,38 mm Niederschlag und kann als die durchschnittliche maximale Wasserspeicherkapazität des Bestandes angesehen werden.

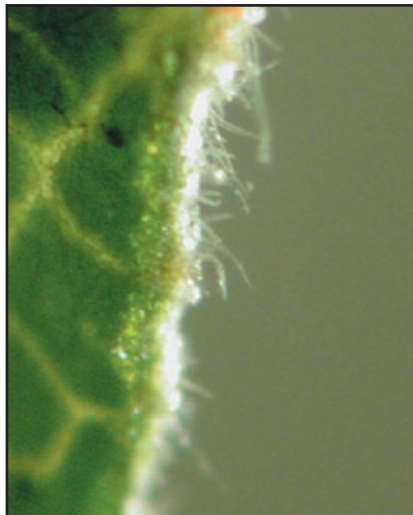
Tabelle 5.6: Die p-Werte als Maß der statistischen Unterschiedlichkeit der in Abbildung 5.3.1 aufgeführten Wasserspeicherkapazitäten an den Blattoberflächen bei einer Blattwinkelstellung von 45°, angegeben mit ihren Signifikanzniveaus (ANOVA, post-hoc LSD-Test, $n = 20$). Abkürzungen: A.g.: *Alchornea grandiflora*, C.r.: *Clethra revoluta*, C.s.: *Clusia spec.*, G.e.: *Graffenrieda emarginata*, H.a.: *Heliocarpus americanus*, I.l.: *Iserertia laevis*, P.d.: *Piptocoma discolor*, P.o.: *Podocarpus oleifolius*, P.n.: *Purdiaea nutans*, T.c.: *Tabebuia chrysantha* und V.t.: *Vismia tomentosa*.

	I.l.	P.d.	V.t.	T.c.	P.o.	G.e.	C.s.	P.n.	A.g.	H.a.	C.r.
I.l.		*	*	**	***	***	***	***	***	***	***
P.d.	0,0400		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	**	***	***	***
V.t.	0,0153	0,7236		n.s.	n.s.	n.s.	*	*	**	***	***
T.c.	0,0015	0,2543	0,4230		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	***	***
P.o.	0,0004	0,1335	0,2431	0,7166		n.s.	n.s.	n.s.	*	***	***
G.e.	0,0001	0,0658	0,1296	0,4717	0,7175		n.s.	n.s.	n.s.	***	***
C.s.	0,0000	0,0122	0,0286	0,1675	0,3082	0,5189		n.s.	n.s.	***	***
P.n.	0,0000	0,0047	0,0119	0,0878	0,1780	0,3322	0,7417		n.s.	***	***
A.g.	0,0000	0,0005	0,0015	0,0178	0,0441	0,1031	0,3164	0,5009		**	***
H.a.	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0002	0,0008	0,0066		n.s.
C.r.	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0004	0,4084	

Die Unterschiede in den Wasserspeicherkapazitäten sollten mit der Blattstruktur erklärt werden können. Wie in Abbildung 5.3.2 gezeigt, weisen die verschiedenen Arten sehr unterschiedliche makroskopische Oberflächenbeschaffenheiten auf. Allerdings muss eingeräumt werden, dass die untersuchten Blattstrukturparameter die Wasserspeicherkapazitäten nicht erklären können (Tab. 5.7). Die Behaarung ist eine der charakteristischen Oberflächenbeschaffenheiten. Wie in Abbildung 5.3.2



↑ *Piptocoma discolor*



↑ *Isertia laevis*



↑ *Tabebuia chrysantha*



↑ *Vismia tomentosa*



↑ *Graffenrieda emarginata*



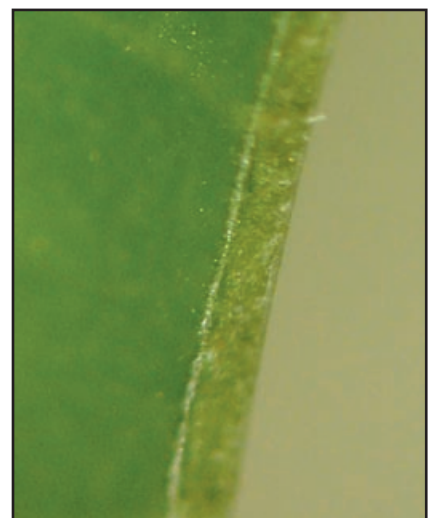
↑ *Purdiaea nutans*



↑ *Heliocarpus americanus*



↑ *Podocarpus oleifolius*



↑ *Alchornea grandiflora*

Abbildung 5.3.2: Makroskopische Blattquerschnitte der Arten *Piptocoma discolor*, *Isertia laevis*, *Tabebuia chrysantha*, *Vismia tomentosa*, *Graffenrieda emarginata*, *Purdiaea nutans*, *Heliocarpus americanus*, *Podocarpus oleifolius* & *Alchornea grandiflora*. Blattoberseiten zeigen nach links.

zu sehen ist, weisen besonders die Arten *Piptocoma discolor*, *Tabebuia chrysantha* und *Heliocarpus americanus* eine recht starke Behaarung auf. Die Wasserspeicherkapazitäten der Blätter von *Piptocoma discolor* und *Tabebuia chrysantha* sind bei einer Blattwinkelstellung von 45° signifikant unterschiedlich zu denen der Art *Heliocarpus americanus* ($p \leq 0,001$). Auch die Arten *Isertia laevis* und *Vismia tomentosa*, die beide eine leichte Behaarung auf der Blattunterseite aufweisen, zeigen signifikant unterschiedliche Wasserspeicherkapazitäten. Von den Arten, die bei dieser Auflösung keine Behaarung erkennen lassen, wie *Purdiaea nutans*, *Podocarpus oleifolius* und *Alchornea grandiflora*, zeigen nur *Purdiaea nutans* und *Alchornea grandiflora* ähnlich hohe Wasserspeicherkapazitäten. Ein Einfluss der Behaarung von Blättern auf deren Wasserspeicherkapazitäten kann hier nicht abgeleitet werden (vgl. Tab. 5.7).

Desgleichen könnte ein Vergleich der Blatt- oder Träufelspitzen die Unterschiede in den Wasserspeicherkapazitäten erklären. Die ausgeprägtesten Träufelspitzen zeigen Blätter der Art *Tabebuia chrysantha*, bei denen allerdings eher durchschnittliche Wasserspeicherkapazitäten festgestellt werden konnten und nicht ausgeprägt niedrige. Bei Blättern der Arten, die von ihren Blattformen her leichte Ansätze von Träufelspitzen zeigen, *Heliocarpus americanus*, *Piptocoma discolor*, *Purdiaea nutans*, *Podocarpus oleifolius* und *Vismia tomentosa* konnten die unterschiedlichsten Wasserspeicherkapazitäten bestimmt werden. Interessanterweise sind Arten mit den stumpfsten Blattspitzen, also *Alchornea grandiflora*, *Clethra revoluta*, *Clusia spec.*, *Graffenrieda emarginata* und *Podocarpus oleifolius* zwischen 80° und 45° Blattwinkelstellung die größten Unterschiede in den Wasserspeicherkapazitäten zu finden. Ein negativer Einfluss der Träufelspitzen auf die Wasserspeicherkapazität kann nicht ersehen werden (vgl. Tab. 5.7).

Neben den Blattspitzen könnten auch die Beschaffenheiten der Blattränder die Wasserspeicherkapazität beeinflussen. Gezackte Blattränder sind bei Blättern der Arten *Heliocarpus americanus* und in Ansätzen auch bei *Clethra revoluta* zu finden. Dies sind aber gerade die Arten, die bei 45° Blattwinkelstellung die signifikant höchsten Wasserspeicherkapazitäten zeigen. Die Zackung scheint also eher einen positiven Effekt auf die Wasserspeicherkapazität von Blättern zu haben (vgl. Tab. 5.7).

Tabelle 5.7: Übersicht über die grobe Klassifizierung der diskutierten Blattstrukturparameter der untersuchten Baumarten, sortiert nach deren Blattwasserspeicherkapazitäten bei einer Blattwinkelstellung von 45°.

Art	WSK bei 45° Blattwinkelstellung	Stärke der Blattspitze	Ausprägung Behaarung	Gezackter Blattrand
<i>Clethra revoluta</i>	111,17	+/-	-	+
<i>Heliocarpus americanus</i>	102,99	++	+	+
<i>Alchornea grandiflora</i>	79,97	-	-	-
<i>Purdiaea nutans</i>	74,82	-	+	-
<i>Clusia spec.</i>	72,10	+/-	-	-
<i>Graffenrieda emarginata</i>	67,28	+/-	-	-
<i>Podocarpus oleifolius</i>	64,22	-	+/-	-
<i>Tabebuia chrysantha</i>	61,19	++	++	-
<i>Vismia tomentosa</i>	55,74	+	+	-
<i>Piptocoma discolor</i>	53,62	++	+	-
<i>Isertia laevis</i>	37,26	+	+/-	-

5.3.2 Die Nährstoffauswaschung aus Blättern

Die Qualität des Bestandesniederschlags wird durch die Auswaschraten aus den Blattoberflächen beeinflusst (Kap. 1.1). Diese Auswaschraten wurden im Labor für verschiedene Baumarten mit dem beschriebenen SALSA-System an frischem Blattmaterial bestimmt (vgl. Kap. 4.5.2). In Abbildung 5.3.3 sind die Auswaschraten für die untersuchten Arten aufgetragen, also der Unterschied zwischen den Konzentrationen des destillierten Wassers und der jeweiligen Waschlösungen nach dem Beregnen, bezogen auf Ober- und Unterseite der Blätter. Wie in Kapitel 1.1 schon erwähnt, sind die Auswaschprozesse vom pH-Wert abhängig. Die hier angegebenen Werte sind mit destilliertem Wasser ermittelt worden, also mit einem pH-Wert von 7. Die pH-Werte des Bestandesniederschlags sind im Mittel mit 5 anzugeben, wie später in Kapitel 5.4.2 (Tab. 5.8, S. 76) näher beschrieben wird. Aufgrund der hohen Streuungen bzw. der eventuell zu geringen Anzahl an Replikaten konnten für die Leitfähigkeiten nur zwei signifikant unterschiedliche Gruppen (ANOVA, post-hoc LSD-Test, $p \leq 0,05$) ausgemacht werden: Für *Graffenrieda emarginata* \geq *Podocarpus oleifolius* \geq *Piptocoma discolor* \geq *Tabebuia chrysantha* lassen sich zueinander keine signifikanten Unterschiede feststellen, sind aber signifikant höher als *Isertia laevis* \geq *Purdiaea nutans* \geq *Heliocarpus americanus*. Gemessen an den Leitfähigkeiten sind die Auswaschraten bei *Graffenrieda emarginata* und *Podocarpus oleifolius* am höchsten. Dies gilt allerdings nicht für den Einfluss auf die Protonen- und Nährelementkonzentrationen. Blätter von *Graffenrieda emarginata* und *Piptocoma discolor* haben den größten

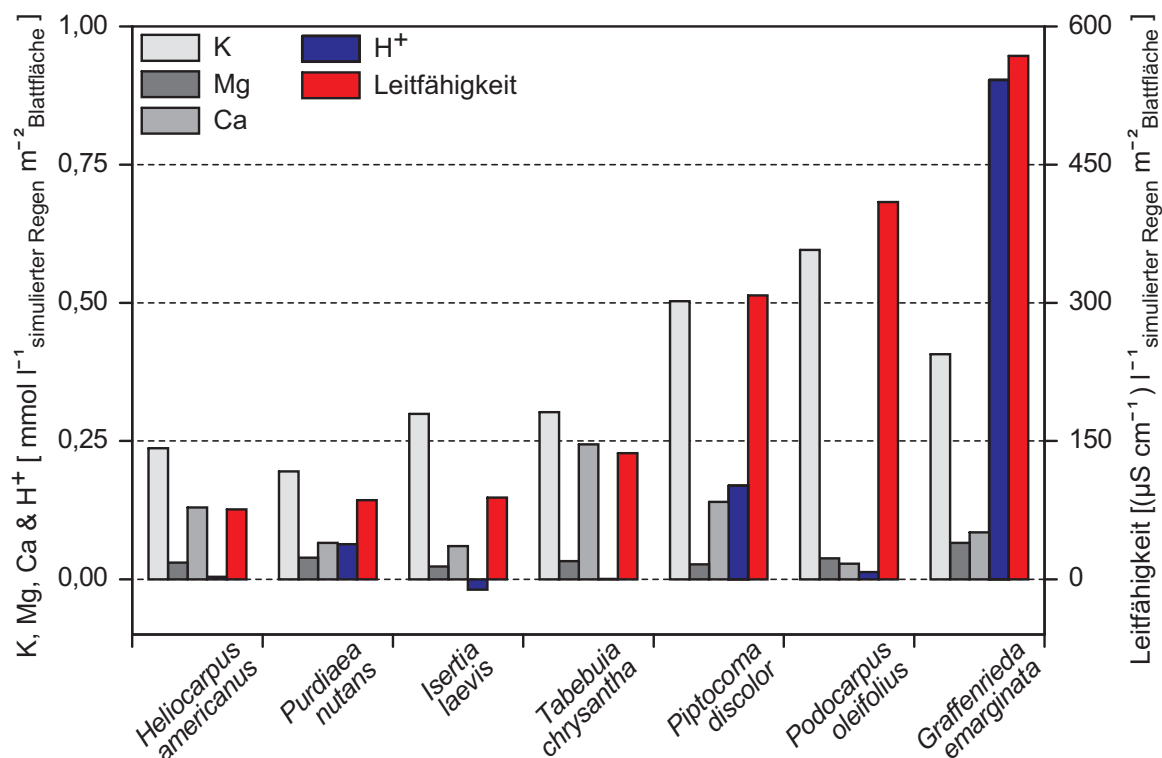


Abbildung 5.3.3: Auswaschraten, die mit dem SALSA-System ermittelt wurden, ausgedrückt als Differenz zwischen den Gehalten im destillierten Wasser und denen in der Waschlösung nach dem Beregnen. K, Mg, Ca, und Protonen [mmol l⁻¹ simulierter Regen m⁻² Blattfläche] sind auf der linken Achse und die Leitfähigkeit [(μS cm⁻¹) l⁻¹ simulierter Regen m⁻² Blattfläche] auf der rechten Achse gezeigt (n = 20).

Einfluss auf die pH-Wert-Reduzierung. Die höchsten Auswaschraten an K wurden bei Blättern der Art *Podocarpus oleifolius* gemessen, für Mg bei der Art *Purdiaea nutans* und für Ca bei der Art *Tabebuia chrysantha*. In der Waschlösung von Blättern der Art *Isertia laevis* ist die Protonenkonzentration gesunken.

Im natürlichen Bestandesniederschlag sind die Protonenkonzentrationen verringert und die Nährstoffeinträge verändert, was an späterer Stelle diskutiert wird (Kap. 6.3.2). Im Allgemeinen muss über alle Arten hinweg festgehalten werden, dass die Auswaschung von K am höchsten ist, gefolgt von Ca und Mg. Allerdings ist das Verhältnis der verschiedenen Elementkonzentrationen zueinander sehr unterschiedlich. Bei *Tabebuia chrysantha* wird fünfmal so viel Ca ausgewaschen wie Mg, bei den Arten *Heliocarpus americanus* und *Piptocoma discolor* dreimal so viel. Für *Purdiaea nutans* und *Graffenrieda emarginata* sind die Verhältnisse von Ca und Mg zueinander am geringsten abweichend. Nur bei der Art *Podocarpus oleifolius* ist das Verhältnis umgekehrt.

Zusätzlich wurden auch Unterschiede innerhalb der Arten untersucht. Der Unterschied in den Auswaschraten zwischen jungen und reifen Blättern ist in Abbildung 5.3.4 zu sehen. Die prozentuale Darstellung macht deutlich, dass die Auswaschraten der Nährelemente und im Bezug auf die Leitfähigkeit bei jungen Angiospermenblättern bei etwa 130 % liegen, die der reifen Blätter bei etwa 70 % des gemeinsamen Mittelwertes. Bei der einzigen untersuchten Gymnospermenart, *Podocarpus oleifolius*, ist dieses Verhältnis mit etwa 80 % zu 120 % umgekehrt.

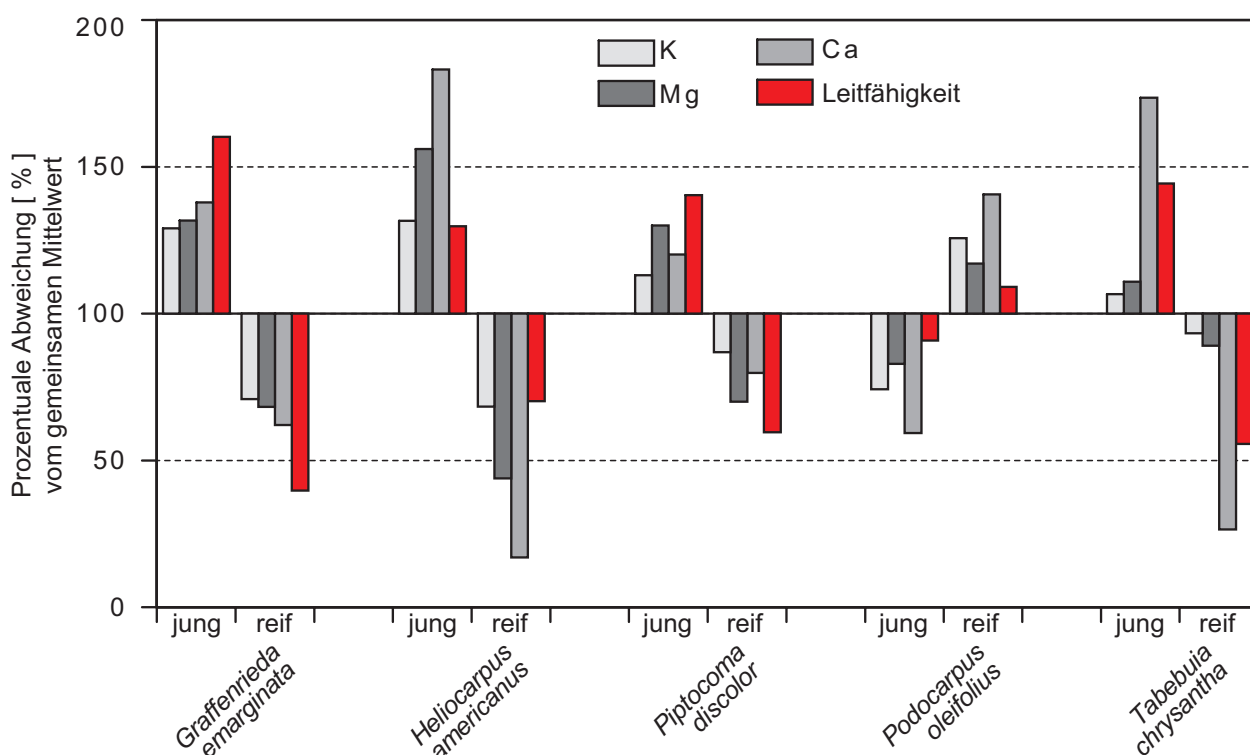


Abbildung 5.3.4: Gegenüberstellung der Auswaschraten aus jungen und reifen Blättern der angegebenen Arten, angegeben als prozentuale Abweichungen [%] von ihren jeweiligen gemeinsamen Mittelwerten je Liter Beregnungslösung und Blattfläche (n = 10).

Weiterhin konnte der Einfluss von Herbivorie auf die Auswaschraten untersucht werden (Abb. 5.3.5). Dies wurde bei der Art *Isertia laevis* realisiert, die während des Versuchszeitraums häufig durch Herbivoren geschädigt im Wald gefunden wurde. Die Blätter wurden in drei Klassen von Herbivorie eingeteilt: nicht von Herbivorie beeinträchtigt, intermediäre und starke Herbivorie. In Abbildung 5.3.5 ist zu sehen, dass die Auswaschraten von K und die Leitfähigkeiten in der Waschlösung bei den Blättern mit starkem Herbivoreneinfluss am größten sind. Für die Elemente K und Mg sind bei intermediärer Herbivorie die geringsten Auswaschraten zu finden. Außer für Ca sind die Unterschiede zwischen nicht geschädigten und intermediär geschädigten Blättern nicht sehr groß, wohingegen der Unterschied zu den stark geschädigten Blättern erheblich ist. Für Ca ist eine Abnahme der Auswaschraten mit zunehmendem Herbivoriegrad zu verzeichnen.

Allerdings muss eingeräumt werden, dass die Klassifizierung in die unterschiedlichen Herbivorie-stufen kritikanfällig ist. Die Einstufung erfolgte nach dem Anteil der geschädigten Blattfläche. Eine zeitliche Einstufung der Herbivorie war nicht möglich. Die Notwendigkeit einer genaueren Differenzierung, besonders im Bezug auf die zeitliche Einordnung der Herbivorie, wird in Kapitel 6.3.2 diskutiert.

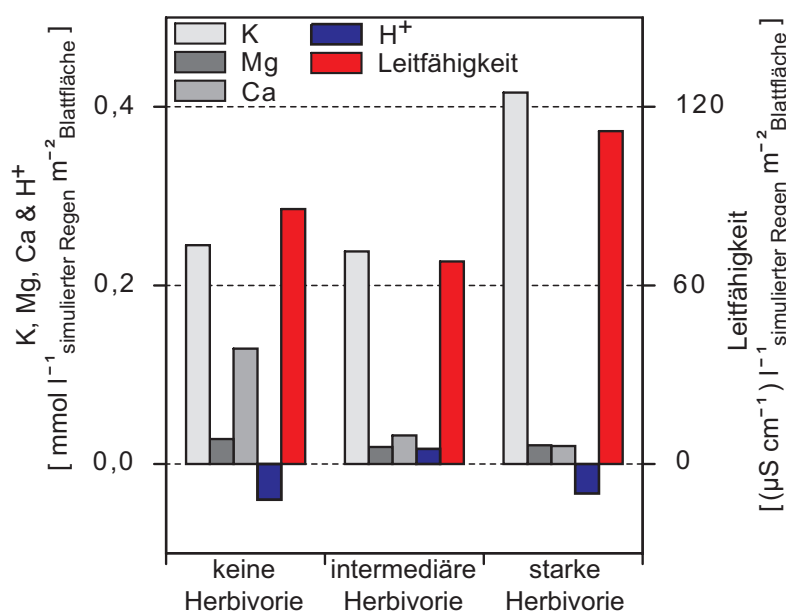


Abbildung 5.3.5: Gegenüberstellung der Auswaschraten bei *Isertia laevis*-Blättern mit unterschiedlich starker Beeinflussung durch Herbivorie (keine, intermediär und stark), angegeben je Liter simulierter Regen und m² Blattfläche (n = 10).

5.3.3 Eine Hochrechnung der Labordaten auf den Bestandesniederschlag

Es konnte im Labor mit den Blättern repräsentativ ausgewählten Baumarten eine maximale Wasserspeicherkapazität bestimmt werden, die 0,38 mm Niederschlag entspricht. Aus den Daten der Klimastation der ECSF (zur Verfügung gestellt von Paul Emck) geht hervor, dass es im untersuchten Versuchsjahr 756 Regenereignisse gegeben hat, wenn eine Regenpause von mindestens einer

Stunde zugrunde gelegt wird, und 547 Regenereignisse, wenn zwei Stunden als Evaporationszeit zwischen den Regenereignisse eingeräumt wird. Somit könnten basierend auf diesen Messungen bis zu 287 mm bzw. 208 mm Niederschlag an den Blattoberflächen zurückgehalten werden. Der Unterschied zwischen Freiland- und Bestandesniederschlag beträgt 423 mm, wie in Kapitel 5.4.2 (Tab. 5.8) noch gezeigt werden wird. Die Wasserspeicherkapazität auf den Blattoberflächen entspricht somit 67,8 % der Rückhaltekapazität des Bestandes, wenn das gesamte Wasser von den Blattoberflächen evaporieren würde und eine Stunde zur Evaporation zwischen den Regenereignissen eingeräumt wird; demgegenüber würde für zwei Stunden zwischen den Regenereignissen die Rückhaltekapazität 49,1 % betragen.

Theoretisch kann auch der maximale Anteil der Nährstoffauswaschung aus Blättern an der Zusammensetzung des Bestandesniederschlags berechnet werden. Aus dem Auswaschversuch mit dem SALSA-System wurden im Mittel über die untersuchten Arten 0,363 mmol K, 0,066 mmol Mg und 0,108 mmol Ca je Liter simulierten Regen und m² Blattfläche gemessen. Wenn nun der Regen aus destilliertem Wasser bestünde und alle Blätter des Waldes gleichmäßig befeuchtet werden würden und von einem LAI von 5,4 und 1920 mm Bestandesniederschlag ausgegangen werden könnte, könnten maximal bis zu 1470 kg ha⁻¹ a⁻¹ K, 92 kg ha⁻¹ a⁻¹ Mg und 447 kg ha⁻¹ a⁻¹ Ca im Bestandesniederschlag enthalten sein. Diese vielen hohen Werte würden weiterhin voraussetzen, dass der gesamte Regen eine gewisse Zeit auf den Blättern verweilen würde, da der Zeitfaktor eine entscheidende Rolle spielt (Kap. 1.1). Wenn davon ausgegangen wird, dass während eines Regenereignisses das Wasser auf den Blättern in gewisser Masse ausgetauscht wird, muß die Gesamtregenmenge nicht ausschlaggebend sein. Zugrunde liegen sollte die Regenmenge, die nach einem Regenereignis auf dem Blättern verbleibt. Daher können die maximalen Auswaschraten auf die Wassermenge bezogen werden, die sich auf den Blattoberflächen halten kann, also auf die maximale Wasserspeicherkapazität. Aus der Berechnung der maximalen Wasserspeicherkapazität (287 mm), ergibt sich eine maximale Auswaschrates von 220 kg ha⁻¹ a⁻¹ K, 14 kg ha⁻¹ a⁻¹ Mg und 67 kg ha⁻¹ a⁻¹ Ca.

Im Kapitel 5.4 wird näher auf die im Bestandesniederschlag gemessenen Elementgehalte eingegangen. Ein Vergleich der hier aus den Laborwerten hochgerechneten Daten mit den Daten aus den Freilandmessungen, die in Tabelle 5.8 (S. 76) zusammengestellt sind, wird in Kapitel 6.4.2 im Zusammenhang mit dem Einfluss des Kronenraums auf den Bestandesniederschlag diskutiert.

5.3.4 Die artspezifischen Unterschiede im Bestandesniederschlag

Um Artunterschiede im Bestandesniederschlag identifizieren zu können, wurde ein Versuchsaufbau herangezogen, bei dem eine Krone eines *Purdieaea nutans*-Baums in der Mitte von zwei *Graffenrieda emarginata* Kronen flankiert wird, wie in Abbildung 5.3.6 A skizziert ist. Problematisch bei diesem Versuch war die exakte Zuordnung der Positionen zu den Baumkronen. An den Rändern des Transekts, wo die Kronen der Versuchsbäume in die Kronen anderer Bäume hereinragen, war der LAI höher als auf den übrigen Positionen (Abb. 5.3.6 B). Eine Ausnahme ist die Position 10 unterhalb des Asts, der in der Skizze mit 3 beschriftet. Die Bestandesniederschlagsmengen (Abb. 5.3.6 C)

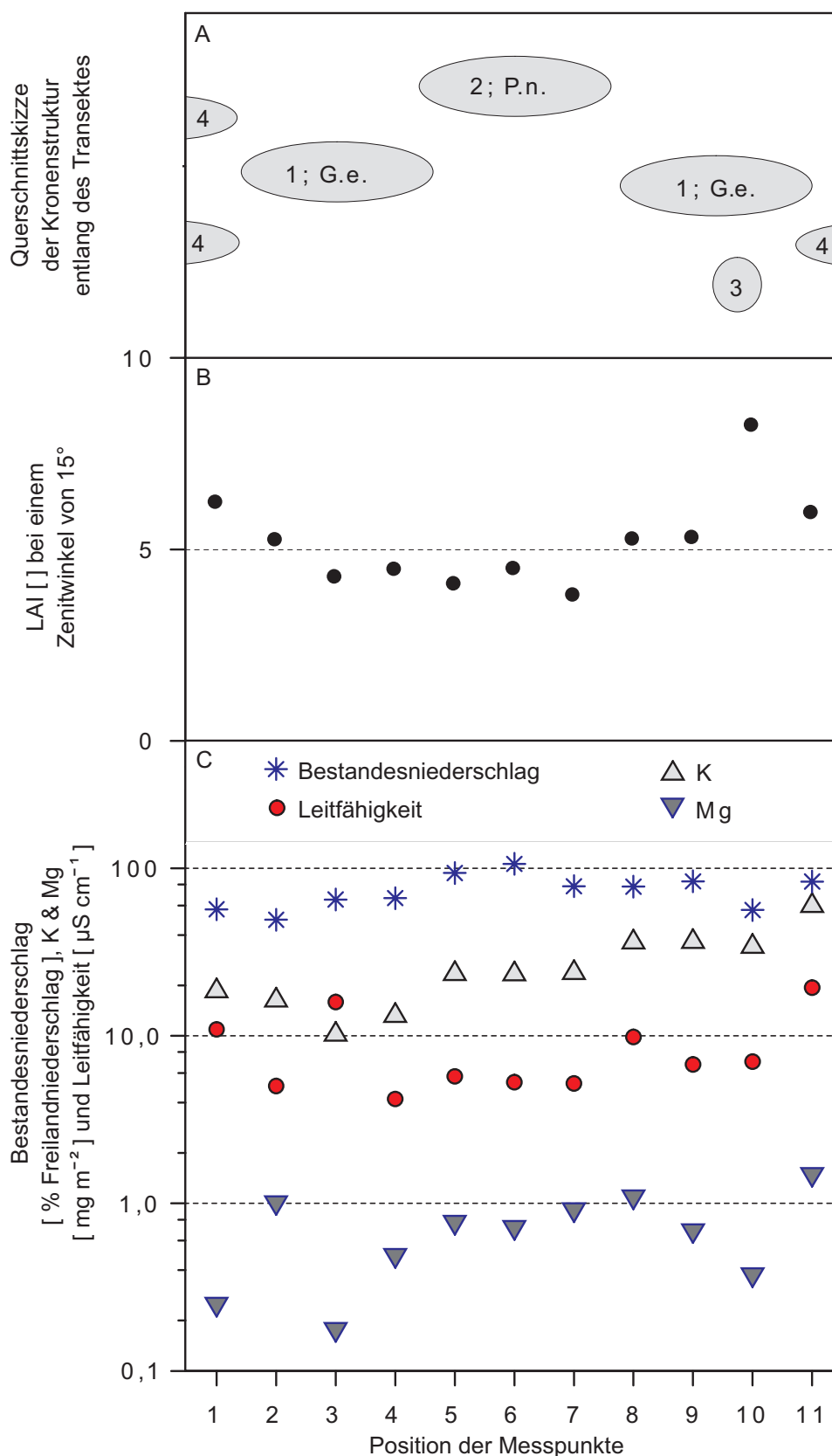


Abbildung 5.3.6: Versuchsanordnung und Ergebnisse. Abstand der Messpunkte zueinander: 34 cm. A: Querschnittsskizze des Kronenraums entlang des Transekts (1: *Graffenrieda emarginata*-Krone, 2: *Purdieaea nutans*-Krone, 3: Ast eines Baumes, der über den Sammler ragte, 4: Kronen anderer Bäume). B: LAI bei einem Zenitwinkelausschnitt von 15° []. C: Bestandesniederschlag ausgedrückt als prozentualer Freilandniederschlag [%] und die Auswaschraten (Differenz zwischen Freilandniederschlag und Bestandesniederschlag) der Leitfähigkeiten [μS cm⁻¹], K- und Mg-Mengen [mg m⁻²] auf einer logarithmischen Skala (n = 11).

sind hingegen unter der einzelnen *Purdiaea nutans*-Krone (Position 6) am höchsten. Insgesamt sind in der Mitte dieses Transekts die Niederschläge unterhalb der einzelnen Kronen höher als an den Rändern, einmal abgesehen von der Position 11, die unterhalb des Kronenabschlusses des umgebenen Bestandes lag. Unter dem Ast (in Abb. 5.3.6 A mit 3 bezeichnet) sind die Bestandesniederschlagsmengen am geringsten. In den Bestandesniederschlagsgehalten ist die Position des Astes nicht wiederzuerkennen.

Mit den kronenbezogen Bestandesniederschlagsmessungen (Kap. 4.4.2.2) sollten die Auswaschraten der Arten *Graffenrieda emarginata* und *Purdiaea nutans* im Wald identifiziert werden. Basierend auf den Ergebnissen der SALSA-System Untersuchung, müsste bei *Purdiaea nutans* der Mg-Gehalt im Bestandesniederschlag etwa 20 % der Menge des K-Gehalts erreichen, wohingegen dies für *Graffenrieda emarginata* nur 16 % wären. Weiterhin müssten die Leitfähigkeiten bei *Purdiaea nutans* nur etwa 15 % der Leitfähigkeiten von *Graffenrieda emarginata* erreichen. Diese Vorgaben sollen im Folgenden mit den Ergebnissen der Messungen im Wald verglichen werden.

In Abbildung 5.3.6 C sind die Leitfähigkeiten sowie die K- und Mg-Mengen im Bestandesniederschlag aufgetragen. Die erwähnten Vorhersagen aus den Laborversuchen können nicht wiedergefunden werden. Das bis zu Sechsfache der Leitfähigkeiten unter den *Graffenrieda emarginata* Kronen ist nicht zu ersehen, obwohl unter der *Graffenrieda emarginata*-Krone (Position 3 und 8) die höchsten Leitfähigkeiten gemessen wurden. Unter der *Purdiaea nutans*-Krone (Positionen 4 bis 7) wurden hingegen die niedrigsten Leitfähigkeiten verzeichnet. Unter *Graffenrieda emarginata*-Kronen wird etwa das Zweieinhalbfache gemessen.

Der höchste Quotient zwischen den Mg- und den K-Gehalten wurde an Position 2 gemessen. Hier wurde also das meiste Mg im Verhältnis zum K gefunden, wobei allerdings diese Position von den Kronen der anderen Bäume beeinflusst wurde. Dieser Quotient liegt auf den Positionen 4 bis 8 bei über 3 %. Auf den Positionen 3, 9 und 10 (unterhalb der Kronen von *Graffenrieda emarginata*) liegt dieser Prozentsatz zwischen 1,0 % und 1,75 %, es wird also mehr K proportional zum Mg ausgewaschen. Somit ist das Verhältnis von K zu Mg unter den Kronen von *Graffenrieda emarginata* etwa doppelt so hoch wie unter der Krone von *Purdiaea nutans*.

Sowohl für die Leitfähigkeiten als auch für das Mg-K-Verhältnis lassen sich die Tendenzen der Ergebnisse aus den Laborversuchen wiederfinden jedoch in ganz anderen Größenordnungen.

Dieser Vergleich der Laborergebnisse, also den Ergebnissen, die mit dem SALSA-System ermittelt wurden, mit den im Freiland ermittelten Ergebnissen, die nicht nur von den Blättern, sondern auch von den Ästen, Epiphyten und Wind beeinflusst wurden, wird in Kapitel 6.3.3 diskutiert.

5.4 Der Einfluss des Nährstoffeintrags auf den Boden

In Kapitel 5.2 wurde die Quantität des Bestandesniederschlags in Abhängigkeit von der Kronenstruktur dargestellt. In diesem Kapitel wird nun auf die Qualität des Bestandesniederschlags, also auf die Inhaltsstoffe, eingegangen. Hierzu sind der Freilandniederschlag (Kap. 5.4.1) und seine Veränderung bei der Passage durch den Kronenraum (Kap. 5.4.2) die ersten wichtigen Parameter. Im Weiteren soll gezeigt werden, ob die Bestandesniederschlagsqualitäten wie die Quantitäten von der Kronenstruktur (Kap. 5.4.3) und ob die Bodennährstoffverhältnisse (Kap. 5.4.4) durch den Bestandesniederschlag (Kap. 5.4.5) beeinflusst werden.

5.4.1 Die Freilandniederschlagsqualität

Insgesamt wurden in dem einjährigen Messintervall an der Klimastation auf 1950 m NN 1948 mm Freilandniederschlag gemessen, die 1,62 kg ha⁻¹ a⁻¹ K, 1,74 kg ha⁻¹ a⁻¹ Mg und 17,11 kg ha⁻¹ a⁻¹ Ca beinhalteten (Abb. 5.4.1 A). An der Messstation auf 2275 m NN (Plattform) wurden 2737 mm Niederschlag gemessen, die mit 1,31 kg ha⁻¹ a⁻¹ K, 1,00 kg ha⁻¹ a⁻¹ Mg und 6,47 kg ha⁻¹ a⁻¹ Ca geringer Mengen der gemessenen Nährelemente zeigten als auf 1950 m NN (Abb. 5.4.1 B). Die pH-Werte des Freilandniederschlags wurden mit 4,47 auf 1950 m NN und 4,65 auf 2275 m NN bestimmt. Besonders die Regenereignisse im Mai und August, die auf der höher gelegenen Messstation stärker ausfielen, tragen zu dem Unterschied in den Regenmengen zwischen den Freilandmessstationen bei. Der Ca-Eintrag ist an der Messstation auf 1950 m NN fast um das Dreifache höher. Stärkere Ca-Einträge an der Klimastation auf 2275 m NN konnten nur im Oktober 2002 gemessen werden.

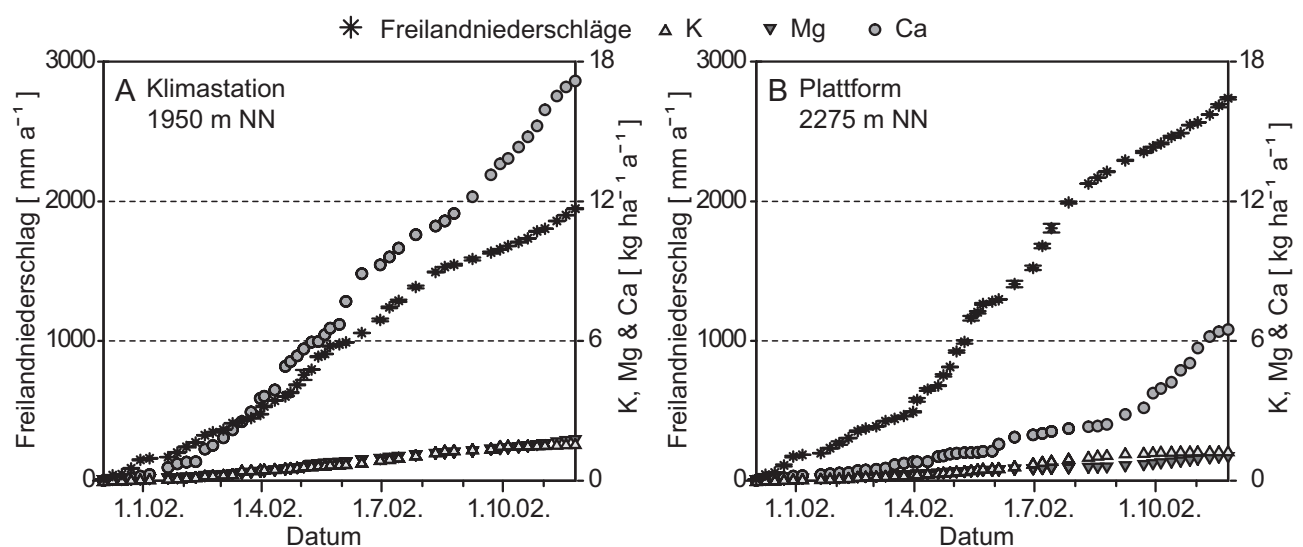


Abbildung 5.4.1: Freilandniederschläge [mm a⁻¹] und die Mengen eingetragene Elemente K, Mg und Ca [kg ha⁻¹ a⁻¹] aufsummiert über die einjährige Messkampagne vom 25.11.2001 bis zum 25.11.2002 für die beiden Freilandmessstationen auf A: 1950 m NN (Klimastation) und B: 2275 m NN (Plattform) (n = 5).

5.4.2 Die Bestandesniederschlagsqualität

Ebenso wie sich die Konzentrationen an Nährelementen im Freilandniederschlag mit zunehmender Meereshöhe verringern, reduzieren sich auch die Einträge der gemessenen Nährelemente im Bestandesniederschlag. Diese kontinuierliche Abnahme mit zunehmender Meereshöhe ist für die Untersuchungsflächen im Gratwald in Abbildung 5.4.2 A bis C gezeigt. Dieser Zusammenhang mit der Meereshöhe spricht dafür, im Weiteren auf die absoluten Messergebnisse zurückzugreifen und diese, wie schon im Kapitel 4.3.1 beschrieben, nicht als Teil des Freilandniederschlags auszudrücken.

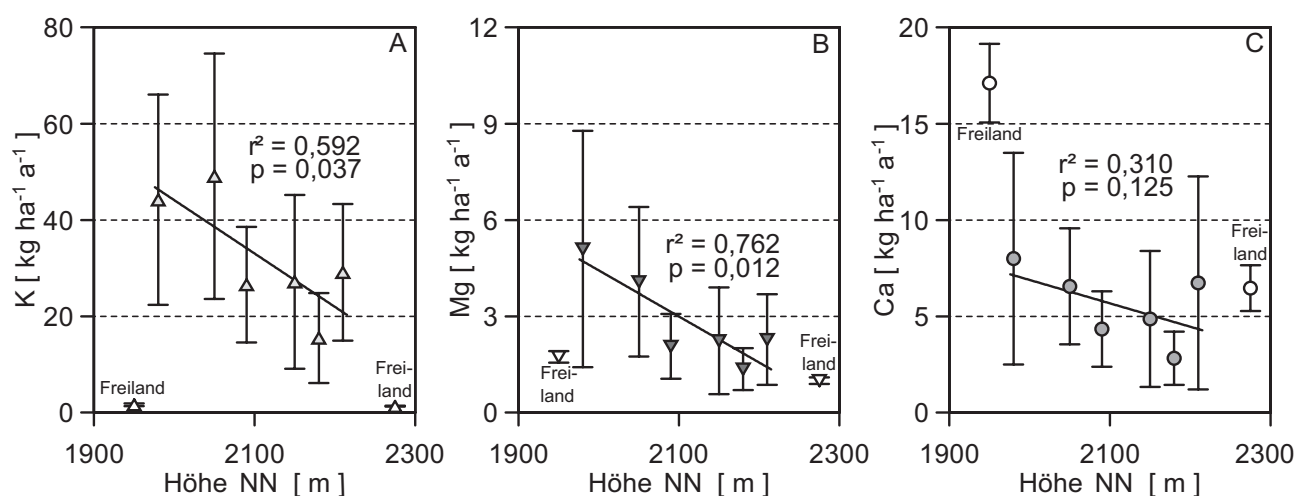


Abbildung 5.4.2: Mittelwerte der Jahreseinträge (\pm SD) an K (A), Mg (B) und Ca (C) aufgetragen gegen die Meereshöhe für die Freilandmessstationen (ungefüllt; $n = 5$) und die Untersuchungsflächen auf dem Grat (grau; $n = 9$ bzw. 13). Ausgleichsgeraden beziehen sich nur auf die Bestandesniederschläge.

Eine Beziehung zwischen der Quantität und der Qualität des Bestandesniederschlags kann im Bezug auf die über 4000 Einzelproben und 20000 Einzelmessungen festgestellt werden. In den Abbildung 5.4.3 A bis D ist für alle Bestandesniederschlagsmessungen zu sehen, dass je kleiner die Bestandesniederschlagsvolumina sind, desto größer die Leitfähigkeiten bzw. die Elementkonzentrationen sind. Dem gegenübergestellt sind in Abbildung 5.4.3 E bis H die mit dem Niederschlag eingetragenden Mengen, also Leitfähigkeiten bzw. Elementkonzentrationen multipliziert mit den Bestandesniederschlagsvolumina, auf einer logarithmischen Skala aufgetragen. Auch für die eingetragenden Mengen lassen sich Zusammenhänge mit den Bestandesniederschlagsvolumina der Einzelmessungen erkennen. Zum Einen steigt die Mindestmenge an eingetragenen Nährstoffen mit steigenden Bestandesniederschlagsvolumina. (In Ausnahmefällen wurden mit einem anderen Messgerät auch Leitfähigkeiten unter 1 gemessen, daher die Ausreißer an der Untergrenze der Leitfähigkeiten.) Zum Anderen ist aber auch zu erkennen, dass die Obergrenze der eingetragenen Nährelemente, abgesehen von einigen Ausreißern, mit zunehmendem Bestandesniederschlagsvolumen tendenziell sinkt,

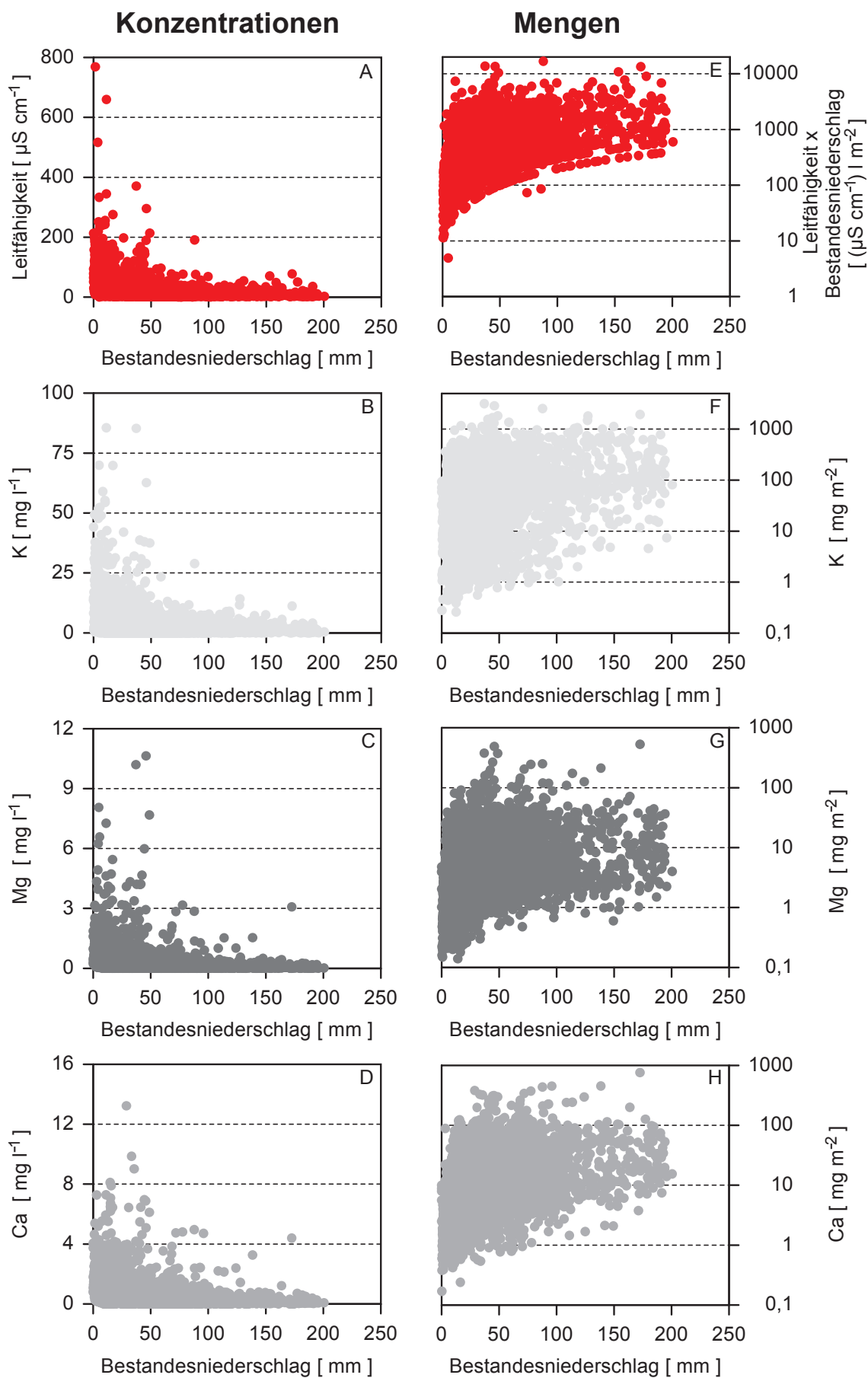


Abbildung 5.4.3: Gegenüberstellung der Konzentrationen an K (B), Mg (C) und Ca (D) [mg l^{-1}] und Summen der Leitfähigkeiten [$\mu\text{S cm}^{-1}$] (A) zu den jeweils eingetragenen Mengen je Bodenfläche [mg m^{-2}] (F bis H) und den Leitfähigkeiten je Bodenfläche [$(\mu\text{S cm}^{-1}) \text{ l m}^{-2}$] (E) auf einer logarithmischen Skala rechts ($n \approx 4000$).

nachdem sich bei den Bestandesniederschlagsmessungen mit einer Regenmenge von ca. 50 mm ein Maximum andeutet. Dies könnte mit der Verweildauer des Regens auf den Blättern zusammenhängen, was näher in Kapitel 6.4.1 diskutiert wird.

Diese Abnahme der eingetragenen Nährelemente mit zunehmenden Bestandesniederschlagsmengen zeigt sich etwas deutlicher im Bezug auf die Jahressummen an den einzelnen Messpunkten. In Abbildung 5.4.4 A bis C sind die Jahressummen der Elementeinträge und in Abbildung 5.4.4 D die Leitfähigkeiten auf die Jahressummen der Bestandesniederschlagsmengen aufgetragen. Die linearen Ausgleichsgeraden zeigen alle eine negative Steigung. Am ausgeprägtesten ist der lineare Zusammenhang für die Leitfähigkeiten ($r^2 = 0,228$). Es erscheint, dass je mehr Regen an einen Standort fällt, desto weniger Elementfracht transportiert wird.

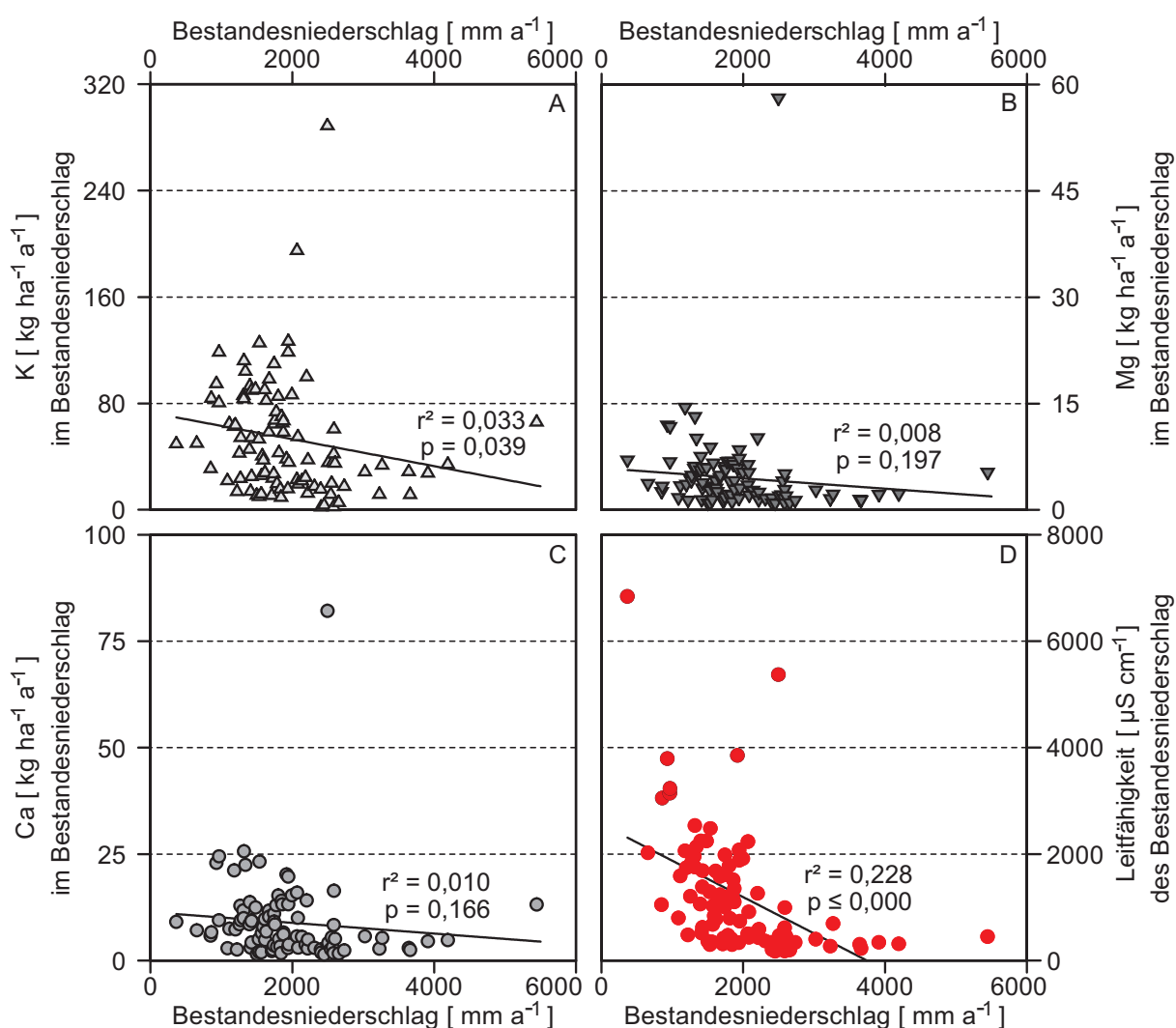


Abbildung 5.4.4: Die Summen der Jahreseinträge an K (A), Mg (B), Ca (C) [kg ha⁻¹ a⁻¹] und der Leitfähigkeiten (D) [$\mu\text{S cm}^{-1}$] der einzelnen Messpunkte aufgetragen gegen die Jahressumme der Bestandesniederschlagsmengen [mm a⁻¹] ($n = 93$). Die unterschiedlichen Skalierungen auf den y-Achsen sind zu berücksichtigen.

Die Jahressummen der Elementeinträge und der Volumina des Bestandesniederschlags als auch des Freilandniederschlags sind in Tabelle 5.8 sowie weitere Elementkonzentrationen in Tabelle 5.9

zusammengetragen. Insgesamt kommen 81,96 % des Freilandniederschlags als Bestandesniederschlag am Waldboden an. Die pH-Werte des Bestandesniederschlags steigen bei der Passage durch den Kronenraum im Mittel von 4,6 auf 5,1. Es werden also Protonen im Kronenraum angereichert. Die Jahressummen der Leitfähigkeiten sind im Bestandesniederschlag mit $1206 \mu\text{S cm}^{-1} \text{ a}^{-1}$ fast doppelt so hoch wie im Freilandniederschlag mit $649 \mu\text{S cm}^{-1} \text{ a}^{-1}$. K und Mg werden im Gegensatz zur Aufnahme von Ca aus dem Kronenraum ausgewaschen. Für K trägt der Freilandniederschlag mit $1,5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ lediglich weniger als 3% zum Jahreseintrag mit dem Bestandesniederschlag von $49,1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ bei. Beim Mg-Eintrag beträgt der Unterschied $1,37 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ im Freilandniederschlag zu $3,67 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ im Bestandesniederschlag, was 37 % des Eintrages im Wald entspricht. In der einjährigen Messreihe wurden im Mittel werden $3,1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Ca im Kronenraum angereichert.

Tabelle 5.8: Die Mittelwerte und Variationskoeffizienten (CV) [%] der Jahreseinträge der angegebenen Parameter differenziert für die einzelnen Untersuchungsflächen (n = 9 bzw. 13) und Freilandmessstationen (n = 5). Die fett gedruckten Zahlen geben die jeweiligen Mittelwerte des Bestandes- und Freilandniederschlags an.

Höhe NN [m]	Niederschlag		pH - Wert		Leitfähigkeit		K		Mg		Ca	
	ø	CV	ø	CV	ø	CV	ø	CV	ø	CV	ø	CV
	[mm]	[%]	[]	[%]	[$\mu\text{S cm}^{-1}\text{a}^{-1}$]	[%]	[$\text{kg ha}^{-1}\text{a}^{-1}$]	[%]	[$\text{kg ha}^{-1}\text{a}^{-1}$]	[%]	[$\text{kg ha}^{-1}\text{a}^{-1}$]	[%]
Fläche 12 1960	1482	25,6	5,51	142,1	2032	23,0	106,19	35,4	5,46	54,0	11,86	47,6
Fläche 7 1980	1605	17,6	5,22	98,8	1031	54,2	44,21	49,4	5,10	72,2	8,00	68,7
Fläche 11 2000	1632	29,4	5,07	205,8	2466	65,7	78,16	81,6	6,00	232,9	18,40	102,9
Fläche 13 2050	1695	23,3	5,10	92,2	1128	60,7	38,20	76,6	2,51	95,4	6,68	53,0
Fläche 10 2070	1346	28,8	5,15	230,3	1976	48,4	80,71	30,7	6,84	49,3	14,28	47,9
Fläche 2 2090	2029	27,0	5,14	59,8	578	54,3	26,58	45,2	2,07	48,8	4,35	45,1
Fläche 9 2150	2357	55,4	5,34	29,2	488	45,2	27,17	66,4	2,24	74,3	4,87	72,4
Fläche 3 2180	2568	23,8	5,25	35,0	308	31,3	15,50	60,1	1,36	47,6	2,83	49,0
Fläche 14 2210	2562	32,0	4,50	155,3	846	116,2	24,78	61,3	1,43	102,2	6,83	83,9
Mittelwerte	1920	29,2	5,09	116,5	1206	55,5	49,06	56,3	3,67	86,3	8,68	63,4
Freiland 1950	1948	4,7	4,47	12,7	879	7,5	1,62	18,4	1,74	10,3	17,11	11,9
Freiland 2275	2737	6,8	4,65	16,2	419	14,8	1,31	6,9	1,00	10,5	6,47	18,4
Mittelwerte	2343	5,8	4,55	14,5	649	11,2	1,46	12,7	1,37	10,4	11,79	15,2

Die in Tabelle 5.9 dargestellten Verbindungen und Elemente wurden in den Proben bestimmt, die im Oktober 2002 genommenen worden waren und eingefroren transportiert wurden (vgl. Kap. 4.4.2.1). Da die zeitliche Variabilität über ein Jahr nicht für alle Elemente eingeschätzt werden kann, wurde nicht auf die Jahreseinträge hochgerechnet. Mit Blick auf die Tabelle 5.9 wird ersichtlich, dass bei fast allen aufgeführten Verbindungen und Elementen eine Auswaschung aus dem Kronenraum stattfindet. Die Ausnahme ist Pb, für das mit einer neunfach höheren Konzentration im Freilandniederschlag ($29,0 \mu\text{g l}^{-1}$) als im Bestandesniederschlag ($3,2 \mu\text{g l}^{-1}$) eine Anreicherung im Kronenraum festzustellen ist. Rb, Cu und Stickstoffverbindungen lassen sich mit der Ausnahme von Nitrat

Tabelle 5.9: Die Mittelwerte und Variationskoeffizienten (CV) [%] der Jahreseinträge der angegebenen Parameter differenziert für die einzelnen Untersuchungsflächen (n = 9 bzw. 13) und Freilandmessstationen (n = 5). Die fettgedruckten Zahlen geben die jeweiligen Mittelwerte des Bestandes- und Freilandniederschlags an.

Höhe [m]	Nitrat		Ammonium		organisch. N		Phoshat		P		Mn		Cu		Rb		Sr		Pb	
	Ø [mg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [mg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [mg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [mg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [µg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [µg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [µg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [µg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [µg l ⁻¹] [%]	CV	Ø [µg l ⁻¹] [%]	CV
Fläche 12 1960	0,23	44,8	0,15	104,0	0,63	31,0	136,0	96,8	173,6	79,1	2,90	58,9	2,38	43,9	12,69	50,6	8,24	24,4	2,76	55,1
Fläche 7 1980	0,09	54,3	0,06	139,0	0,34	89,1	3,0	159,6	15,9	91,9	33,78	229,5	1,54	81,7	11,47	83,5	10,43	123,0	2,00	39,9
Fläche 11 2000	0,25	60,5	0,23	117,4	0,48	69,8	63,9	88,3	71,6	82,0	1,02	91,5	0,75	116,2	7,66	52,3	5,60	60,4	2,58	94,3
Fläche 13 2050	0,09	135,2	0,17	139,8	0,34	129,9	93,9	183,7	106,8	165,8	7,72	214,7	0,39	183,5	7,74	97,7	2,83	88,9	3,33	93,8
Fläche 10 2070	0,56	181,1	0,19	42,4	0,51	72,7	179,5	101,4	199,1	93,0	6,53	204,9	1,56	49,0	12,71	46,8	10,00	80,0	5,83	106,9
Fläche 2 2090	0,06	111,9	0,01	282,8	0,17	98,2	1,7	165,8	21,3	26,5	5,78	103,5	1,27	53,3	6,67	62,7	4,04	73,9	3,16	94,5
Fläche 9 2150	0,13	62,5	0,02	143,0	0,16	96,3	4,1	227,0	12,7	100,2	3,57	103,8	0,70	86,2	3,96	74,9	3,63	60,2	3,22	92,1
Fläche 3 2180	0,03	187,1	0,01	187,3	0,02	194,9	0,0	0,0	14,8	17,5	1,30	43,8	0,55	73,7	1,93	78,6	1,89	40,1	2,15	81,4
Fläche 14 2210	0,12	44,2	0,02	183,2	0,17	174,3	6,8	10,0	7,8	16,9	2,95	169,6	0,38	108,7	1,91	74,1	2,14	101,7	4,00	219,2
Mittelwerte	0,17	98,0	0,09	148,8	0,31	106,2	54,3	114,7	69,3	74,8	7,28	135,6	1,06	88,5	7,41	69,0	5,42	72,5	3,23	97,5
Freiland 1950	0,00	0,0	0,00	0,0	0,00	0,0	5,8	5,9	12,7	115,1	0,19	200,0	0,00	0,0	0,00	0,0	2,37	9,9	37,85	23,3
Freiland 2275	0,07	81,7	0,00	0,0	0,00	0,0	5,4	1,8	6,7	19,1	0,50	90,7	0,00	0,0	0,00	0,0	1,74	7,5	20,18	54,7
Mittelwerte	0,03	40,8	0,00	0,0	0,00	0,0	5,6	3,8	9,7	67,1	0,35	145,4	0,00	0,0	0,00	0,0	2,05	8,7	29,01	39,0

nur an der Freilandmessstation auf 2275 m NN im Freilandniederschlag nicht nachweisen, sind aber im Bestandesniederschlag nachweisbar.

Ebenso wie die Bestandesniederschlagsmengen (Kap. 5.2) sind auch die Nährstoffeinträge durch den Bestandesniederschlag sehr heterogen. Um diese Heterogenitäten gegenüberstellen zu können, sind in den Tabellen 5.8 und 5.9 die CVs angegeben. Der mittlere CV der Bestandesniederschlagsquantitäten der Untersuchungsflächen ist mit 29 % nur halb so groß wie die mittleren CVs der pH-Werte, Leitfähigkeiten und K-, Mg- und Ca-Einträge. Dieser Trend zeigt sich auch an den gemessenen Konzentrationen von Nitrat, Ammonium, organischem Stickstoff, Phosphat, P, Mn, Cu, Rb, Sr und Pb in Tabelle 5.9. Im Vergleich der CVs ist Ammonium (149 %) als der heterogenste Bestandesniederschlagsbestandteil aufzuführen, gefolgt von Mn (136 %) und Phosphat (115 %). Im Mittel zeigen die Konzentrationen des Bestandesniederschlag einen CV von 100 %. Insgesamt sind die Heterogenitäten der Elementfracht also größer als die der Bestandesniederschlagsmengen.

Als ein Beispiel für die unterschiedlichen räumlichen Verteilungen auf der Fläche sind in Abbildung 5.4.5 die Verteilungen der Rb-Konzentration für zwei Untersuchungsflächen gezeigt. Rb eignet sich dafür besonders gut, da es im Freilandniederschlag nicht nachgewiesen werden konnte (Tab. 5.9). Somit muss das gesamte Rb im Bestandesniederschlag aus dem Kronenraum ausgewaschen und durch diesen verteilt worden sein. Die Rb-Konzentrationen im Bestandesniederschlag in den Flächen 11 und 13 sind mit $7,7 \mu\text{g l}^{-1}$ identisch. Der CV in der Fläche 11 wurde mit 52 % berechnet, die Konzentrationen liegen zwischen $3,8 \mu\text{g l}^{-1}$ und $17,2 \mu\text{g l}^{-1}$. Diese Fläche 11 (Abb. 5.4.5 A) erscheint recht homogen im Gegensatz zur Fläche 13 (Abb. 5.4.5 B), für die ein CV von 98 % berechnet wurde. Die Konzentrationen reichen von $1,5 \mu\text{g l}^{-1}$ bis $32,4 \mu\text{g l}^{-1}$.

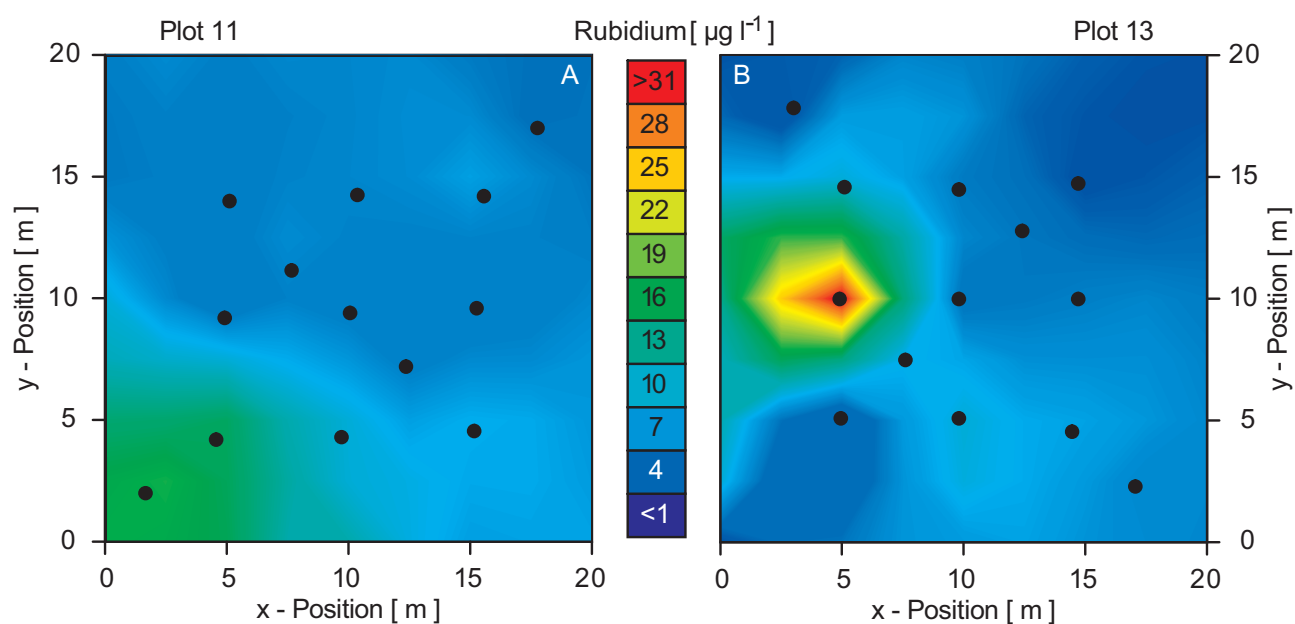


Abbildung 5.4.5: Eine exemplarische Gegenüberstellung der Verteilung der Rb-Konzentrationen [$\mu\text{g l}^{-1}$] im Bestandesniederschlag als Interpolationsdiagramm für die Untersuchungsflächen 11 und 13. Die Kreise in den Interpolationsdiagrammen stellen die Messpunkte dar. Je weiter die Entfernung zu den Messpunkten desto ungenauer sind die Interpolationswerte.

5.4.3 Die Kronenstruktur und die Bestandesniederschlagsqualität

Im Kapitel 5.2.3 wurde auf die Beziehungen zwischen Kronenstruktur und Bestandesniederschlagsquantitäten hingewiesen. Ein Einfluss der Kronenstruktur auf die Bestandesniederschlagsqualitäten wird in Abbildung 5.4.6 A bis C ebenfalls an dem Beispiel von Rb gezeigt. Die Kronenöffnungen, LAI und direkten Strahlungswerte sind auf die Rb-Konzentrationen des Bestandesniederschlags aufgetragen. An Standorten mit geringeren Strahlungswerten und Kronenöffnungen wird mehr Rb mit dem Bestandesniederschlag ausgewaschen ($r^2 = 0,198$ bzw. $r^2 = 0,186$). Für die LAI-Werte lassen sich diese Abhängigkeiten nicht feststellen ($r^2 = 0,004$). Dies entspricht den gleichen Tendenzen, die für die Bestandesniederschlagsquantitäten in Kapitel 5.2.3 gefunden wurden, und wird in Kapitel 6.4.2 diskutiert.

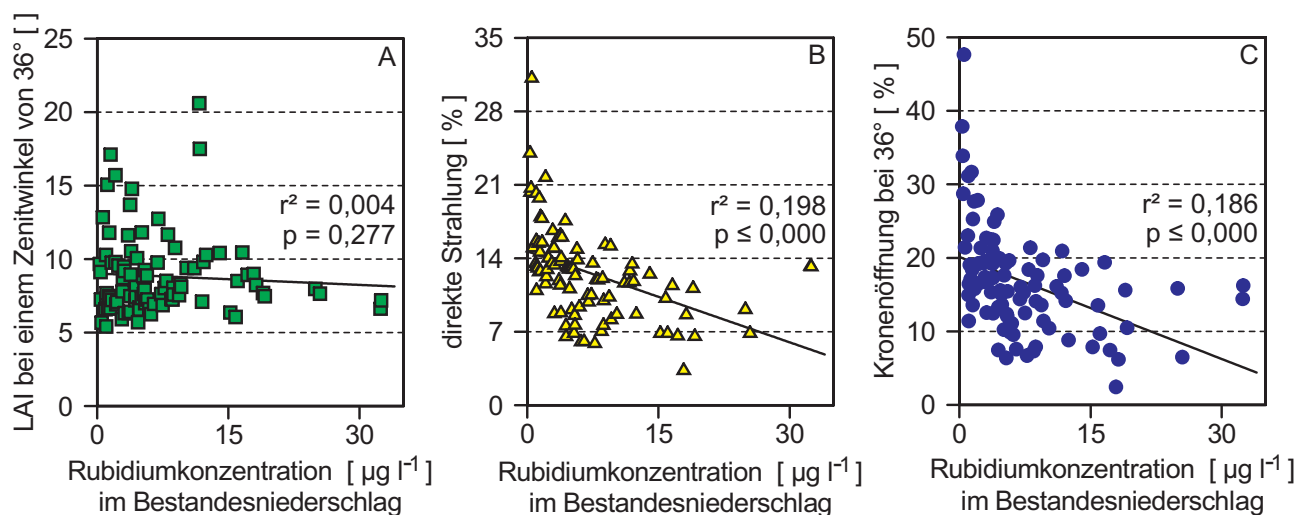


Abbildung 5.4.6: Die Kronenstruktur beschreibenden Parameter LAI-Werte [] (A; $n = 93$), direkte Strahlung [%] (B; $n = 92$) und Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36° [%] (C; $n = 93$) aufgetragen gegen die Rb-Konzentrationen im Bestandesniederschlag [$\mu\text{g l}^{-1}$].

5.4.4 Die Bodennährstoffverhältnisse

Die K-, Mg- und Ca-Gehalte im Boden sind in Abbildung 5.4.7 A zusammengefasst. Festzustellen ist, dass in den Ammoniumacetatextrakten höhere Mengen an Nährstoffen nachweisbar sind und in den oberen 10 cm Bodenschicht mehr Nährstoffe als in der Bodenschicht 10 - 20 cm Tiefe zu finden sind. In der Abbildung 5.4.7 B sind die CVs zu diesen Nährstoffgehalten aufgetragen. Dass alle CVs über die 93 Messpunkte über 50 % liegen zeigt, dass die Nährelemente sehr heterogen im Boden verteilt sind. Die CVs der Ca-Gehalte sind für alle Extrakte und Bodenhorizonte höher als die von Mg und K. In der Bodenschicht 10-20 cm sind für alle drei Elemente leicht erhöhte CVs zu finden.

Anders sieht die Verteilung der Nährstoffe im Boden aus, wenn für die einzelnen Untersuchungsflächen differenziert wird. In Tabelle 5.10 sind die Gehalte für K, Mg, Ca, Al, Mn und Na der

Tabelle 5.10: Die Leitfähigkeiten [$\mu\text{S cm}^{-1}$], die pH-Werte [] sowie K-, Mg-, Ca-, Al-, Mn- und Na-Gehalte [mg kg^{-1}] in den Ammoniumacetat- und Wasserextrakten für die Bodentiefen 0-10 cm und 10-20 cm für die einzelnen Untersuchungsflächen mit Mittelwerten und Variationskoeffizienten (CV) [%] ($n = 9$ bzw. 13). Die fett gedruckten Zahlenreihen geben die jeweiligen Mittelwerte über alle Untersuchungsflächen an.

			K [mg kg^{-1}]		Mg [mg kg^{-1}]		Ca [mg kg^{-1}]		Al [mg kg^{-1}]		Mn [mg kg^{-1}]		Na [mg kg^{-1}]		
	\emptyset	CV[%]	\emptyset	CV[%]	\emptyset	CV[%]	\emptyset	CV[%]	\emptyset	CV[%]	\emptyset	CV[%]	\emptyset	CV[%]	
0 - 10 cm Bodentiefe	Leitfähigkeit						Ammoniumacetatextrakte								
	Fläche 12	78,83	71,6	379,9	63,9	453,3	65,7	1908,0	85,9	33,50	52,9	72,94	101,8	150,21	22,3
	Fläche 7	113,13	28,9	455,7	37,6	324,5	39,1	170,3	59,0	22,68	44,5	9,75	68,1	119,66	51,3
	Fläche 11	41,78	43,0	172,2	88,1	212,3	91,0	1074,6	112,1	22,29	31,2	22,69	63,5	131,95	10,1
	Fläche 13	86,45	14,0	609,0	22,1	532,2	35,1	204,6	23,3	6,62	20,5	4,91	66,2	167,13	6,2
	Fläche 10	50,01	65,6	320,0	82,9	402,3	67,5	1511,9	71,3	20,76	40,5	32,00	139,0	130,46	6,3
	Fläche 2	92,57	13,4	502,0	24,6	355,4	47,7	72,9	65,8	8,50	11,5	3,32	59,4	41,16	72,4
	Fläche 9	90,14	36,2	564,7	10,7	360,3	41,2	235,7	32,3	11,95	13,4	5,78	81,1	166,16	6,2
	Fläche 3	86,21	18,7	505,4	32,7	416,9	55,6	222,2	109,8	15,66	54,7	13,16	99,0	44,60	62,2
	Fläche 14	76,21	35,4	725,6	50,6	267,4	54,2	227,9	38,5	14,51	75,2	3,22	86,2	165,43	6,8
	\emptyset	79,5	36,3	470,5	45,9	369,4	55,2	625,3	66,5	17,4	38,3	18,6	84,9	124,1	27,1
0 - 10 cm Bodentiefe	pH-Werte						Wasserextrakte								
	Fläche 12	4,78	104,4	179,7	58,0	59,9	41,7	118,1	50,4	95,26	31,7	12,20	62,0	10,00	24,5
	Fläche 7	3,72	63,0	194,9	37,0	39,3	38,5	9,2	63,2	97,43	56,4	1,87	63,7	12,82	19,0
	Fläche 11	4,64	68,3	91,7	65,8	33,1	53,6	82,4	67,4	84,79	24,6	6,51	71,4	8,22	27,5
	Fläche 13	3,78	40,2	228,6	37,1	48,2	63,5	8,0	55,7	41,46	47,9	0,89	72,3	17,07	20,5
	Fläche 10	4,83	91,2	167,9	71,5	51,9	49,9	98,8	50,6	78,10	29,0	3,95	91,1	9,45	28,6
	Fläche 2	3,95	44,2	162,4	31,5	24,7	82,2	4,8	77,1	14,86	93,2	0,42	75,7	18,58	55,6
	Fläche 9	3,87	90,3	201,0	20,4	28,1	64,7	6,0	56,5	51,31	41,1	0,61	65,7	16,60	33,1
	Fläche 3	4,07	45,7	160,1	53,1	22,0	96,0	8,3	66,7	52,05	51,5	0,96	119,0	21,36	44,6
	Fläche 14	3,82	42,5	262,2	49,8	19,9	114,9	6,9	78,6	67,60	35,8	0,55	116,9	15,13	32,8
	\emptyset	4,0	65,5	183,2	47,1	36,3	67,2	38,1	62,9	64,8	45,7	3,1	82,0	14,4	31,8
10 - 20 cm Bodentiefe	Leitfähigkeit						Ammoniumacetatextrakte								
	Fläche 12	38,18	23,3	104,6	38,8	132,7	59,4	708,6	83,4	20,80	34,6	15,22	114,0	133,48	16,7
	Fläche 7	131,23	25,3	162,4	70,2	110,7	38,6	110,0	13,4	24,67	55,7	1,42	94,1	130,40	9,9
	Fläche 11	37,74	62,0	94,6	113,9	119,0	111,0	717,2	161,4	14,99	48,7	10,84	103,8	128,90	8,4
	Fläche 13	89,64	27,8	522,1	33,9	308,1	67,2	147,7	13,5	4,30	23,6	2,45	47,8	157,35	6,1
	Fläche 10	39,42	25,5	82,0	43,5	195,4	145,7	494,7	78,4	16,15	56,4	4,38	110,9	137,20	38,2
	Fläche 2	93,48	18,4	402,5	20,0	292,8	65,3	129,0	12,8	6,08	17,4	0,41	126,1	160,52	9,0
	Fläche 9	51,02	35,4	372,0	35,0	172,8	47,2	142,1	11,1	5,10	41,6	1,94	62,3	142,36	7,2
	Fläche 3	69,64	45,4	279,3	59,2	258,2	74,2	133,8	18,4	6,41	28,6	0,64	123,8	141,39	10,7
	Fläche 14	58,49	43,1	565,4	49,2	162,6	49,3	154,3	17,6	7,73	70,2	1,63	58,1	159,41	10,8
	\emptyset	67,7	34,0	287,2	51,5	194,7	73,1	304,2	45,6	11,8	41,9	4,3	93,4	143,4	13,0
10 - 20 cm Bodentiefe	pH-Werte						Wasserextrakte								
	Fläche 12	4,65	53,6	58,4	36,4	21,4	49,9	53,1	77,5	100,00	34,1	4,46	77,0	6,97	25,7
	Fläche 7	3,62	37,6	89,0	41,1	23,2	70,5	5,8	38,8	124,23	42,6	1,05	85,2	10,47	30,2
	Fläche 11	4,41	91,9	55,8	80,8	17,0	73,6	49,7	115,7	81,75	23,7	2,80	62,9	6,67	33,9
	Fläche 13	3,53	23,5	152,2	37,7	15,1	83,7	3,1	44,9	6,41	57,7	0,26	76,2	16,50	19,4
	Fläche 10	4,47	59,3	46,5	13,8	23,1	63,2	33,8	30,1	75,09	32,4	1,12	53,7	7,00	42,1
	Fläche 2	3,79	33,6	97,1	23,3	7,6	97,0	1,5	41,4	9,26	92,9	0,11	50,4	10,87	25,8
	Fläche 9	4,01	51,6	137,7	26,2	10,4	81,9	2,6	44,5	33,63	46,2	0,21	50,2	12,44	39,6
	Fläche 3	4,05	45,4	83,2	38,7	6,1	88,1	2,4	44,3	33,70	51,4	0,12	63,9	9,77	53,0
	Fläche 14	3,82	49,3	167,9	50,7	8,2	83,6	3,8	91,3	49,60	71,9	0,18	69,3	13,29	27,6
	\emptyset	3,9	49,5	98,6	38,7	14,7	76,8	17,3	58,7	57,1	50,3	1,1	65,4	10,4	33,0

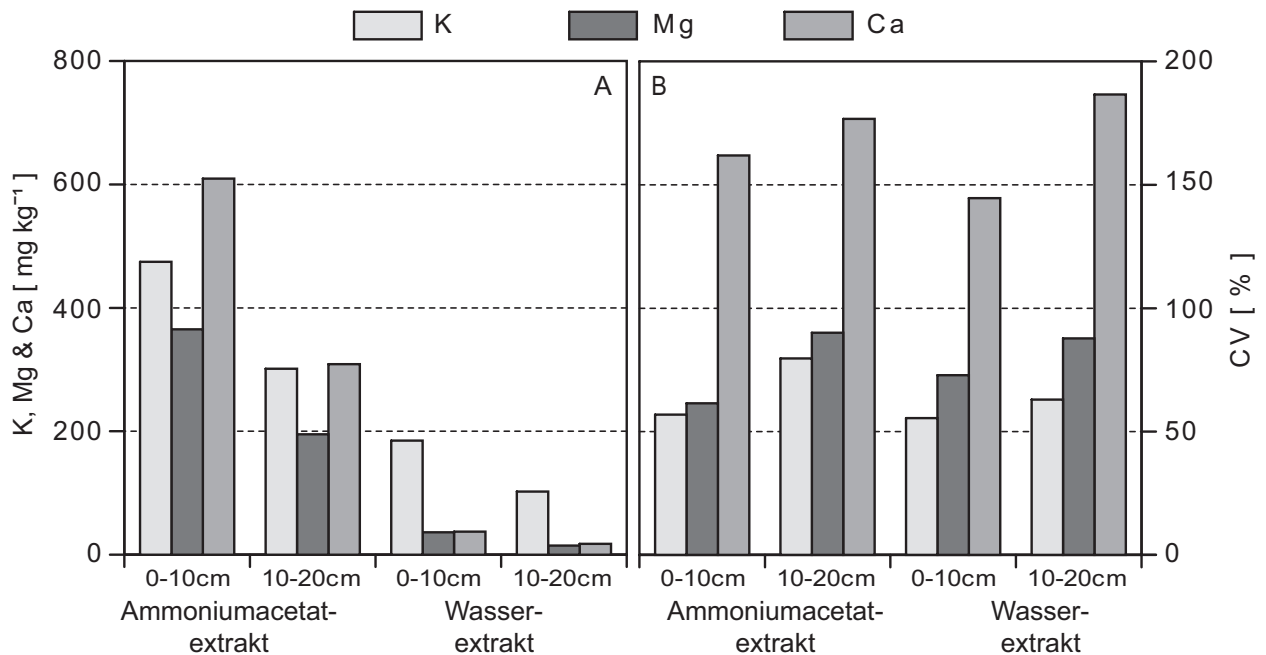


Abbildung 5.4.7: (A) Mittelwert der K-, Mg- und Ca-Gehalte [mg kg^{-1}] in den Ammoniumacetat- und Wasserextrakten der Bodentiefen 0-10 cm und 10-20 cm und (B) deren Variationskoeffizienten (CV) [%] über alle Messpunkte ($n = 93$).

Wasser- und Ammoniumacetatextrakte der beiden untersuchten Bodenschichten aufgeführt. Diese Differenzierung unterstreicht die heterogene Verteilung im Boden, da sich die Mittelwerte der einzelnen Untersuchungsflächen sehr stark unterscheiden. Für Ca wurde in der Untersuchungsfläche 12 mit 1908 mg kg^{-1} Ca ein mehr als 25fach höherer Wert gemessen als in der Fläche 2 mit $72,8 \text{ mg kg}^{-1}$ Ca. Der pH-Wert des Bodens liegt um 4. In allen Ammoniumacetatextrakten wurde mehr Nährstoffe nachgewiesen als in den Wasserextrakten, mit Ausnahme von Al. Dies ist hier nicht eindeutig herleitbar. Grund dafür könnten die unterschiedlichen Oxidationsstufen von Al sein, die bei verschiedenen pH-Werten ihr Löslichkeitsmaximum zeigen. Da die pH-Werte der Extrakte nicht mitprotokolliert wurden, kann dieser Frage leider nicht näher nachgegangen werden.

Die Verteilung von Mn ist mit 81 % am heterogensten, gefolgt von der Verteilung von Mg mit 68 %. Am wenigsten heterogen sind die Na-Gehalte (26 %). Die Leitfähigkeiten sind mit 35 % weniger heterogen als die pH-Werte mit 58 %. Das mobile K ist mit einem CV von 46 % intermediär heterogen. Damit ist die Heterogenität des Bodens wesentlich geringer als die der Bestandesniederschläge.

5.4.5 Der Einfluss des Bestandesniederschlags auf die Bodennährstoffgehalte

Die in Abbildung 5.4.8 aufgetragenen pH-Werte und Leitfähigkeiten der Bodenextrakte für die beiden Bodenhorizonte sind im Zusammenhang mit den Werten des Bestandesniederschlags dargestellt. Für die pH-Werte (Abb. 5.4.8 A) zeigt sich, dass die Boden-pH-Werte saurer sind als die des Bestandesniederschlags. Mit höherem Protoneneintrag sind auch niedrigere pH-Werte im Boden festzustellen, wobei dies als linearer Zusammenhang im Bodenhorizont 0-10 cm ausgeprägter ist ($r^2 = 0,419$) als im Bodenhorizont 10-20 cm ($r^2 = 0,316$). Für die Leitfähigkeiten

(Abb. 5.4.8 B) lässt sich ein entgegengesetzter Trend zwischen Bestandesniederschlägen und Bodenextrakten erkennen. Insgesamt sind die Leitfähigkeiten in den Bodenextrakten größer als in den Bestandesniederschlägen. Die negative Steigungen sprechen dafür, dass niedrigere Leitfähigkeiten in der Bodenlösung an Messpunkten mit höheren Leitfähigkeiten des Bestandesniederschlags zu finden sind. Dieser Trend ist, wenn auch nur gering, im Gegensatz zu den Protonenkonzentrationen für den Bodenhorizont 10-20 cm ausgeprägter.

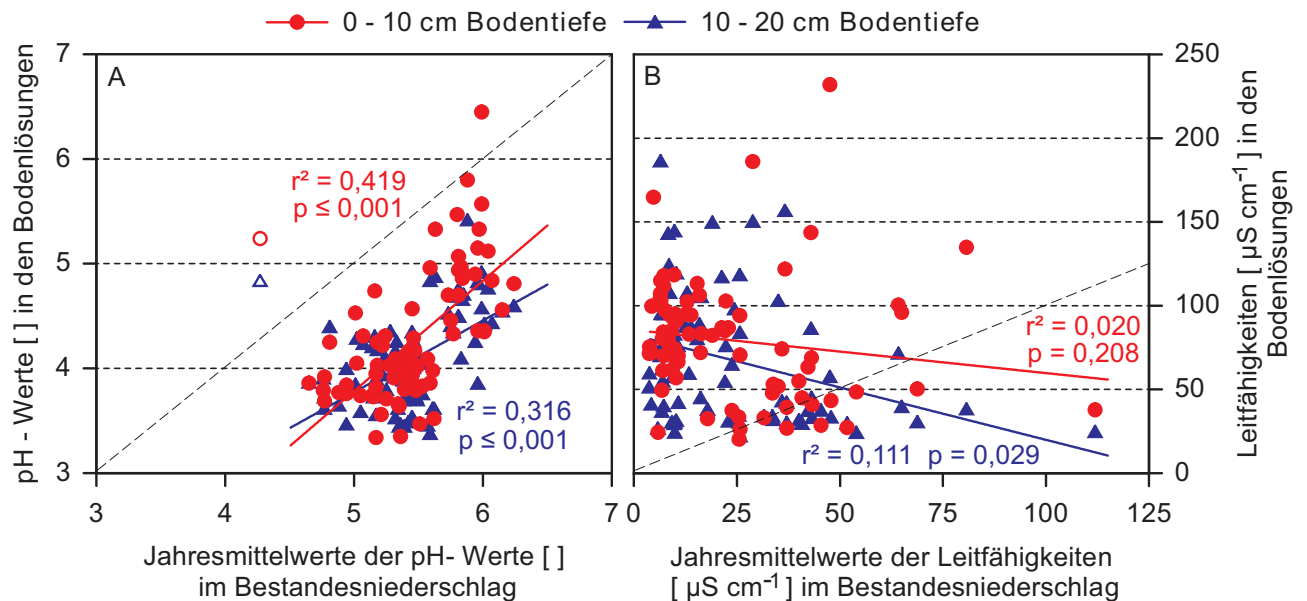


Abbildung 5.4.8: Die pH-Werte [] (A) und Leitfähigkeiten [$\mu\text{S cm}^{-1}$] (B) in den Bodenlösungen sind aufgetragen gegen die Jahresmittelwerte der pH-Werte [] (A) und der Leitfähigkeiten [$\mu\text{S cm}^{-1}$] (B) im Bestandesniederschlag ($n = 93$). Die 1:1 Linie ist gestrichelt dargestellt. Für die Ausgleichsgeraden wurde in Abbildung A die ungefüllten Messpunkte oberhalb der 1:1 Linie als Extremwerte berechnet und nicht berücksichtigt.

Für die anderen untersuchten Elemente ergibt sich ebenfalls ein uneinheitliches Bild (Abb. 5.4.9). Die insgesamt sehr niedrigen r^2 zeigen, dass lineare Beziehungen nicht zu finden sind. Es können jedoch Trends aufgezeigt werden.

Für K zeigt sich, dass geringere Konzentrationen in den Bodenextrakten an Messpunkten mit höherem K-Eintrag zu finden sind (Abb. 5.4.9 A & E). Für Mg lassen sich in den Ammoniumacetat-extrakten keine Zusammenhänge mit den Bestandesniederschlagseinträgen finden (Abb. 5.4.9 B). In den Wasserextrakten (Abb. 5.4.9 F) zeigt sich ein erhöhter Gehalt in den Bodenextrakten an Messpunkten mit höheren Mg-Eintrag. Für Ca ist dieser Anstieg der Konzentrationen in den Bodenextrakten mit steigendem Eintrag durch den Bestandesniederschlag eindeutiger zu erkennen (Abb. 5.4.9 C & G) und für beide Extraktionsverfahren in der oberen Bodenschicht ausgeprägter. Am ersichtlichsten erscheint dieses Bild in beiden Extrakten und Horizonten für die Al-Gehalte (Abb. 5.4.9 D & H).

Auf der Ebene der Untersuchungsflächen lassen sich diese Trends bestätigen. In Abbildung 5.4.10 sind Mittelwerte der Bodenextrakte je Untersuchungsfläche auf die Mittelwerte der Bestandesnieder-

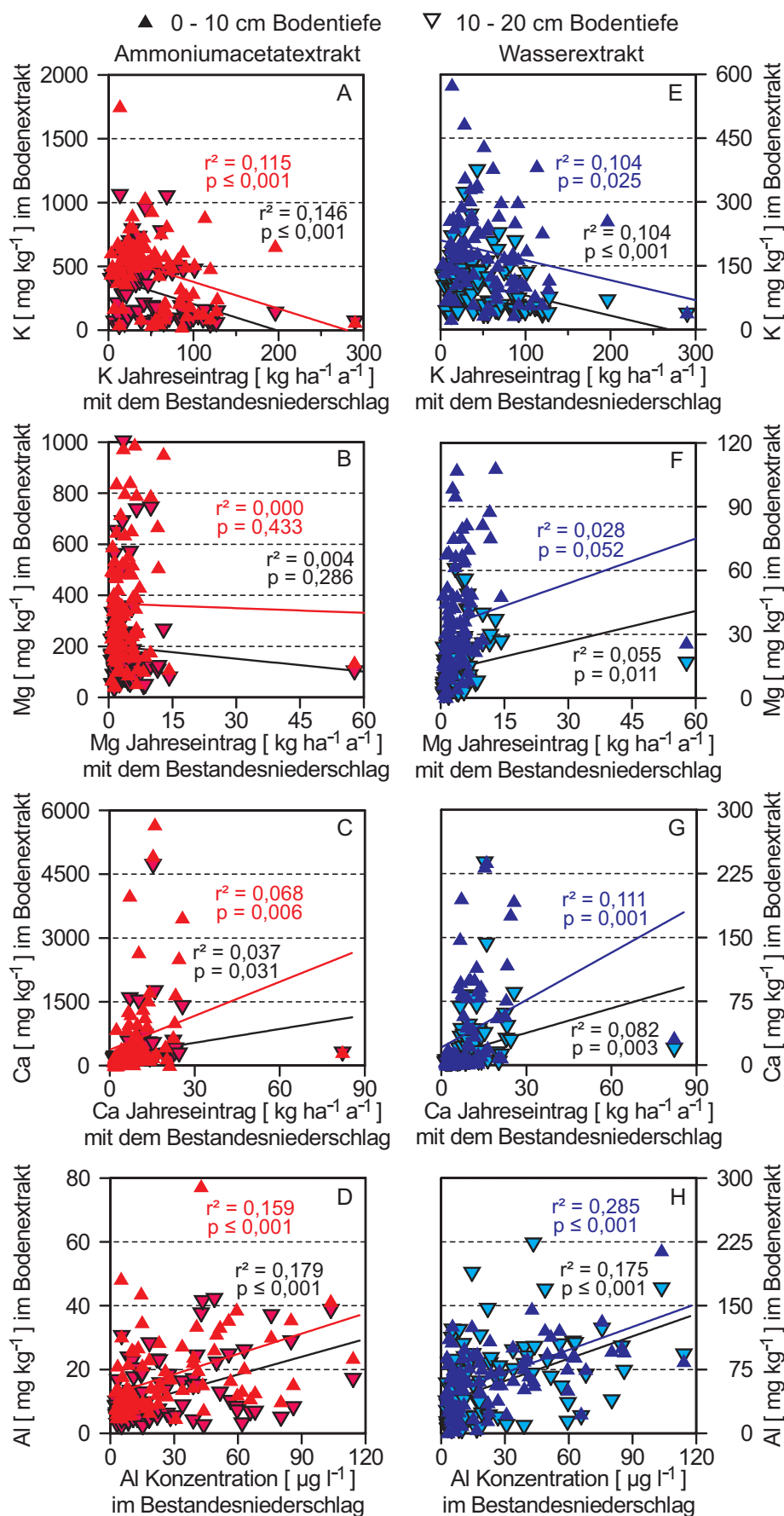


Abbildung 5.4.9: Die Jahreseinträge an K (A & E), Mg (B & F) und Ca (C & G) [kg ha⁻¹ a⁻¹] und die Al-Konzentrationen (D & H) [$\mu\text{g l}^{-1}$] des Bestandesniederschlag sind aufgetragen gegen die Elementgehalte in den Bodenextrakten (A-D: Ammoniumacetatextrakten und E-H: Wasserextrakten) und Bodenhorizonte 0-10 cm (▲) und 10-20 cm (▽) für alle Messpunkte (n = 93).

schläge je Untersuchungsfläche aufgetragen, wobei die entsprechenden statistischen Angaben mit den Korrelationskoeffizienten und p-Werten in Tabelle 5.11 zu finden sind. Für die K-Gehalte

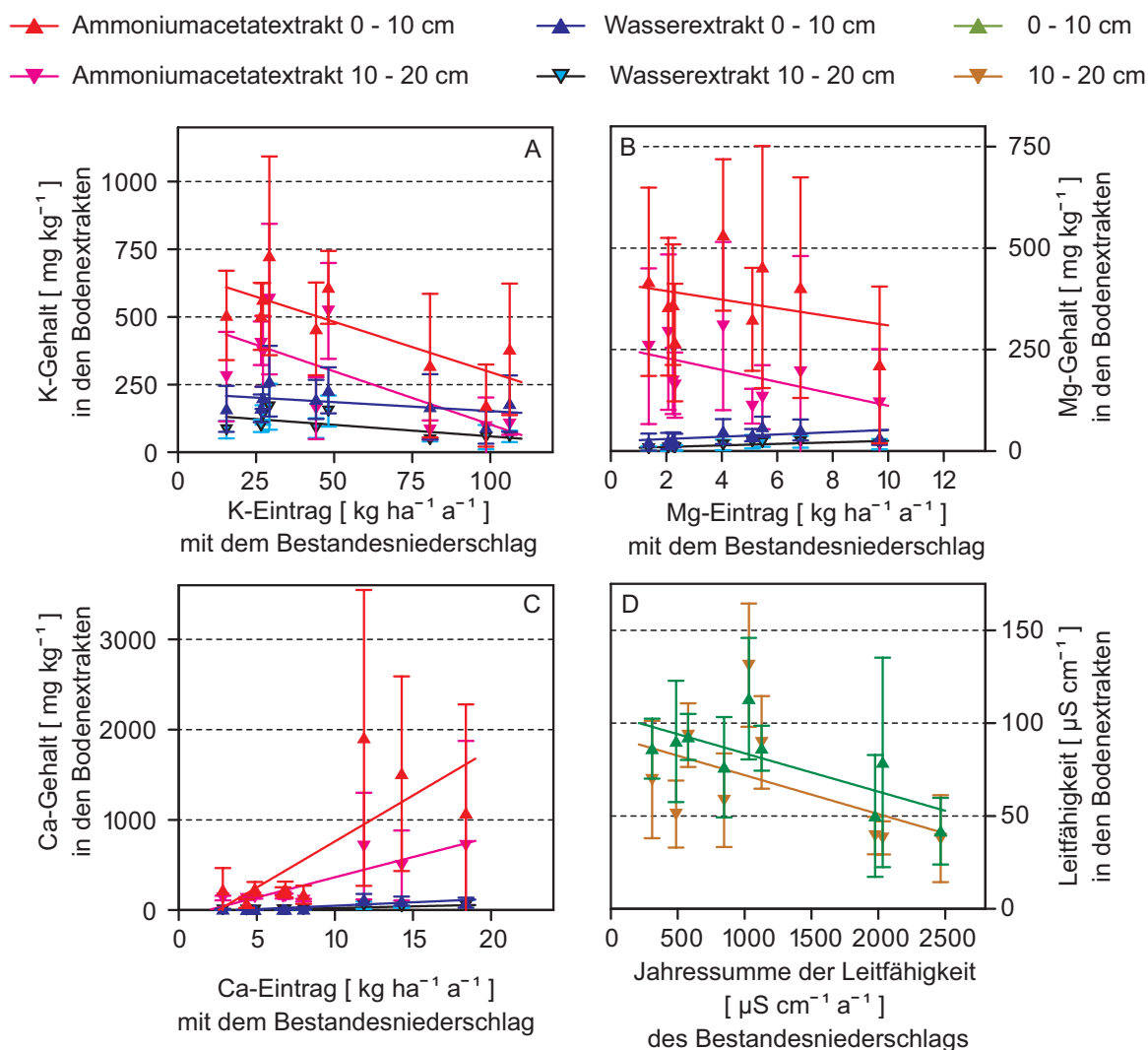


Abbildung 5.4.10: Die Jahreseinträge an K (A), Mg (B) und Ca (C) [kg ha⁻¹ a⁻¹] und die Leitfähigkeiten (D) [μS cm⁻¹ a⁻¹] des Bestandesniederschlag aufgetragen gegen die Elementgehalte in den Bodenextrakten (Ammoniumacetatextrakten und Wasserextrakten) und Bodenhorizonte 0-10 cm (▲) und 10-20 cm (▼) für die Untersuchungsflächen (± SD; n = 9 bzw. 13). Korrelationskoeffizienten und p-Werte sind in Tabelle 5.11 zu finden.

Tabelle 5.11: Korrelationskoeffizienten r^2 und p-Werte als Ergebnisse der statistischen Berechnungen der in Abbildung 5.4.10 dargestellten Beziehungen (n = 9 bzw. 13).

		0-10 cm Bodentiefe		10-20 cm Bodentiefe	
		r^2	p	r^2	p
Ammoniumacetatextrakt	K	0,581	0,008	0,500	0,016
	Mg	0,090	0,220	0,286	0,068
	Ca	0,578	0,008	0,783	<0,001
Wasserextrakt	K	0,218	0,102	0,420	0,029
	Mg	0,286	0,068	0,554	0,010
	Ca	0,684	0,003	0,784	<0,001
Leitfähigkeiten		0,530	0,013	0,256	0,081

(Abb. 5.4.10 A) ist festzustellen, dass je weniger K mit dem Bestandesniederschlag eingetragen wird, desto mehr in den Bodenextrakten nachzuweisen ist, was sich besonders in den Ammoniumacetat-extrakten zeigt (Tab. 5.11: $r^2 = 0,581$). Bei den Mg-Gehalten (Abb. 5.4.10 B) zeigt sich ein gegenläufiger Trend, da in den Ammoniumacetatextrakt ist mit zunehmenden Eintrag mit dem Bestandesniederschlag eine Abnahme in den Bodenextrakten zu finden, jedoch für die Wasserextrakte eine Zunahme. In beiden Fällen ist der Zusammenhang in dem Bodenhorizont 10-20 cm ausgeprägter als in der oberen Bodenschicht (Tab. 5.11). Beim Ca ist bei einer Erhöhung der Gehalte in den Bodenextrakten an Messpunkten mit erhöhten Eintrag mit dem Bestandesniederschlag zu finden (Abb. 5.4.10 C). Dieser Zusammenhang ist mit $r^2 \geq 0,780$ ebenfalls im Bodenhorizont 10-20 cm stärker ausgeprägt als in der oberen Bodenschicht (Tab. 5.11). Höhere Leitfähigkeiten im Bestandesniederschlag sind in den Untersuchungsflächen zu finden, in denen geringere Leitfähigkeiten in den Bodenextrakten zu verzeichnen sind (Abb. 5.4.10 D), wobei dies hingegen im Bodenhorizont 0-10 cm eindeutiger ist (Tab. 5.11: $r^2 = 0,530$).

An dieser Stelle stellt sich die Frage nach dem Einfluss der Bestandesniederschlagsverteilung auf die Bodenfeuchteverteilung. Im Rahmen des DFG-Projektes 402 wurde diese Frage in Zusammenarbeit mit anderen Arbeitsgruppen untersucht. Da die Untersuchung der Bodenfeuchte substanziell von einer anderen Arbeitsgruppe durchgeführt wurde, kann die Beantwortung dieser Frage nicht Teil der hier vorliegenden Arbeit sein. Diese Ergebnisse sollten bei ENGELHARDT et al. (in prep.) dargestellt werden und können hier deshalb höchstens diskutiert werden.

5.5 Ein Vergleich dreier Waldstrukturtypen - Heterogenität und Diversität

Die Klassifizierung der Waldtypen wurde erstmals von HOMEIER et al. (2002) und detaillierter bei HOMEIER (2004) beschrieben. Die hier ausgewählten Waldtypen beziehen sich auf drei der fünf von Homeier definierten Waldtypen (Abb. 4.1). Der Waldtyp Ib von HOMEIER et al. (2002) entspricht dem hier genannten Waldtyp I, da im Waldtyp Ia, ebenso wie in Waldtyp IV, für die hier vorliegende Arbeit keine Daten aufgenommen wurden. Manche Aspekte der Gegenüberstellung der drei Waldtypen werden in OESKER et al. (2009 in press) präsentiert. Ein Vergleich der Waldtypen I und II, also des Schluchtwaldes mit dem Gratwald auf gleicher Meereshöhe NN, wird in OESKER et al. (2008) angestellt. Insgesamt sollen hier die Waldtypen im Bezug auf das Bestandesklima (Kap. 5.5.2), die Kronenstruktur (Kap. 5.5.3), die Bestandesniederschläge (Kap. 5.5.4) und die Bodennährstoffgehalte (Kap. 5.5.5) verglichen werden. Im Anschluss werden dann die abiotischen Faktoren mit der Diversität der Bestände in Beziehung zueinander gesetzt (Kap. 5.5.6). Der Ergebnisdarstellung der in dieser Arbeit aufgenommenen Daten vorausgehend, wird zunächst eine kleine Kurzbeschreibung der Waldtypen nach HOMEIER (2004) gegeben (Kap. 5.5.1).

5.5.1 Eine Kurzbeschreibung der Waldtypen nach HOMEIER (2004)

Insgesamt wurden auf dem Forschungsgelände der RSF über 280 Baumarten bestimmt (HOMEIER et al. 2008, HOMEIER & WERNER 2008). Die häufigsten vorkommenden Baumarten sind *Graffenrieda emarginata*, *Purdiaea nutans* und *Alchornea grandiflora*. Die drei Waldtypen, die hier näher betrachtet werden, unterscheiden sich in ihrer Baumartenzusammensetzung und Baumdichte (in HOMEIER 2004 berechnet nach KREBS 1999, Tab. 5.12).

Tabelle 5.12: Beschreibung der Waldtypen nach HOMEIER (2004). Angegeben sind für die einzelnen Parameter die Messbereiche bzw. Mittelwerte (\pm SD).

Parameter	Waldtyp I (b) Schluchtwald	Waldtyp II unt. Gratwald	Waldtyp III oberer Gratwald
Höhe NN [m]	1960 - 2070	1980 - 2090	2140 - 2210
Bestandeshöhe (Bäume DBH > 10 cm) [m]	25 - 30	15 - 20	10 - 15
Baumdichte (Stämme DBH > 5 cm) [Anzahl ha ⁻¹]	1825 (\pm 143)	2542 (\pm 470)	2250 (\pm 391)
Basalfläche (Stämme DBH > 5 cm) [m ² ha ⁻¹]	42,4 (\pm 6,9)	35,6 (\pm 7,1)	27,2 (\pm 2,9)
Anzahl an Baumarten pro 400 m ²	40,3 (\pm 5,6)	33,0 (\pm 4,3)	26,3 (\pm 0,9)
Shannon - Wiener Index N	32,4 (\pm 5,4)	23,1 (\pm 4,1)	18,2 (\pm 1,9)

Der Waldtyp I(b) liegt in einer Schlucht, die von einem der Zuläufe des Flusses Río San Francisco geformt wurde und zwischen 1900 m NN und 2100 m NN liegt. Das Kronendach liegt bei einer

Höhe von ca. 25 m bis 30 m, wobei einzelne Bäume bis zu 35 m hoch werden können. Die mittlere Stammanzahl der Bäume mit einem Brusthöhendurchmesser (DBH) > 5 cm liegt bei 1825 ha⁻¹ und die Basalfläche dieser Bäume bei 42,4 m² ha⁻¹. Dieser Waldtyp ist der artenreichste und diverseste der untersuchten Waldtypen (Shannon-Wiener N_1 32,4). Zu den häufigsten Baumartenfamilien zählen Lauraceae, Mimosaceae und Melastomataceae.

Der Waldtyp II liegt auf einem Grat und den anliegenden Hängen zwischen 1900 m NN und 2100 m NN. Die Baumhöhen liegen zwischen 15 m und 20 m. Im Mittel wurden 2542 Stämme ha⁻¹ (DBH > 5 cm) mit einer Basalfläche von 35,6 m² ha⁻¹ gefunden. Die häufigsten Baumartenfamilien sind Melastomataceae, Lauraceae und Euphorbiaceae.

Der Waldtyp III liegt ebenfalls auf dem Grat und den anliegenden eher flacheren Hängen zwischen 2100 m NN und 2250 m NN. Mit einer Kronenhöhe von nur 10 m bis 15 m ist dies der niedrigste Bestand. Auch die Basalfläche mit 27,2 m² ha⁻¹ und die Anzahl der Baumarten ist in diesem Waldtyp am niedrigsten. Die Anzahl der Bäume (DBH > 5 cm) ist mit 2250 Stämmen ha⁻¹ niedriger als im Waldtyp II, jedoch höher als im Waldtyp I. Die Kronenbedeckung ist im Gegensatz zu den anderen Waldtypen wesentlich lockerer, so dass sich am Boden ein dichter Unterwuchs, hauptsächlich Bromelien, zu finden ist. Zu den häufigsten Baumfamilien gehören Melastomataceae, Rubiaceae, Clusiaceae und Euphorbiaceae. Die vier häufigsten Baumarten sind *Graffenrieda emarginata* (Melastomataceae), *Alchornea grandiflora* (Euphorbiaceae), *Purdiaea nutans* (Cyrillaceae) und *Podocarpus oleifolius* (Podocarpaceae), die zusammen bis zu 35 % aller Baumindividuen stellen. Dies spiegelt sich auch in dem niedrigsten Shannon-Wiener Index N_1 von 18,2 wieder.

Insgesamt ist für die Bestände festzuhalten, dass der Waldtyp I von der Baumartenzusammensetzung (HOMEIER 2004) und der Kletterpflanzenzusammensetzung (MATETZKI in prep.) der diverseste ist, wohingegen in den Waldtypen am Grat eine viel höhere Anzahl von Bäumen (DBH > 5 cm) zu finden ist, die allerdings geringere Basalflächen aufweisen (Tab. 5.12; HOMEIER 2004).

5.5.2 Das Bestandesklima

In den beiden Beständen unterhalb von 2100 m NN lag die mittlere Jahrestemperatur bei 14,94° C und in dem dritten Waldtyp bei 14,17 °C. Dies bestätigt, dass die Temperatur höhenabhängig ist und nicht waldtypenabhängig, wie zu erwarten war.

Bei den Messungen der Luftfeuchtigkeit gab es längere Phasen, in denen die Luftfeuchtigkeit bei über 100 % lag. Daher muss von einer Beeinträchtigung der Messqualität ausgegangen werden. Alle Daten, die über 100 % lagen, wurden auf 100 % gesetzt. Damit ergaben sich für den Waldtyp I 97,2 % relative Luftfeuchtigkeit, für den Waldtyp II 98,0 % relative Luftfeuchtigkeit und für den Waldtyp III eine relative Luftfeuchtigkeit von 95,5 %.

5.5.3 Die Kronenstruktur

Einige Kronenstrukturparameter der Waldtypen wurde in vorhergehenden Kapiteln teilweise schon gezeigt. Die Bestandeshöhen und Kronendicken sind in Abbildung 5.1.8 (S. 48) detailliert auf Grundlage der Werte an den Messpunkten aufgetragen.

Die Kronenstrukturparameter der Waldtypen sind nun in Tabelle 5.13 zusammengefasst. Besonders für die Strahlungsparameter direkte und indirekte Strahlung sowie für die „site factors“ lassen sich höchst signifikante Unterschiede zwischen den drei Waldtypen berechnen. Der Waldtyp I zeigt dabei die geringsten Kronenöffnungen und die geringsten Strahlungswerte, wohingegen der Waldtyp III die offensten Kronen und höchsten Strahlungswerte aufweist. Aber auch für die Parameter Bestandeshöhe und Kronenöffnung sind die Waldtypen signifikant voneinander unterscheidbar. Im Bezug auf die Kronendicken, die Blattwinkelstellungen und die Bodenbedeckung werden keine Unterschiede zwischen den Waldtypen auf dem Grat festgestellt, jedoch können signifikante Unterschiede zum Schluchtwald (Typ I) festgestellt werden. Nur bei den LAI-Werte stellen die Waldtypen auf gleicher Höhe NN eine gemeinsame Gruppe, die sich signifikant vom Waldtyp III abgrenzt.

Bei der Betrachtung der CVs der Kronenöffnungen und Strahlungswerte, die nicht in der Tabelle aufgeführt, aber aus den Mittelwerten und SD ableitbar sind, zeigt sich, dass im Bezug auf die Rangverteilung der CVs der Waldtyp III die heterogensten Werte aufweist, gefolgt vom Schluchtwald (Typ I) und dem Waldtyp II. Wird an dieser Stelle der CV_g (Kap. 4.8) verwendet, ergibt sich für den Waldtyp I ein CV_g von 22,68 %, für den Waldtyp II ein CV_g von 29,25 % und für den Waldtyp III ein

Tabelle 5.13: Gegenüberstellung der Mittelwerte der Kronenstrukturparameter der drei Waldtypen (\pm SD; n = 31). Signifikanzen sind angegeben als Buchstaben mit dem jeweils niedrigsten Signifikanzniveau zur unterschiedlichen Signifikanzgruppe (ANOVA, post-hoc LSD-Test, $p \leq 0,05$).

Parameter		Waldtyp I			Waldtyp II			Waldtyp III		
		\emptyset	SD		\emptyset	SD		\emptyset	SD	
Bestandeshöhe	[m]	18,16	5,36	a*	10,06	2,53	b*	8,06	2,81	c***
Kronendicke	[m]	14,01	5,46	a***	7,64	3,35	b	6,46	2,75	b
LAI (x 1,8)	[]	5,514	1,417	a	5,745	1,426	a	4,879	1,128	b*
LAI bei 90°	[]	8,059	1,107	a	7,997	1,426	a	7,293	1,330	b*
Blattdichte	[LAI m ⁻¹]	0,64	0,93	a*	1,27	1,89	b	0,89	0,68	b
„visible sky“	[%]	6,095	1,291	a***	7,477	0,941	b***	9,539	1,936	c***
Kronenöffnung bei 36°	[%]	11,09	3,80	a***	17,56	4,90	b**	21,61	7,65	c**
ISF	[]	0,083	0,018	a***	0,109	0,012	b***	0,139	0,032	c***
DSF	[]	0,099	0,024	a***	0,146	0,025	b***	0,175	0,050	c***
GSF	[]	0,097	0,023	a***	0,142	0,023	b***	0,172	0,048	c***
diffuse Strahlung	[%]	0,800	0,178	a***	1,050	0,112	b***	1,338	0,310	c***
direkte Strahlung	[%]	8,902	2,137	a***	13,156	2,219	b***	15,816	4,481	c***
Blattwinkelstellung	[°]	34,90	17,86	a***	52,54	19,00	b	50,88	17,76	b
Bodenbedeckung	[]	0,864	0,080	a***	0,747	0,169	b	0,725	0,144	b

CV_g von 45,67 %. Im Bezug auf den gemeinsamen Mittelwert ist also der Waldtyp I der homogenste und der Waldtyp III der heterogenste.

5.5.4 Der Bestandesniederschlag

Die Werte der Quantität und Qualität des Bestandesniederschlags sind für die drei Waldtypen in Tabelle 5.14 aufgeführt. Im Bezug auf die Quantität an Bestandesniederschlag stellen die drei Waldtypen drei voneinander signifikant unterscheidbare Gruppen dar. Wenn der Bestandesniederschlag allerdings mit den unterschiedlichen Freilandniederschlägen verrechnet und so der Höhengradient des Regeneintrags herausgerechnet wird (Kap. 4.4.1 oder auch Abb. 5.4.2), sind die beiden Waldtypen auf dem Grat im Bezug auf die Bestandesniederschlagsmengen nicht mehr statistisch voneinander unterscheidbar. Nur im Waldtyp I wurde auch signifikant weniger Bestandesniederschlag als Prozentsatz des Freilandniederschlags gesammelt. Bei fast allen gemessenen Elementen sind die Mengen im Bestandesniederschlag im Schluchtwald (Typ I) mit Abstand am höchsten. Die pH-Werte unterscheiden sich nicht signifikant. Die Leitfähigkeiten und die K-, Mg- und Ca-Gehalte sind in den Bestandesniederschlägen der drei Waldtypen höchst signifikant unterschiedlich. Die weiteren

Tabelle 5.14: Gegenüberstellung der Mittelwerte der Bestandesniederschlagsmengen und der angegebenen Gehalte für die drei Waldtypen (\pm SD; $n = 31$). Bei den pH-Werten sollen die SDs in Klammern auf die Verzerrungen auf Grund der logarithmische Skala aufmerksam machen. Die Signifikanzen sind angegeben als Buchstaben mit dem jeweils niedrigsten Signifikanzniveau zur unterschiedlichen Signifikanzgruppe (ANOVA, post-hoc LSD-Test; $p \leq 0,05$).

Parameter	Waldtyp I			Waldtyp II			Waldtyp III		
	\bar{x}	SD		\bar{x}	SD		\bar{x}	SD	
Volumina [mm]	1505	443	a*	1766	453	b*	2504	945	c***
Freilandniederschlag [%]	70,80	22,34	a*	85,30	25,12	b	90,95	36,45	b
pH - Werte []	5,19	(4,83)	a	5,14	(5,20)	a	4,79	(4,47)	a
Leitfähigkeit [$\mu\text{S cm}^{-1} \text{ a}^{-1}$]	2198	1217	a***	940	609	b***	586	690	c***
K [$\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$]	95,63	46,62	a***	40,74	23,63	b**	24,65	15,49	c**
Mg [$\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$]	7,63	9,55	a***	3,78	2,83	b***	2,01	1,41	c***
Ca [$\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$]	15,30	13,44	a***	6,39	4,14	b*	5,10	4,55	c*
Nitrat [mg l^{-1}]	0,335	0,580	a**	0,082	0,093	b	0,094	0,076	b
Ammonium [mg l^{-1}]	0,194	0,202	a	0,090	0,175	a	0,018	0,031	b*
organisch. N [mg l^{-1}]	0,530	0,319	a**	0,291	0,349	b*	0,121	0,219	c*
gesamt C [mg l^{-1}]	17,87	7,13	a	15,91	15,02	a	12,27	17,85	a
Phosphat [$\mu\text{g l}^{-1}$]	118,4	135,6	a***	40,8	120,6	b	4,0	5,8	b
gesamt P [$\mu\text{g l}^{-1}$]	138,2	142,0	a***	55,6	123,0	b**	11,3	7,7	c**
Mn [$\mu\text{g l}^{-1}$]	3,16	7,64	a	14,72	44,93	b*	2,65	3,93	a
Cu [$\mu\text{g l}^{-1}$]	1,458	1,125	a*	0,979	1,033	b	0,525	0,496	b
Rb [$\mu\text{g l}^{-1}$]	10,583	5,929	a*	8,512	7,712	b*	2,510	2,219	c***
Sr [$\mu\text{g l}^{-1}$]	7,642	5,294	a***	5,387	7,979	b**	2,500	2,017	c**
Pb [$\mu\text{g l}^{-1}$]	3,576	4,067	a***	2,894	2,681	b	3,236	6,026	b

gemessenen Konzentrationen lassen sich in verschiedene Gruppen aufteilen. In Bezug auf die Konzentrationen von organischem N, dem Gesamtgehalt an P, Rb und Sr sind die drei Typen alle signifikant unterschiedlich. Für Nitrat, Phosphat, Cu und Pb ist festzustellen, dass die Konzentrationen im Waldtyp I signifikant höher sind als in den Waldtypen II und III auf dem Grat. Dies ist tendenziell, wenn auch nicht statistisch abgesichert, auch für die Ammoniumkonzentrationen festzustellen. Die Mn-Konzentrationen sind nur im Waldtyp II höher als in den anderen, allerdings mit einer wesentlich größeren SD als in den Waldtypen I und III. Der C-Gehalt ist in den Waldtypen nicht unterschiedlich. Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass sich in Bezug auf die gemessenen Jahreseinträge, mit Ausnahme der pH-Werte, die Bestandesniederschlagsqualität alle drei Waldtypen klar voneinander abgrenzen lassen.

Dies zeigt sich auch an der Kronenbilanz. Hierbei wird die Elementfracht, die mit dem Bestandesniederschlag auf den Waldboden eingetragen wird, von dem Eintrag mit dem Freilandniederschlag subtrahiert. Positive Werte dieser Bilanz bedeuten einen Verbleib im Kronenraum, negative eine Auswaschung. Wie in Abbildung 5.5.1 zu sehen ist, zeigen sich mit Ausnahme von Ca im Waldtyp I die größten Veränderungen, für den Waldtyp III die geringsten. Während K und Mg aus dem Kronenraum ausgewaschen werden, reichern sich Ca und Protonen im Kronenraum an. Die SDs nehmen ebenfalls von Waldtyp I über II zu III ab, wobei für die Protonen kaum Unterschiede zu finden waren.

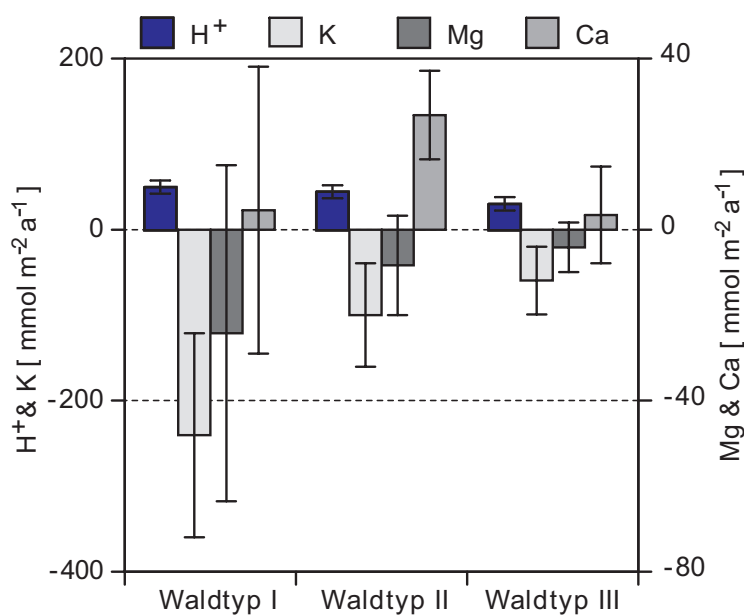


Abbildung 5.5.1: Kronenbilanz, berechnet aus der Subtraktion der Gehalte im Bestandesniederschlag von den Gehalten des Freilandniederschlags für die K-, Mg- und Ca-Mengen [mmol m⁻² a⁻¹] und die Protonen (H⁺; vier Ausreißer mussten bei der Auswertung unberücksichtigt bleiben, daher: n = 30 für Waldtyp I; n = 31 für Waldtyp II; n = 28 für Waldtyp III) in den drei Waldtypen (± SD; n = 31).

Auch der Vergleich der Heterogenitäten mit Hilfe des in Kapitel 4.8 eingeführte CV_g zeigen für die Bestandesniederschlagsquantitäten den höchsten CV_g im Waldtyp III (49,09 %). Der CV_g des Waldtyps II (23,53 %) liegt leicht über dem vom Waldtyp I (23,01 %).

Für die Bestandesniederschlagsqualitäten ist das Bild viel differenzierter. Für die Leitfähigkeiten

ist eine Abnahme der Heterogenität von Waldtyp III über II zu I zu sehen. Betrachtet man allerdings die Rangverteilung der CV der Jahreseinträge an K, Mg und Ca, so ist der Waldtyp II der homogenste, gemessen am Mittelwert der CV der Konzentrationen der weiteren Elemente und Verbindungen ist der Waldtyp II der heterogenste. Ein eindeutiges Bild zur Einschätzung der Heterogenität der Bestandesniederschlagsqualitäten kann nicht gesehen werden. Wird allerdings der eingeführte CV_g -Wert betrachtet, ist der Waldtyp I eindeutig der heterogenste (für K $CV_g = 86,85 \%$; für Mg $CV_g = 150,55 \%$; für Ca $CV_g = 213,46 \%$). Der Waldtyp III ist beim K-Eintrag ($CV_g = 28,85 \%$) und Mg-Eintrag ($CV_g = 31,59 \%$) am homogensten und Waldtyp II intermediär (für K $CV_g = 44,02 \%$; für Mg $CV_g = 63,33 \%$), wohingegen beim Ca-Eintrag der Waldtyp III ($CV_g = 50,93 \%$) leicht heterogener einzustufen ist als der Waldtyp II ($CV_g = 46,37 \%$).

Ein Vergleich der Heterogenitäten von Bestandesniederschlagsqualität und -quantität ist in Abbildung 5.5.2 dargestellt. Die Gegenüberstellung der Mittelwerte der CV_g der Bestandesniederschlagsmengen (als Maß für die Heterogenität der Bestandesniederschlagsquantitäten) und der K-, Mg- und Ca-Gehalte (als Maß für die Heterogenität der Bestandesniederschlagsqualitäten) ergeben ein gegenläufiges Bild für die drei Waldtypen.

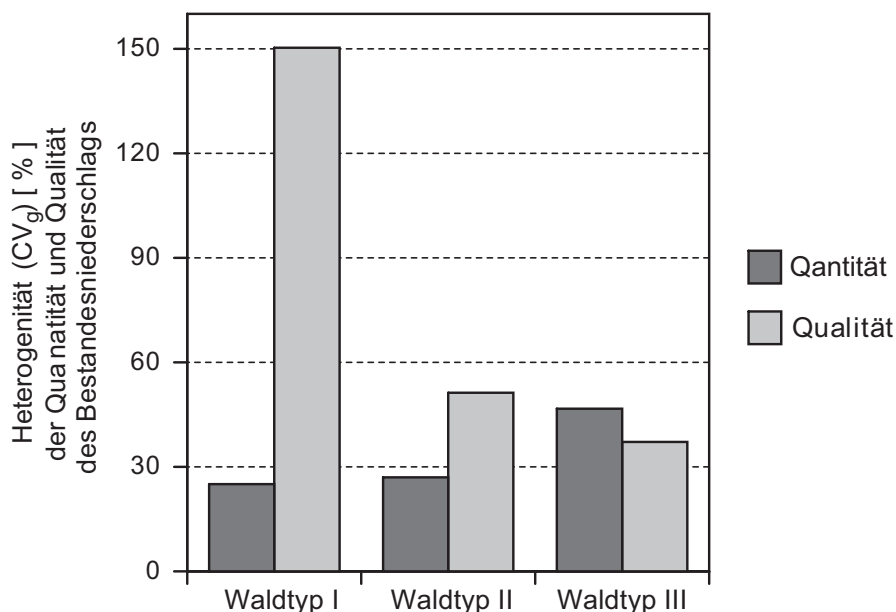


Abbildung 5.5.2: Vergleich der Heterogenitäten der Bestandesniederschlagsquantitäten und Bestandesniederschlagsqualitäten angegeben mit dem Variationskoeffizienten zum jeweils gemeinsamen Mittelwert (CV_g) für die drei Waldtypen.

5.5.5 Die Bodennährstoffgehalte

Die Ergebnisse der Bodenuntersuchungen sind in Tabelle 5.15 aufgeführt. Die Elementkonzentrationen der meisten Elemente in den Bodenlösungen sind im Schluchtwald signifikant höher als in den Waldtypen II und III am Grat. Dies konnte auch schon für die Bestandesniederschlagsgehalte

gefunden werden. Für die Bodenlösungen gilt das zumindest für Ca, Al, Mn und Na. Für Mg lässt sich dies nur im Wasserextrakt zeigen, im Ammoniumacetatextrakt ist die Konzentration im Waldtyp II höher als in den Waldtypen III und I. Der K-Gehalt ist hingegen in allen Extrakten des Waldtypes I am niedrigsten und im Waldtyp III am höchsten. Die pH-Werte in den Bodenlösungen sind im Waldtyp I am höchsten (4,5 bis 4,7), wohingegen sich die Waldtypen II und III zumindest in den oberen 10 cm des Bodenhorizontes nicht signifikant unterscheiden (3,8 und 3,9). Erst in der Boden-

Tabelle 5.15: Gegenüberstellung der Leitfähigkeiten, pH-Werte und Elementgehalte in den Ammoniumacetat- und Wasserextrakten der beiden angegebenen Bodenhorizonte jeweils als Mittelwerte (\pm SD; $n = 31$) für die drei Waldtypen. Bei den pH-Werten sollen die SDs in Klammern auf die Verzerrungen auf Grund der logarithmischen Skala aufmerksam machen. Die Signifikanzen sind angegeben als Buchstaben mit dem jeweils niedrigsten Signifikanzniveau zur unterschiedlichen Signifikanzgruppe (ANOVA, post-hoc LSD-Test; $p \leq 0,05$).

	Parameter	Waldtyp I			Waldtyp II			Waldtyp III		
		Ø	SD		Ø	SD		Ø	SD	
0-10 cm	pH - Werte []	4,745	(4,80)	a***	3,806	(4,05)	b	3,920	(4,05)	b
	Leitfähigkeit [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	56,87	42,19	a***	97,80	24,48	b	84,66	27,30	b
10-20 cm	pH - Werte []	4,495	(4,59)	a***	3,637	(4,05)	b***	3,949	(4,21)	c***
	Leitfähigkeit [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	38,45	15,59	a***	104,79	32,02	b***	60,53	26,54	c***
Ammoniumacetatextrakte 0 - 10 cm	K [mg kg^{-1}]	275,4	235,4	a***	521,1	145,2	b	624,0	273,9	b
	Mg [mg kg^{-1}]	337,4	273,0	a*	422,1	194,7	b*	338,9	183,8	ab
	Ca [mg kg^{-1}]	1443,5	1359,0	a***	155,2	88,4	b*	227,4	146,9	c*
	Al [mg kg^{-1}]	25,10	12,69	a***	11,95	9,04	b	13,95	8,51	b
	Mn [mg kg^{-1}]	39,98	52,18	a***	5,82	5,08	b	6,84	8,60	b
	Na [mg kg^{-1}]	136,8	22,2	a*	115,2	64,7	b*	131,6	57,1	ab
Ammoniumacetatextrakte 10 - 20 cm	K [mg kg^{-1}]	93,9	76,1	a***	369,8	192,6	b	437,2	249,8	b
	Mg [mg kg^{-1}]	145,2	183,7	a***	245,1	194,7	b	196,2	129,4	b
	Ca [mg kg^{-1}]	650,1	846,8	a***	130,7	23,7	b	145,0	24,8	b
	Al [mg kg^{-1}]	17,02	8,22	a***	10,89	11,80	b	6,57	3,92	b
	Mn [mg kg^{-1}]	10,24	12,83	a***	1,44	1,22	b	1,55	1,29	b
	Na [mg kg^{-1}]	132,6	31,7	a**	150,4	18,0	b	149,3	17,0	b
Wasserextrakte 0 - 10 cm	K [mg kg^{-1}]	139,4	102,6	a***	190,0	58,6	b	223,3	116,0	b
	Mg [mg kg^{-1}]	46,34	25,38	a	38,36	26,28	a	23,79	21,62	b**
	Ca [mg kg^{-1}]	97,52	57,15	a***	7,42	5,12	b	7,11	4,98	b
	Al [mg kg^{-1}]	85,88	25,30	a*	49,12	46,78	b*	58,91	25,18	c*
	Mn [mg kg^{-1}]	7,420	6,318	a***	1,012	0,972	b	0,725	0,809	b
	Na [mg kg^{-1}]	9,091	2,569	a***	16,253	6,678	b	17,350	7,116	b
Wasserextrakte 10 - 20 cm	K [mg kg^{-1}]	53,83	31,89	a***	111,21	38,71	b	140,25	76,20	b
	Mg [mg kg^{-1}]	20,05	12,95	a*	14,96	14,12	b	8,68	7,57	b
	Ca [mg kg^{-1}]	46,08	44,42	a***	3,36	2,29	b	3,13	2,52	b
	Al [mg kg^{-1}]	85,12	27,64	a***	42,52	61,09	b**	39,37	27,53	c**
	Mn [mg kg^{-1}]	2,791	2,538	a***	0,431	0,641	b*	0,187	0,157	c*
	Na [mg kg^{-1}]	6,853	2,370	a***	13,101	4,284	b	12,069	4,692	b

schicht 10-20 cm lassen sich drei voneinander unterscheidbare Gruppen finden, wobei der Waldtyp II mit 3,6 die niedrigsten pH-Werte zeigt. Die allgemein als niedrig einzustufenden Leitfähigkeiten sind in den Bodenextrakten im Waldtyp II am höchsten ($\sim 100 \mu\text{S cm}^{-1}$), gefolgt vom Waldtyp III (~ 60 bis $85 \mu\text{S cm}^{-1}$) und Waldtyp I (~ 40 bis $55 \mu\text{S cm}^{-1}$). Generell waren die Konzentrationen im Ammoniumacetatextrakt höher als im Wasserextrakt, abgesehen von Al. Auch konnten im Bodenhorizont 0-10 cm generell höhere Elementkonzentrationen gemessen werden, mit der Ausnahme von Na im Ammoniumacetatextrakt.

Insgesamt konnten hohe SDs verzeichnet werden. Die Konzentrationen in den Ammoniumacetatextrakten sind heterogener als die Konzentrationen in den Wasserextrakten. Die CVs der Elementkonzentrationen der oberen 10 cm Boden erreichen mit 65 % im Mittel einen niedrigeren Wert als im Bodenhorizont 10-20 cm (69 %). Werden die CVs der einzelnen Elemente miteinander verglichen, fällt auf, dass neben Na (29 %) auch K (50 %) am wenigsten heterogen im Boden verteilt ist. Am heterogensten ist Mn (96 %) verteilt, gefolgt von Mg (70 %), Ca (63%) und Al (63%). Die Mittelwerte der CVs aller Bodenmessungen im Waldtyp I liegen mit 70 % nur wenig über denen vom Waldtyp II mit 65 % und Waldtyp III mit 61%. Die CV_g machen hingegen deutlich, dass die Heterogenität im Waldtyp I auf einem viel höheren Niveau stattfindet, da hier mit einem CV_g von 108 % ein bedeutend höherer Wert erzielt wird als in Waldtyp III ($\text{CV}_g = 78 \%$) und Waldtyp II ($\text{CV}_g = 48 \%$).

5.5.6 Der Zusammenhang zwischen Diversität und den abiotischen Faktoren

Wird die Heterogenität der K-, Mg- und Ca-Jahreseinträge im Bestandesniederschlag betrachtet und diese auf die Baumartendiversitäten (Shannon-Wiener Index N_1) aufgetragen, wie in Abbildung 5.5.3 gezeigt, so wird folgender Zusammenhang ersichtlich: Je höher der Diversitätsindex, desto höher

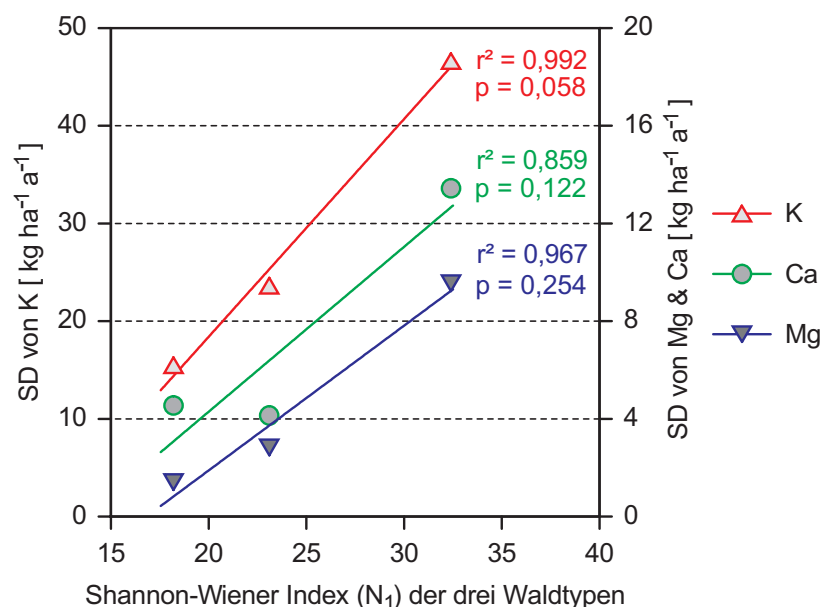


Abbildung 5.5.3: Die Standardabweichungen (SD) der K-, Mg- und Ca-Jahreseinträge im Bestandesniederschlag aufgetragen gegen die Shannon-Wiener Diversitätsindices (N_1) der Baumarten in den drei Waldtypen.

auch die Heterogenität der Jahreseinträge der gemessenen Elemente. Diese Beziehungen wird in der Abbildung 5.5.3 nur mit drei Punkten gezeigt, wobei allerdings jeder dieser Punkte die zusammengefassten Werte von je 31 Messpunkten und einer einjährigen Messkampagne widerspiegelt. Wie schon in Abbildung 5.5.2 (S. 91) gezeigt werden konnte, ist die heterogenste Verteilung der Bestandesniederschläge in dem Waldtyp mit der heterogensten Kronenstruktur und der geringsten Baumartendiversität zu finden. Da in den Waldtypen III und II mehr und kleinere Bäume mit insgesamt kleineren Basalflächen zu finden sind (vgl. Tab. 5.12, S. 86), erscheint die Heterogenität des Kronenraums entscheidender für die Verteilung der Bestandesniederschläge als die höhere Baumartendiversität oder die Bestandesstruktur. Hingegen ist die heterogenste Verteilung der Inhaltsstoffe des Bestandesniederschlag in dem Waldtyp mit der höchsten Baumartendiversität zu finden. Abbildung 5.5.4 führt diese Ergebnisse zusammen. Der Vergleich der Heterogenität der Quantität und Qualität des Bestandesniederschlags in den hier untersuchten Waldtypen im Bezug auf die Diversität kann wie folgt zusammengefasst werden: Je höher die Baumartendiversität, desto höher die Heterogenität der Elementgehalte im Bestandesniederschlag oder die Qualität des Bestandesniederschlags bzw. je höher die Baumartendiversität desto niedriger die Heterogenität der Bestandesniederschlagsmengen bzw. die Quantitäten im Bestandesniederschlag.

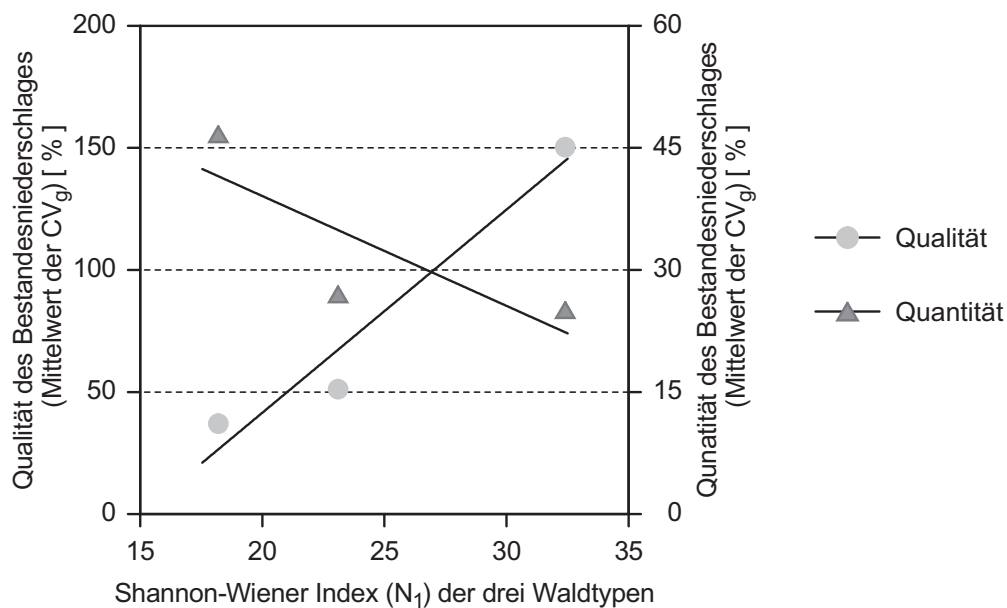


Abbildung 5.5.4 Die Mittelwerte der CV_g der K-, Mg- und Ca-Gehalte im Bestandesniederschlag als Qualitätsmaß des Bestandesniederschlags und die Mittelwerte der CV_g der Bestandesniederschlagsmengen als Quantitätsmaß sind aufgetragen gegen die Shannon-Wiener Diversitätsindices (N_1) der Baumarten der drei Waldtypen.

6. Diskussion

Die im vorangegangenen Kapitel dargestellten Ergebnisse sollen im Weiteren kritisch reflektiert und die in Kapitel 3 aufgestellten Hypothesen diskutiert werden. Hierzu wird zunächst auf die Kronenstruktur (Kap. 6.1) und anschließend auf den Einfluss der Kronenstruktur auf den Bestandesniederschlag (Kap. 6.2) eingegangen; ferner auf die artspezifisch unterschiedlichen Einflüsse auf den Bestandesniederschlag (Kap. 6.3) und die Wirkung der Verteilung des Bestandesniederschlags auf die Verteilung der Nährstoffe im Boden (Kap. 6.4). Abschließend werden die untersuchten Waldtypen verglichen (Kap. 6.5) und ein Zusammenhang zwischen Heterogenität und Baumartendiversität (Kap. 6.6) hergestellt.

6.1 Die Kronenstruktur in Raum und Zeit

In diesem Kapitel werden die Methoden und Ergebnisse der Kronenstrukturerfassung diskutiert (Kap. 6.1.1) und ein Vergleich der räumlichen Heterogenität der Kronenstruktur mit ihrer zeitlichen Dynamik und Variabilität der Kronenstruktur angestellt (Kap. 6.1.2).

6.1.1 Die Erfassung der Kronenstruktur

Die Kronenstruktur wurde in dieser Arbeit mit Hilfe von Vermessungen und hemisphärischen Photographien erfasst. Diese Erfassung einzelner Strukturparameter konnte nur einen Überblick vermitteln und nicht die Struktur in Gänze erfassen.

Aus der direkten Methode der Vermessungen resultierten die beiden Parameter Bestandeshöhe und Kronendicke. Die Bestandeshöhe wurde von HOMEIER (2004) bestimmt, indem der Mittelwert aus den Höhen aller Bäume mit einem DBH > 10 cm berechnet wurde. Diese Methode ergibt einen guten Wert für die mittlere maximale Höhe des Bestandes. In der hier vorliegenden Arbeit orientierte sich die Bestimmung der Bestandeshöhe hingegen an den definierten Messpunkten; sie repräsentiert somit die durchschnittliche Bestandeshöhe und ermöglicht auch genauere Aussagen über die Heterogenität der Bestandeshöhe (Abb. 5.1.1, S. 42). Sowohl bei HOMEIER (2004) als auch in der hier vorliegenden Arbeit wird der Begriff der Bestandeshöhe benutzt, obwohl unterschiedliche Aussagen damit getroffen werden, wie hier aufgezeigt werden konnte.

Mit der indirekten Methode der hemisphärischen Photographie kann mit relativ geringem Aufwand eine Vielzahl an Parametern erfasst werden: Kronenöffnung, Strahlungswerte, LAI etc. Sie ist damit sehr gut geeignet, um Kronenstrukturuntersuchungen durchzuführen. Allerdings ist bei der Auswertung der hemisphärischen Bilder die Definition des jeweiligen Zenitwinkels von entscheidender Bedeutung, wie in Kapitel 5.1.1 mehrfach verdeutlicht wurde. Je größer der Zenitwinkel gewählt

wird, desto größer das der Messung zu Grunde liegende Kronenvolumen. Über Winkelfunktionen kann berechnet werden, dass ein Zenitwinkel von 36° (gemessen in 1,25 m Höhe) bei einer durchschnittlichen Bestandeshöhe von 9 m einer vermessene Fläche am Kronendach von $85,67 \text{ m}^2$ entspricht und einem für die Messung berücksichtigten Kronenvolumen von 257 m^3 . Würde ein Zenitwinkel von 90° gewählt, läge das Kronenvolumen bei ∞ (unendlich). Die Wahl des Zenitwinkels und somit des untersuchten Kronenvolumens übt einen besonderen Einfluss auf die Heterogenität der aufgenommenen Daten aus: Je kleiner der gewählte Zenitwinkel bzw. das Kronenvolumen desto höher die CVs bzw. desto heterogener die aufgenommenen Daten (Abb. 5.1.4, S. 45 und Tab. 5.2, S. 48). Weiterhin sind mit zunehmenden Zenitwinkeln für die LAIs und die Kronenöffnungen abnehmende Werte festzustellen (Tab. 5.1, S. 43 und Abb. 5.1.3, S. 44). Die Bedeutung der Wahl des Zenitwinkels für die ökologische Interpretierbarkeit der erhobenen Daten wird besonders am Beispiel der Strahlungswerte deutlich. Die Werte der direkten Strahlung korrelieren mit den berechneten Kronenöffnungen am besten bei einem Zenitwinkelausschnitt von 43° , für die indirekte Strahlung ist die beste Korrelation bei einem Zenitwinkel von 60° zu finden (Abb. 5.1.6, S. 46). Für die direkte Strahlung ist besonders in äquatorialen tropischen Breiten der Anteil der Kronenöffnungen genau oberhalb der Messpunkte relevant, die durch einen kleineren Zenitwinkel repräsentiert werden. Für die indirekte Strahlung hingegen sind die Reflexionen des Bestandes relevant, die durch die Wahl eines größeren Zenitwinkels bzw. Kronenvolumens verstärkt erfasst werden.

Bei der Bestimmung der LAI-Werte kann auch mit der Methode des LAI-2000 von LiCor auf die verschiedenen Zenitwinkelausschnitte Rücksicht genommen werden, indem die Daten der unterschiedlichen Ringe differenziert berücksichtigt werden. Um die verschiedenen Methoden zur Bestimmung der LAI-Werte, also hemisphärischen Photographie und LAI-2000, vergleichen zu können, ist ein Klumpungsfaktor nötig (CHEN et al. 1991). Eine mathematische Voraussetzung, um aus hemisphärischen Photographien die LAI-Werte zu berechnen, ist die Normalverteilung der Blätter im Raum (NORMAN & WELLES 1983). Da dies selten der Fall ist, wird nach CHEN et al. (1991) ein bestandesspezifischer Klumpungsfaktor notwendig, der die Klumpung der Blätter im Raum wieder spiegelt. Dieser wird auch Klumpungsfaktor genannt und lag bei den von CHEN et al. (1991) untersuchten Beständen bei $2x$. Für den hier untersuchten Bestand bestimmte OHLEMACHER (2001) diesen Faktor mit $1,8x$. Demzufolge muss ein Mittelwert der LAI-Werte über alle Untersuchungsflächen von $5,4$ bzw. für den Schluchtwald (Waldtyp I) von $5,5$ angegeben werden. Für den selben Schluchtwald wurde von MOTZER (2003) ein LAI von $6,4$ und von BENGEL (2003) ein LAI von $5,8$ bestimmt, allerdings wurde beides mit der Methode des LAI-2000 gemessen. Wenn diese beiden Werte gemittelt werden, ergibt sich eine Unterschätzung des LAI mit der hemisphärischen Photographie von $9,8 \%$. Bei einem Klumpungsfaktor von $2x$, wie von CHEN et al. (1991) für einen völlig anderen Bestand angegeben, ergibt sich aus der hemisphärischen Photographie ein LAI von $6,1$, der genau zwischen den Werten der angegebenen Quellen liegt. In jedem Falle ist eine Vergleichbarkeit zwischen den Messungen der hemisphärischen Photographie gegeben, wenn nur der Klumpungsfaktor variiert. Die unterschiedlichen Bestände weisen auf Grund ihrer verschiedenen Bestandeshöhen und Kronendicken unterschiedliche Verteilungen der Blätter im Raum auf. Somit könnten eventuell auch unterschiedliche Klumpungsfaktoren für die einzelnen Bestände erwartet werden.

Weiterhin ist auch die Heterogenität innerhalb der Bestände sehr hoch. Somit könnte auch für jeden einzelnen Messpunkt ein separater Klumpungsfaktor eingefordert werden. Dies würde allerdings die Vergleichbarkeit der Messungen zueinander gänzlich in Frage stellen und wurde deshalb hier nicht berücksichtigt. Kritisch anzumerken ist allerdings der von LANG (1986) aufgezeigte Zusammenhang zwischen verschiedenen Blattwinkelstellungen und deren unterschiedlichem Einfluss auf die Berechnung der LAI-Werte. Die zwischen dem Waldtyp I und den Waldtypen am Grat (II und III) signifikant unterschiedlichen Blattwinkelstellungen könnten demzufolge die LAI-Berechnung beeinträchtigt haben. Dies würde die Vergleichbarkeit der LAI-Werte zwischen dem Waldtyp I und den Waldtypen II und III in Frage stellen. Der LAI-Wert-Bestimmung mit Hilfe des LAI-2000 liegt ein Vergleich der Strahlungswerte innerhalb und außerhalb des jeweiligen Bestandes zugrunde. Nach den hier vorliegenden Daten lässt sich eine Abhängigkeit der Strahlungswerte von den Kronenöffnungen bestimmen (Abb. 5.1.6, S. 46), jedoch lässt sich kein Zusammenhang zwischen der Gesamtstrahlung und den LAI-Werten (Abb. 5.1.7 C, S. 47) feststellen.

Wie unterschiedlich die Bestandeshöhen und Blattverteilungen sein können, kann bei ANHUF & ROLLENBECK (2003) an Hand von Lichtprofilen gesehen werden. Diese Autoren schreiben auch von einer Unterschätzung von indirekten LAI-Messungen gegenüber direkten Methoden. Demzufolge läge der LAI für den hier untersuchten Wald etwas höher. WHITFORD et al. (1995) fanden hingegen in einem *Eucalyptus marginata*-Bestand mit sehr lichter Krone eine Überschätzung der LAI-Werte, die mit Hilfe der hemisphärischen Photographie ermittelt wurden. Auch NORMAN & CAMPBELL (1996) stellen direkte und indirekte Messung der LAI-Werte gegenüber und stellen bei indirekten Messmethoden bei höheren LAI-Werten eine Überschätzung, bei kleineren, also kleiner eins oder zwei, eine Unterschätzung fest. Eine Gegenüberstellung der LAI-Messmethoden der Lichtmessungen oder der hemisphärischen Photographien befindet sich auch bei HONZAK et al. (1996), die keine bedeutenden Unterschiede fanden.

6.1.2 Heterogenität versus Variabilität der Kronenstruktur

Bevor die Heterogenität, also die räumliche Unterschiedlichkeit, mit der Variabilität, also der zeitlichen Unterschiedlichkeit, hier zwischen den Messjahren 2002 bis 2004, verglichen werden kann, müssen diese Parameter einzeln betrachtet werden.

Die räumliche Heterogenität des Kronenraumes wird hier mit Hilfe der CVs der einzelnen Parameter ausgedrückt, also mit der prozentualen Abweichung der Werte um den jeweiligen Mittelwert (Tab. 5.2, S. 48). Wie schon im vorangegangenen Kapitel angeführt, nimmt die Heterogenität der Werte mit kleineren Zenitwinkelausschnitten in den hemisphärischen Photographien zu (Abb. 5.1.4, S. 45), wie für die LAI-Werte und die Kronenöffnungen in Tabelle 5.2 (S.48) gezeigt. Die homogenste Verteilungen sind bei den Parametern zu finden, die sich auf das gesamte hemisphärische Bild bei einem Zenitwinkel von 90° beziehen. Die höchsten CVs (162,0 % und 140,9 %) und damit die heterogensten gemessenen Parameter sind die Blattdichten und Kronenöffnungen bei einem kleinen Zenitwinkel. Die direkte Strahlung ist heterogener als die indirekte (CV = 34,5 % zu CV = 29,8 %),

da die Reflexionen im Bestand relativ einheitlich einzuschätzen sind und die direkte Strahlung sensibler auf Veränderungen in den Kronenöffnungen reagiert (größere Steigung in Abb. 5.1.6 B, S. 46). Im Vergleich zu einer Untersuchung an vier Standorten in einem Primärwald auf Sumatra, in denen TRICHON et al. (1998) einen durchschnittlichen CV der Kronenöffnung bei einem Zenitwinkel von 90° von 51,8 % ermittelten, sind die Kronenöffnungen in dem hier untersuchte Bergregengebiet mit einem CV von 26,1 % weniger heterogen. Der aus den Daten von TRICHON et al. (1998) berechnete CV der LAI-Werte liegt bei 18,5 % und somit ebenfalls leicht über den CVs der LAI-Werte bei einem Zenitwinkel von 90° (Tab. 5.2, S. 48). Allerdings liegt der CV der LAI-Werte bei einem Zenitwinkel von 36° mit 31,0 % höher. Die hier gemessenen Unterschiede zwischen den LAI-Werten von ΔLAI 16,20 und die CVs von 17,2 % bis 31,0 % beziehen sich auf den gesamten Bestand. Innerhalb der Untersuchungsflächen konnte hier ein ΔLAI von 2,84 bis 15,12 bestimmt werden. KÜPPERS et al. (2008) bestimmten im selben Wald ein ΔLAI von 6,1 auf 1950 m NN bis zu 6,5 auf 2150 m NN. Auch BENGEL (2003) fand ein ΔLAI von nur 6,01. Diese Unterschiede lassen sich eventuell mit den unterschiedlichen Messmethoden begründen. Die hier vorliegenden Daten der LAI-Werte decken einen größeren bzw. anderen Bereich des Waldes ab als KÜPPERS et al. (2008) und BENGEL (2003).

Die Strahlungswerte sind ein wichtiger Parameter, um indirekt die Kronenstruktur und ihre Heterogenität beschreiben zu können. Dabei soll im Weiteren näher auf die „site factors“ GSF, DSF und ISF eingegangen werden, die in Kapitel 1.3 erläutert wurden. In den drei Waldtypen wurden GSFs von 0,097 (Waldtyp I, CV 23,71 %), 0,142 (Waldtyp II, CV 16,20 %) und 0,172 (Waldtyp III, CV 27,91 %) gemessen (Tab. 5.13, S. 88). Verglichen damit ist der von CLARK et al. (1996) für La Selva, Costa Rica, in 1 m Höhe gemessene mittlere GSF von 0,021 (0,001-0,142) mit einem CV von 65,3 % heterogener verteilt als in dem ecuadorianischen Bergregengebiet hier. Bei einem Vergleich unterschiedlicher Standorte von Jungpflanzen wurden von POORTER & OBERBAUER (1993) in La Selva, Costa Rica, für einen *Dipterix*-Bestand ein DSF und ein ISF von 0,010 und für einen *Cecropia*-Bestand ein DSF von 0,028 und ein ISF von 0,040 gemessen. Diese beiden Beispiele sollen zeigen, dass am Waldboden eines tropischer Tieflandregengebietes wesentlich weniger Licht ankommt und dieses Licht heterogener verteilt ist als in dem hier untersuchten Bergregengebiet.

Einerseits kann dies an den lokalen Standortbedingungen liegen, wie von TIMM et al. (2004 & 2005) aufgenommen wurde. Sie differenzieren bei ihren Messungen im Bergregengebiet der ‚Reserva Biológica Alberto Brenes‘, Costa Rica, die DSF und ISF für schattentolerante Arten, teilweise schattentolerante Arten und Pionierarten. Für die Standorte der schattentoleranten Arten bestimmten sie einen DSF von 0,18 (CV 33,1 %) und einen IFS von 0,17 (CV 34,5 %), wohingegen für die Standorte der Pionierarten ein DSF von 0,72 (CV 14,2 %) und ein ISF von 0,65 (CV 11,6 %) gefunden wurde (TIMM et al. 2005). An den hellen Standorten zeigte sich somit eine geringere Heterogenität, was allerdings in den hier untersuchten Waldtypen nicht zu sehen ist.

Andererseits können auch Faktoren einer höheren Skalenebene eine Rolle spielen. GRUBB & WHITMORE (1967) verglichen das Lichtklima zwischen zwei Standorten auf 380 m NN und 1710 m NN in Ecuador. Sie beschreiben, dass bei sonnigen Verhältnissen im Bergregengebiet mehr Licht den

Waldboden erreicht als im Tieflandregenwald und bei bedeckten Bedingungen mehr diffuse Strahlung am Boden des Tieflandregenwalds ankommt. Auch ist die Lichtmenge, die durch Kronenöffnungen als Lichtflecken den Boden erreicht, im Tieflandregenwald größer, wobei diese dort ca. 70 % der gesamten Lichtenergie ausmacht. VALLADARES et al. (1997) bestimmten im Unterwuchs eines tropischen Tieflandregenwaldes (Barro Colorado Island, Panama) einen DSF von 0,055 und einen ISF von 0,009. In dem hier untersuchten Bergregenwald liegen diese Werte für den DSF zwischen 0,099 und 0,175 bzw. für den ISF von 0,083 bis 0,139 (Tab 5.13, S. 88). Im Bergregenwald kommt also ca. doppelt bis dreimal so viel direkte Strahlung und bis zu mehr als das 100fache der indirekten Strahlung an. GRUBB & WHITMORE (1967) begründeten dies mit einem transparenteren Kronendach im Bergregenwald. THERY (2001) stellt die Bedeutung des vom Kronenraum erzeugten Lichtklimas nicht nur für die Pflanzen, sondern besonders auch für die Tiere heraus.

Bei der Betrachtung der zeitlichen Variabilität konnte in dieser Studie nicht auf die tageszeitliche Dynamik zurückgegriffen werden, sondern es wurde nur ein Vergleich zwischen den drei Untersuchungsjahren angestellt. Es konnte kein Parameter gefunden werden, bei dem in allen betrachteten Zeiträumen (2002 zu 2003, 2003 zu 2004 und 2002 zu 2004) signifikant veränderte (Abb. 5.1.9, S. 49; Tab. 5.3, S. 50). Die Veränderungen, die für einzelne Zeitabschnitte gefunden werden konnten, waren nicht über alle Untersuchungsflächen einheitlich (Abb. 5.1.10, S. 51), was nicht für einen einheitlichen äußeren Einfluss auf das gesamte hier betrachtete Ökosystem spricht. Nach zwei Jahren kann bei einem so dynamischen und heterogenen System noch nicht wirklich etwas über die Konstanz der Kronenstruktur ausgesagt werden, da sich signifikante Veränderungen in der ersten Messperiode in den Folgejahren teilweise wieder aufheben. SMITH et al. (1992) fanden bei Messungen der mittleren täglichen Gesamtstrahlung in fünf Messkampagnen in den Jahren 1982 bis 1984 auf Barro Colorado Island, Panama, sehr unterschiedliche Mittelwerte zwischen $0,088 \text{ M J m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und $1,507 \text{ M J m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, deren CVs zwischen 63,8 % und 157,5 % schwanken. So starke Schwankungen von einem Jahr zum anderen um einen Faktor von fast 20 konnten in dem hier untersuchten Bergregenwald nicht gefunden werden. SMITH et al. (1992) machen aber auch den äußeren Einfluss des „El Niño“-Effekts von 1983 für die starken Schwankungen verantwortlich. Die saisonalen Schwankungen werden auch detaillierter von WIRTH et al. (2001) aufgegriffen und deren Bedeutung bestätigt.

Die zeitliche Dynamik der LAI-Werte konnte hier über einen längeren Zeitraum hinweg betrachtet werden als bei KÜPPERS et al. (2008). An Standorten mit hohen LAI-Werten waren nach zwei Jahren bedeutend geringere zu finden, an Orten mit geringem LAI ein leicht höherer (Abb. 5.1.11, S. 52). Dies trifft ebenso für die Kronenöffnungen zu, für die im Bezug auf die prozentuale Veränderung starke Abnahmen (> 25 %) doppelt so häufig zu finden waren als starke Zunahmen (Abb. 5.1.12, S. 52). Diese Ergebnisse der LAI- und Kronenöffnungsentwicklung beschreiben abrupte Zunahmen der Kronenöffnungen bzw. abrupte Abnahmen der LAI-Werte durch stärkere Störungen im Kronenraum, z.B. durch Astfall, und demgegenüber langsamere Abnahme der Kronenöffnungen bzw. Zunahmen der LAI-Werte durch Wachstum.

Zum Vergleich der räumlichen Heterogenität mit der zeitlichen Variabilität wurden die CVs herange-

zogen. In dem hier aufgenommenen Datensatz ist die räumliche Heterogenität größer als die zeitliche Variabilität, was für den Bestandesniederschlag, die Kronenöffnungen und die Strahlungswerte gezeigt werden konnte. Für den Bestandesniederschlag ist die räumliche Heterogenität um einen Faktor 1,2x bis 1,6x höher als die zeitliche Variabilität (Tab. 5.4, S. 56). Für die Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36° und 90° konnten im Bezug auf die räumliche Verteilung CVs zwischen 42,8 % und 26,1 % berechnet werden. Im Bezug auf die zeitliche Veränderung über die verschiedenen Messkampagnen lagen die CVs im Durchschnitt über alle Messpunkte bei ca. 11,5 % für beide angegebenen Zenitwinkelausschnitte. Ebenso sind für die räumliche Verteilung der direkten und indirekten Strahlung die CVs mit 34,5 % bis 29,8 % höher als die zeitliche Veränderung, die im Mittel einen CV von ca. 10 % aufwies. Die räumliche Unterschiedlichkeit der Parameter ist also höher als die zeitliche Veränderung, was eindeutig für die Bestandesniederschläge gezeigt werden konnte. Für die Kronenöffnungen und Strahlungswerte ist anzumerken, dass in der räumlichen Dimension 93 Messpunkte zu Grunde lagen und in der zeitlichen Dimension nur drei Replikationen im Abstand von Jahren. Wie sich der zeitliche Aspekt auf die räumliche Verteilung auswirken kann, wurde unter anderen von REIFSNYDER et al. (1971) untersucht. Sie fanden bei einer Untersuchung zweier Bestände in gemäßigten Klimazonen, dass je länger die Dauer der Messungen desto geringer die CVs sind. Für eine eintägige Messperiode der direkten Strahlung wird von REIFSNYDER et al. (1971) für die räumliche Heterogenität ein CV von 13,5 % angegeben, für eine Messdauer von zwei Stunden ein CV von 105 % und für fünfminütige Messintervalle sogar ein CV von 225 %. In den Ergebnissen der hemisphärischen Photographien ist die Veränderung der Sonnenposition über ein gesamte Jahr mit eingerechnet, jedoch liegen die CVs über den nach REIFSNYDER et al. (1971) erwartbaren Werten. Ein Vergleich der tageszeitlichen Schwankungen mit den auf ein Jahr bezogenen Schwankungen scheint nicht möglich zu sein.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die indirekte Methode der hemisphärischen Photographie eine schnelle, praktikable und aussagekräftige Methode ist, um die Kronenstruktur zu beschreiben. Die räumliche Heterogenität der Kronenstrukturparameter war höher als deren zeitliche Variabilität. Dies könnte allerdings auch auf die Art der Datenerhebung zurückgeführt werden. Um diesen Einwand zu entkräften, wäre es wünschenswert Kronenraumuntersuchungen über einen längeren Zeitraum (Jahrzehnte) durchführen zu können.

6.2 Die Kronenstruktur und die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen

Bevor die Zusammenhänge zwischen Kronenstruktur und Bestandesniederschlag betrachtet werden (Kap. 6.2.2), soll zunächst die Verteilung des Bestandesniederschlags diskutiert und mit der Literatur verglichen werden (Kap. 6.2.1).

6.2.1 Die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen

Die Frage, ob die Bestandesniederschlagsverteilung von der Kronenstruktur bestimmt wird, wurde schon indirekt von BUCHENAU (1883) beantwortet. Er beobachtete, dass unter den Kronen andere Verhältnisse herrschen als außerhalb des Kronenraums. An Einzelbäumen konnte dies auch von BEIER et al. (1993) und HANSEN (1995 & 1996) gezeigt werden, die den Bestandesniederschlag in Abhängigkeit von der Position in der Krone untersuchten. Die räumliche Verteilung des Bestandesniederschlags hat bedeutende ökologische Folgen (STAELENS et al. 2006).

Auf der Skala von Metern oder Zentimetern ist es sehr entscheidend, ob eine Messposition von einem großen Blatt überdeckt wird oder ob dieses Blatt das Wasser einer viel größeren Fläche sammelt und es an eben dieser Messposition vom Blatt heruntertropft (Kap. 5.2.1, S.53). So können auch die gemessenen sehr großen Unterschiede im Bestandesniederschlag zwischen 0,5 % und 492,3 % der Freilandniederschlagsmengen erklärt werden. Dies liegt sehr eng bei den Ergebnissen, die LLOYD & MARQUES (1988) bei einer Untersuchung in der Nähe von Manaus, Brasilien, fanden. Sie berichten von einem Bereich von 0 % bis 410 % des Freilandniederschlags, der als Bestandesniederschlag gesammelt werden konnte. Die von SCATENA (1990) in Puerto Rico bemessenen Heterogenität von 0 % bis 107 % für einzelne Messpunkte und Regenereignisse liegen jedoch weit darunter, die von CHUYONG et al. (2004) in Kamerun aufgenommene Werte von 0 % bis 810 % weit darüber. In den hier erfassten Daten wurden auf Ebene der Untersuchungsflächen CVs der Bestandesniederschläge zwischen 17,6 % und 55,4 % bestimmt, wobei der Mittelwert der CVs mit 29,2 % angegeben werden kann. Dies entspricht etwa dem Mittelwert der CVs von 28,6 %, der von CLARK et al. (1998c) für Monteverde, Costa Rica, berechnet wurde. Von DRAAIJERS et al. (1992) wurde ein Bestand in den Niederlanden als wesentlich homogener beschrieben; aus ihren Angaben lässt sich ein CV des Bestandesniederschlags von 9,44 % berechnen. Auch STAELENS et al. (2006) geben für einen gemischten Laubwald in Belgien mit 8 % einen geringeren CV an als in dem hier untersuchten Bergregenwald. ZIMMERMANN et al. (2007) geben für die räumliche Verteilung der Bestandesniederschläge für eine Untersuchungsfläche und reine Schwachregenereignisse einen CV von 53 % an, was in etwa den hier gefundenen Maximalwerten entspricht.

Die Menge des Bestandesniederschlags hängt natürlich nicht nur von der Kronenraumarchitektur ab, sondern auch von der Menge des Freilandniederschlags (MANOKARAN 1979). Bei Schwachregenereignissen sind die Bestandesniederschlagsmengen im Vergleich zum Jahresdurchschnitt signifikant niedriger (Abb. 5.2.2, S.54). Bei reinen Starkregenereignissen lassen sich keine Unterschiede feststellen. Bei geringen Regenmengen wird das Zurückhalten eines kleineren Anteils des Regens im Kronenraum prozentual bedeutender. In Zeiten geringer Regenmengen, also Wasserknappheit, gewinnt die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen an Bedeutung. Da die Ergebnisse bei Schwachregenereignissen signifikant unterschiedlich zu den Jahresmittelwerten sind, lassen Untersuchungen von reinen Schwachregenereignissen, wie z.B. von ZIMMERMANN et al. (2007) durchgeführt, keine Rückschlüsse auf eine Bilanzierung oder eine Jahressumme zu.

Die Position der Blätter im Raum könnte bei starken Regenereignissen durch die Bewegungskraft der Tropfen oder auch des Windes, der durch Bestandeslücken in den Bestand hinein wirkt, verändert werden. So kann auch erklärt werden, warum an einigen Messpunkten die Bestandesniederschlagsmenge bei Schwachregenereignissen zunahm (Abb. 5.2.3, S. 55). Eine solche Differenzierung der Intensitäten könnte auch auf jahreszeitliche Schwankungen bezogen werden. So fanden OPAKUNLE (1989) in Nigeria, MANOKARAN (1979) in Malaysia und FAN et al. (1999) in China Saisonalitäten in den Regenintensitäten und stark schwankende Prozentsätze der Bestandesniederschläge. Weitere Beeinflussungen der Bestandesniederschläge finden durch unterschiedliche Einträge statt, bei denen neben dem Regen- auch der Nebelbeitrag berücksichtigt werden muss. So ist die Kronenstruktur auch maßgeblich für die Auskämmung des Nebels wichtig (BRUIJNZEEL & PROCTOR 1995), was den Einfluss des Nebels auf die Bestandesniederschlagsmengen erklärt. Für dieses Auskämmen des Nebels sind allerdings nicht nur die Blätter und Kronenstrukturen verantwortlich, sondern z.B. auch die Epiphyten (ATAROFF 1998). Der Nebelbeitrag konnte in diese Studie nicht aufgenommen werden, allerdings wird auf diesen Aspekt weiterführend in Kapitel 6.3.3 eingegangen.

Geostatistische Ansätze sind weit verbreitet, um räumliche Strukturen ökologischer Parameter zu beschreiben (BELLEHUMEUR et al. 1997). Ob der Bestandesniederschlag im tropischen Regenwald einer räumlichen Abhängigkeit unterliegt, wurde von LOESCHER et al. (2002) in La Selva, Costa Rica, untersucht. Sie berechneten, dass Sammler, die mehr als 42,65 m voneinander entfernt stehen, räumlich unabhängig voneinander sind. LOESCHER et al. (2002) realisierten diese Untersuchung ohne Messwiederholung. KEIM et al. (2005) untersuchten drei Bestände in Nordwestamerika und spezifizierten die räumliche Abhängigkeit auf ein bis eineinhalb Kronendurchmesser des jeweiligen Bestandes. Dies scheint eine nachvollziehbare Größenordnung zu sein, die allerdings schwer auf einen tropischen Wald mit einer sehr hohen Baumartendiversität (HOMEIER 2004, HOMEIER & WERNER 2008) übertragbar ist. JACKSON & CALDWELL (1993b) untersuchten die räumliche Abhängigkeit verschiedener Bodenparameter unter einzelnen *Artemisia tridentata*- und *Pseudoroegneria spicata*-Pflanzen und bestimmten die verschiedenen „ranges“ (vgl. Kap. 4.8, S. 37) zwischen 0,82 m und 7,50 m, was bei den untersuchten Arten in etwa der Größenordnung der räumlichen Abhängigkeit von KEIM et al. (2005) entspricht.

Die in der hier vorliegenden Arbeit durchgeführten Untersuchungen zur räumlichen Abhängigkeit der Bestandesniederschläge wurden auf kleineren Flächen als bei LOESCHER et al. (2002) und mit weniger Messpositionen als bei KEIM et al. (2005) realisiert. Die räumlichen Abhängigkeiten in den drei Untersuchungsflächen zeigten sehr unterschiedliche Ergebnisse (Abb. 5.2.4, S. 56). Die Größen der Untersuchungsflächen bzw. die Anzahl an Messpositionen reichten anscheinend nicht aus, um für alle Flächen ein Plateau und damit den „range“ (vgl. Kap. 4.8, S. 37) zu berechnen. Die einzelnen Untersuchungsflächen in dieser Arbeit müssen als reine Messwiederholungen angesehen werden (BELLEHUMEUR et al. 1997). Auch GUO et al. (2002) stellten fest, dass die räumliche Abhängigkeit zwischen parallel untersuchten Flächen sehr unterschiedlich war. Die geostatistische Untersuchung ergab sehr unterschiedliche Muster und räumliche Abhängigkeiten, die nach GUO et al. (2002) nur schwer interpretierbar sind. Auf einer kleineren Skala von 1,4 m bis 13,4 m waren

diese ausgeprägter. Abschließend kann die Frage der räumlichen Abhängigkeit hier nicht diskutiert werden, da die in dieser Arbeit verwendete Versuchsanordnung leider für eine solide geostatistische Untersuchung nicht ausreichend war und die zum Vergleich herangezogene Studie von LOESCHER et al. (2002) ohne Messwiederholungen nur eine begrenzte Aussagekraft hat. Die Vergleichbarkeit der verschiedenen geostatistischen Ansätze wurde auch schon von MUSILA (2007) in Frage gestellt. CHAZDON et al. (1988) verglichen die Lichtmengen gemessen mit Sensoren, die in je 15 cm Abstand entlang eines Linientrasektes ausserhalb des Waldes und im Unterwuchs platziert waren. Ausserhalb des Waldes konnten sie nach 2,1 m noch 71 % Übereinstimmung zwischen den Sensoren feststellen, wohingegen sie im Unterwuchs nach 0,9 m lediglich noch 7 % Übereinstimmung finden konnten. In einer anderen Untersuchung mit einer 8-stündigen Messkampagne fanden CHAZDON et al. (1988), dass im Unterwuchs bzw. am Waldrand weniger als 20 % der Varianz der PFD-Werte in 20 cm Abstand erklären. Wenn die Verteilung des Lichts so stark räumlich unabhängig ist, stellt sich die Frage, ob geostatistische Methoden nicht auch eher auf der Ebene von 10^{-1} m bis 10^{-2} m anzuwenden sind und nicht auf der Ebene von 10^1 m bis 10^2 m.

6.2.2 Der Einfluss der Kronenstruktur auf die Bestandesniederschlagsmengen

Grundsätzlich kommen für eine Vorhersage des Bestandesniederschlags in erster Linie Kronenstrukturparameter in Frage, die den Weg des Wassers direkt beeinflussen können. Hierzu gehören zuallererst einmal die Kronenöffnungen und der LAI. Allerdings können zur Vorhersage des Bestandesniederschlags auch Parameter herangezogen werden, die die Kronenstruktur indirekt beschreiben. Bei einer Kronenöffnung von 100 %, also z.B. in einer Baumfalllücke, muss von 100 % des Freilandniederschlags ausgegangen werden. Es konnte hier gezeigt werden, dass je geschlossener der Kronenraum ist, desto variabler werden die gemessenen Volumina, aber nicht zwingend desto weniger (Abb. 5.2.5, S. 58). Auch zeigte sich, dass die Kronenöffnungen bei Schwachregenereignissen eine stärkere Einflussnahme auf die Verteilung des Bestandesniederschlags nehmen als bei Starkregenereignissen (Abb. 5.2.6, S. 58). Bei Schwachregenereignissen konnte der Zusammenhang der Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkelausschnitt von 36° mit der Bestandesniederschlagsmenge mit einem r von 0,53 beschrieben werden (Abb. 5.2.6, S. 58). Wird der Zusammenhang zwischen Kronenstruktur und Bestandesniederschlag nicht auf der Skalenebene der einzelnen Messpositionen, sondern auf einer höheren Skalenebene betrachtet, so zeigt sich ein deutlicheres Bild. Es lassen sich starke Korrelationen zwischen den Kronenöffnungen und dem Bestandesniederschlag auf der Ebene der Untersuchungsflächen ($r^2 = 0,55$; Abb. 5.2.8 A, S. 61) bzw. auf Bestandesebene ($r^2 = 0,96$; Abb. 5.2.9, S. 61) finden. Auch ANDERSON et al. (1969) versuchten, die Bestandesniederschlagsmengen mit den Kronenöffnungen und den LAI-Werten in Zusammenhang zu bringen. Sie ermittelten in einem Koniferenbestand in Wisconsin, USA, auf Ebene der Untersuchungsflächen eine Korrelation zwischen den Kronenöffnungswerten und den Bestandesniederschlagsmengen von $r = 0,81$. LOVETT et al. (1996) verglichen vier von *Prunus pennsylvanica* dominierte Bestände in unterschiedlichen Regenerationsstadien, die unterschiedliche LAI-Werte

aufwiesen. Sie fanden die höchsten Bestandesniederschläge im Bestand mit dem niedrigsten LAI und umgekehrt. Die LAI-Werte in dem hier untersuchten Bergregenwald scheinen allerdings nicht zur Vorhersage der Bestandesniederschlagsverteilung geeignet zu sein ($r < 0,2$; Tab. 5.5, S. 60).

Neben diesen direkten Kronenstrukturparametern ergibt der indirekte Parameter des Lichts viel bessere Vorhersagemöglichkeiten. Die höchste Korrelation, die in dieser Arbeit zwischen einem Kronenstrukturparameter und den Bestandesniederschlagsmengen gefunden wurde, war der Wert der Gesamtstrahlung (Tab. 5.5, S. 60). Schon bei CAVELIER et al. (1997) wird eine Arbeit von SAMPER (1992) zitiert, in der die hohe Heterogenität des Bestandesniederschlags mit der Verteilung des Lichtes am Boden in Verbindung gebracht hat. Es ist hinreichend bekannt, dass die Kronenstruktur die Muster kleinräumlicher Variationen des Lichts bestimmt und sich schon auf Skalen von Zentimetern bis Metern auswirkt (Kap. 1.3, S. 12). Die Lichtvariationen innerhalb der Kronen sind begründet im komplexen Zusammenspiel der Vegetationsstruktur (ANDERSON 1964b, REIFENSNYDER et al. 1971, HUTCHISON & MATT 1977). Es erscheint als ob Licht, also Energie, und Regen, also Masse, in gleicher Weise den Kronenraum passieren sollen.

Aus der Literatur sind noch weitere Zusammenhänge zwischen Bestandesniederschlag und Bestandesstruktur diskutiert worden. ESCHNER (1967) zitiert eine Arbeit von HOPPE (1896) über die Zunahme des Bestandesniederschlags mit zunehmendem Abstand zum Stamm. Auch STOUT & McMAHON (1961) schreiben über einem Bestand in New Jersey, USA, dass die Position unter den Kronen, der Abstand und die Himmelrichtung zum Stamm von Bedeutung sind. BEIER et al. (1993) konnten dies in einer Studie an einem Fichtenbestand zeigen. Eine so einheitliche Kronenarchitektur kann in einem tropischen Bergregenwald jedoch nicht erwartet werden. Daher wurde dieser Parameter bei der Auswertung der hier erhobenen Ergebnisse nicht berücksichtigt. LOESCHER et al. (2002) versuchten in einem tropischen Regenwald in Costa Rica andere Kronenstrukturparameter, wie Bedeckungsgrad, Abstand zum nächsten Blatt und Abstand zum nächsten Baum mit dem Bestandesniederschlag in Verbindung zu setzen. Sie konnten keinerlei Zusammenhänge zwischen Kronenstrukturparametern und dem Bestandesniederschlagsmengen finden, lediglich eine schwache Verbindung ($r^2 = 0,11$) zu den Kronenöffnungen.

LEYTON et al. (1967) fanden Zusammenhänge zwischen den Basalflächen und den Bestandesniederschlagsmengen. Eine Verknüpfung der Basalflächen (Daten aus HOMEIER 2004) und den hier aufgenommenen Bestandesniederschlagsmengen ist in Abbildung 6.1 dargestellt. Es zeigt sich, dass die Bestandesniederschläge auf Ebene der Untersuchungsflächen weniger gut mit den Basalflächen korrelieren ($r^2 = 0,41$) als auf Ebene der Waldtypen ($r^2 = 0,96$). Die Beobachtung von LEYTON et al. (1967) kann somit auf Ebene der Waldtypen für den hier untersuchten Wald bestätigt werden.

Zur Vorhersage von Bestandesniederschlagsmengen ziehen sowohl SKAU (1964) als auch ROGERSON (1967) verschiedene Gleichungen heran, die unterschiedlichste ökologische Parameter beinhalten. SKAU (1964) berechnete einen Index der Kronendichte. ROGERSON (1967) benutzte neben Kronenstrukturparametern auch Informationen über die jeweiligen Regenereignisse. Beide nahmen eine Wichtung der verschiedenen Parameter vor. Die erfolgsversprechendste Gleichung von ROGERSON (1967) beinhaltet die Regenmenge des jeweiligen Ereignisses und somit eine Aussage

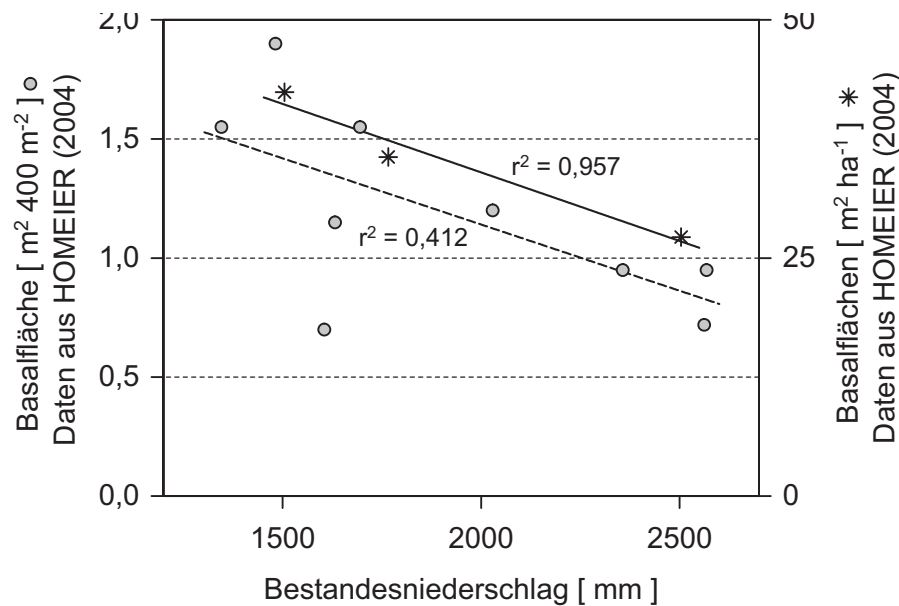


Abbildung 6.1: Gegen die Bestandesniederschlagsmengen aufgetragen sind die Basalflächen für die Untersuchungsflächen (400 m²) links und Waldtypen rechts (Daten aus HOMEIER 2004).

über die Regenintensität. Da für die hier vorliegende Arbeit die Niederschlagswerte im Wochenrhythmus aufgenommen wurden und nicht bezogen auf einzelne Regenereignisse, kann das Model von ROGERSON (1967) nicht auf die hier aufgenommenen Daten angewendet werden.

Fest zu halten ist, dass die Kronenstruktur entscheidenden Einfluss auf die Verteilung der Bestandesniederschläge hat. Bei Untersuchungen dazu ist die Wahl des Zenitwinkels von entscheidener Bedeutung. Der beste Parameter, um Vorhersagen über erwartete Niederschlagsmengen zu treffen, ist der Wert der Gesamtstrahlung. Allerdings ist die Vorhersagekraft auf Ebene der Messpunkte als eher gering einzuschätzen, auf Ebene der Untersuchungsflächen und der Bestände lassen sich starke Zusammenhänge finden.

6.3 Der Einfluss verschiedener Arten auf den Bestandesniederschlag

In diesem Kapitel sollen die unterschiedlichen Einflüsse der untersuchten Arten auf die Quantität (Kap. 6.3.1) und Qualität (Kap. 6.3.2) des Bestandesniederschlags diskutiert werden. Ferner soll die Identifizierung konkreter Artunterschiede an den Inhaltsstoffen des Bestandesniederschlag (Kap. 6.3.3) betrachtet werden.

6.3.1 Der Einfluss der einzelnen Arten auf die Bestandesniederschlagsquantitäten

Einige der untersuchten Arten können signifikant mehr Wasser auf ihren Blattoberflächen speichern als andere (Abb. 5.3.1, S. 62 und Tab. 5.6, S. 63). Ein unterschiedlicher Einfluss der Arten auf die

Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen besonders bei Schwachregenereignissen ist gegeben. Als Grund für die unterschiedlichen Benetzbarkeiten von Blattoberflächen werden, Wassergehalt der Blätter, Festigkeit der Blattoberflächen, chemische Zusammensetzung der Kutikula, aber besonders auch die Morphologie des Blattes (Haare, Falten etc.) in der Literatur genannt; allerdings gehen auch Einflüsse von Winkelstellung, Alter des Blattes, Jahreszeiten (Frühling, Sommer, Herbst) und Temperatur aus (ARENS 1934, LINSKENS 1952, BOYNTON 1954, STENLID 1958, HERWITZ 1987 etc.). Im Weiteren sollen zwei dieser Aspekte exemplarisch näher betrachtet werden.

Wie gezeigt werden konnte, hängen die Wasserspeicherkapazitäten von der Blattwinkelstellung ab (Abb. 5.3.1, S. 62). Dies wurde auch schon von HERWITZ (1987) erwähnt, der die Mikrotopographie der Blattoberflächen als Grund dafür aufführt. Das könnte auch erklären, warum sich die Wasserspeicherkapazitäten der verschiedenen Arten bei unterschiedlichen Blattwinkelstellungen nicht einheitlich verändern. HERWITZ (1987) schreibt, dass die Blätter nicht völlig steil geneigt sein müssen und auch nicht die volle Wasserspeicherkapazität erschöpft sein muss, bevor sich ein Tropfen bildet, der das Blatt verlässt. Das bedeutet, dass für die angegebenen $70,74 \text{ ml m}^{-2}$ Blattfläche maximaler Wasserspeicherkapazität aus den Labormessungen keine Unterschätzung vorliegt. Allerdings sollte dieser Wert als potentielle oder durchschnittliche Wasserspeicherkapazität bezeichnet werden, da besonders der Faktor Wind im Freiland die Tropfenbildung beschleunigen könnte.

Neben der Blattwinkelstellung ist die Blattmorphologie entscheidend (STENLID 1958). Für die hier exemplarisch betrachteten Aspekte der Behaarung und der Träufelspitzen konnten kein isolierter Einfluss gefunden werden. Einzig die Beschaffenheit der Blattränder konnte als beeinflussend in Betracht gezogen werden (Tab. 5.7, S. 65). Viele weitere Faktoren können die Wasserspeicherkapazität an den Blattoberflächen beeinflussen. Bei der hier vorliegenden Untersuchung wurden z.B. die Wassergehalte der Blätter oder die chemischen Zusammensetzungen der Kutikulen nicht betrachtet. Hierzu wären wesentlich detailliertere Untersuchungen notwendig.

HERWITZ (1987) beschreibt unterschiedliche Gegebenheiten, bei denen Tropfen auf *Toona australi*-, *Aleurites moluccana*- oder *Castanospermum australe*-Blätter fallen. Er stellt fest, dass bei großen Tropfen nur ein kleinerer Teil auf der Blattoberfläche verbleibt. Kleinere Tropfen simulieren eher schwächere Regen bzw. Nebel. Bei der hier verwendeten Versuchsanordnung wurden kleine Tropfen auf die Blattoberflächen gesprüht. Es wurden also Schwachregenereignisse simuliert.

JUVIK & NULLET (1995) z.B. modellieren die Wasserspeicherkapazität eines Bestandes auf Hawaii aus Werten der verschiedenen Niederschläge (Regen und Nebel) und der Evaporation. Eine andere Herangehensweise stellen die Methoden der direkten Messung der Wasserspeicherkapazität von KÜRSCHNER & PAROLLY (2004) für Moose und hier (Kap. 5.3.1, S. 62) bzw. bei OESKER et al. (2009 in press) für Blattoberflächen dar. Hier wurde nicht wie bei JUVIK & NULLET (1995) das System von Aussen betrachtet, sondern das System selbst. KÜRSCHNER & PAROLLY (2004) kommen auf eine Rückhaltekapazität der Moose von 189 l ha^{-1} , was gerundet $0,02 \text{ mm}$ Niederschlag entspricht. In dieser Arbeit (Kap. 5.3.1, S. 62) wurde die Menge an Wasser, das an den Blattoberflächen verbleiben kann, mit hochgerechnet $0,38 \text{ mm}$ Niederschlag bestimmt. Allein

durch die Moose und Blätter können bei einem trocknen Bestand potentiell die ersten 0,4 mm Niederschlag im Kronenraum zurückgehalten werden. Da die unterschiedlichen Arten allerdings unterschiedliche Wasserspeicherkapazitäten aufweisen, ist zu beachten, dass die Artzusammensetzung der Bestände dabei eine wichtige Rolle zukommt. Im Vergleich dazu lagen die Wasserspeicherkapazitäten in einem von HÖLSCHER et al. (2004) untersuchten tropischen Bergregenwald in Costa Rica auf ca. 2900 m NN bei 1,08 mm für die Blattoberflächen und 0,81 mm für die Moose. Mit zunehmender Meereshöhe gewinnt die potentielle Wasserspeicherung in der Vegetation an Bedeutung.

6.3.2 Der Einfluss der einzelnen Arten auf die Bestandesniederschlagsqualitäten

Die Versuche mit dem SALSA-System (Abb. 4.7, S. 35) dienten dazu, die Nährstoffauswaschung auf Blattebene zu bestimmen. Bevor allerdings die Unterschiede zwischen und innerhalb der Arten diskutiert werden können, ist es zunächst nötig, die Methode selbst kritisch zu durchleuchten, um die Ergebnisse später besser einordnen zu können.

Das SALSA-System musste geeicht werden, um die Zeit zu bestimmen, in der die 2000 ml Waschwassermenge auf die Blätter gesprüht werden. Zu den Einflussgrößen hierbei zählen in erster Linie die Stromstärke, also die Stärke der Pumpe, und die Düsenbeschaffenheiten. Auf Grund der Eichungen entstanden somit Zeitunterschiede von bis zu 5,2 % zwischen den Auswaschversuchen. Die unterschiedliche Dauer der Auswaschversuche muss als ein potentieller Fehler angesehen werden. LAUSBERG (1935) und auch SCHOCH (1955) beschreiben den zeitlichen Verlauf der Nährstoffauswaschung, die eine Quellphase der Membran und Kutikula beinhaltet. Auch SCHOCH (1955) und BUKOVAC & NORRIS (1968) beschreiben die Zeit als einen wichtigen Parameter. Allerdings wird von ihnen erwähnt, dass im Laufe der Zeit die Menge an ausgewaschenen Nährstoffen abnimmt. Die Untersuchungen in der Literatur beziehen sich dabei auf die Ebene von Stunden, die Unterschiede bei dem SALSA-System lagen auf der Ebene von Minuten. Zudem wurde die Reihenfolge der Arten bei der Versuchsdurchführung gemischt, was die potentiellen Fehler gleichmäßig auf die verschiedenen Arten projizieren sollte. Damit wäre der potentielle Fehler ausgeglichen und nur die Variabilität der Ergebnisse erhöht.

LAUSBERG (1935) fand proportional mehr ausgewaschene Nährstoffe im Bestandesniederschlag bei Schwachregen als bei Starkregen, was ebenso in dieser Arbeit gefunden werden konnte (Abb. 5.4.3, S. 74; vgl. auch Kap. 6.4.1, S. 113). Sie erklärt dies damit, dass „große Tropfen infolge ihrer Schwere schnell vom Blatt rollen, während die kleinen Wassertropfen längere Zeit auf der Blattlamina liegen bleiben“ (LAUSBERG 1935). SCHOCH (1955) wie auch STENLID (1958) stellen fest, dass neben der Zeit auch die Benetzbarkeit der Blattoberflächen eine wichtige Einflussgröße für die Nährstoffauswaschung ist. SCHREIBER & SCHÖNHERR (1993) formulieren dies als die Größe der Kontaktfläche zwischen Tropfen und Blatt. Dies unterstreicht auch die besondere Bedeutung von Tau und Nebel, was auch TUKEY (1971) betont. Der feine Nebel, der in dem SALSA-System erzeugt wird,

entspricht eher der Situation bei Schwachregen oder Nebel und damit den maximalen Auswaschraten.

Schon ARENS (1934) beschrieb, dass aus der Blattoberseite mehr Nährstoffe heraus gewaschen werden als aus den Blattunterseiten. LAUSBERG (1935) untersuchte dies genauer an *Beta vulgaris*, *Ricinus communis*, *Solanum tuberosum* und *Vicia faba* und fand heraus, dass die Auswaschraten an der Blattoberseite nahezu doppelt so hoch sind als auf der Unterseite. Allerdings konnte sie dies für *Ficus elastica* nicht so deutlich feststellen und begründet dies mit dem Vorhandensein von mineralstoffreichen Palisadenzellen an der Unterseite. In dem SALSA-System werden beide Seiten der Blätter benetzt, daher ist eine Verrechnung der Auswaschraten auf die Fläche beider Seiten der Blätter nötig. Die Ergebnisse entsprechen dann einem Durchschnittswert der Auswaschraten von Blattoberseiten und -unterseiten.

Ein weiterer kritischer Punkt an der Untersuchungsmethode mit dem SALSA-System ist die Verwendung von destilliertem Wasser. Dies war die einzige Möglichkeit garantieren zu können, stets mit derselben Wasserqualität die Versuche durchzuführen und die Vergleichbarkeit zu erhalten. RASCHE (2003) stellte fest, dass mit destilliertem Wasser höhere Auswaschraten erzeugt werden können als mit Regenwasser. In diesem Falle liegt eine Überschätzung der hier vorgestellten Werte vor. Wie in Kapitel 1.1 schon erwähnt, ist der Prozess der Nährstoffauswaschung pH-Wert-abhängig. Mit der Verwendung von destilliertem Wasser war auch der pH-Wert des Waschwassers mit 7 immer gleich. Der pH-Wert des Freilandniederschlags liegt bei 4,55 (Tab. 5.8, S. 76), was eine Unterschätzung der hier gezeigten Werte begründet. Neben der grundlegenden Wirkung der osmotischen und elektronischen Potentialunterschiede könnten sich diese beiden genannten Effekte des destillierten Wassers ausgleichen.

Die verschiedenen Arten zeigen unterschiedliche Reaktionen. Als Beispiel kann die besonders hohe Protonenauswaschung bei *Graffenrieda emarginata* gesehen werden, die einer Protonenaufnahme bei *Isertia laevis* gegenübersteht (Abb. 5.3.3, S. 66). Die pH-Wert-Abhängigkeit muss besonders kritisch gesehen werden, denn auch zwischen den Elementen sind Unterschiede zu finden. PUCKETT (1990) beschreibt einen Einfluss des pH-Werts auf Ca und Mg, nicht aber auf Na und K. Auch LOVETT et al. (1996) beschreiben einen Anstieg der Ca- und Mg-Auswaschung bei saurem Regen. EVANS et al. (1985) fanden für Ni eine höhere Auswaschung bei pH 5,7 als bei niedrigeren pH-Werten, für Cl das Gegenteil und auf die Zn-Auswaschung hat der pH-Wert keinen Effekt. TURNER & TINGEY (1990) fanden keinen Einfluss von saurem Nebel auf die Auswaschraten, allerdings weniger Nährstoffauswaschung bei geringerem Nährstoffangebot. Zusammenfassend muss festgestellt werden, dass sich die verschiedenen Aspekte ausgleichen, aber auch teilweise die Variabilität der Messergebnisse erhöhen. Dem könnte mit einer weit höheren Zahl an Replikaten begegnet werden, was im Rahmen dieser Arbeit nicht realisiert werden konnte.

Wie schon HOMEYER (1883) beschrieb, sind die Raten der Nährstoffauswaschung bei verschiedenen Arten unterschiedlich (TUKEY 1971). Dies konnte auch in dieser Arbeit für die untersuchten Arten und Parameter gezeigt werden (Abb. 5.3.3, S. 66), wenn auch nicht für jede Art signifikant abgesichert (Kap. 5.3.2, S. 66). TUKEY (1971) diskutiert verschiedene anatomische und

morphologische Artunterschiede, die Quantität und Qualität der Nährstoffauswaschung beeinflussen. Demnach entstehen die Artunterschiede bei der Nährstoffauswaschung unter anderem durch unterschiedliche Beschaffenheiten der Kutikularwachse oder auch der Kontinuität und Dicke der Kutikula. KLIPPEL (2004) konnte hingegen nach Vermessungen an Blattquerschnitten von *Markhamia lutea*, *Rawsonia lucida*, *Funtumia africana*, *Heinsenia diervilleoides* und *Prunus africana* keine Zusammenhänge zwischen Kutikuladicke und Auswaschraten feststellen (Auswaschraten bei RASCHE 2003). Ein isolierter Parameter kann offenbar nicht die Auswaschraten von Nährstoffen erklären. SCHÖNHERR & BUKOVAC (1972) fanden eine positive Korrelation zwischen Stomatadichte und Auswaschung aus Blättern von *Zebrina purpusii*. WANEK & PÖRTL (2005) konnten diesen Zusammenhang für *Carludovica drudei*, *Costus laevis*, *Dieffenbachia concinna* und *Pentagonia wendlandii* in Costa Rica nicht finden.

Verschiedene Faktoren können die hohen Streuungen der Ergebnisse erklären. Hierzu gehören neben der schon im vorhergehenden Kapitel erwähnten Benetzbarkeit der Blattoberflächen auch die Menge an Wasser, der das Blatt in seinem Leben ausgesetzt war, aber nach LINSKENS (1952) auch die Nährstoffversorgung der Pflanze und des Blattes. Allerdings konnten von LEONARDI & FLÜCKIGER (1986 & 1987) und auch KRETSCHMER (2003) und RASCHE (2003) keine Abhängigkeit zwischen Nährstoffgehalt und Auswaschraten festgestellt werden. Die Blätter wurden für die hier durchgeführten Versuche an dem SALSA-System zufällig verteilt aus dem gesamten Forschungswald der RSF gesammelt. Daher können die ermittelten Werte auch im Bezug auf Nährstoffversorgung als repräsentativ angesehen werden, wenn diese einen Einfluss haben sollte. Dass trotz aller dieser Unwägbarkeiten Unterschiede zwischen den Arten gefunden werden konnten, unterstreicht, wie unterschiedlich die verschiedenen Arten auf die Nährstoffauswaschung eingestellt sind.

Der Einfluss der Nährstoffversorgung auf die Auswaschraten (ARENS 1934, SCHOCH 1955, COESTER 2001) erzeugt hohe Streuungen und beeinflusst auch die innerartlichen Unterschiede. Nach SCHOCH (1955) gibt es auch Unterschiede in den Auswaschraten an ein und derselben Pflanze. Bei vier der untersuchten Arten (*Graffenrida emarginata*, *Heliocarous americanus*, *Piptocoma discolor* und *Tabebuia chrysantha*) konnten mehr Nährstoffe aus den jungen Blättern gewaschen werden als aus reifen Blättern; nur bei *Podocarpus oleifolius* war dies für alle Parameter umgekehrt (Abb. 5.3.4, S. 67). GUTT (2002) fand bei *Billia columbiana*, *Calatola costaricensis* und *Elaeagia auriculata* höhere Auswaschraten bei jungen, denn bei alten Blättern, RASCHE (2003) für *Funtumia africana*, *Heinsenia diervilleoides* und *Prunus africana* und KLIPPEL (2004) für *Markhamia lutea* und *Rawsonia lucida*. KLIPPEL (2004) macht jedoch darauf aufmerksam, dass je nach Berechnungsgrundlage bei *Rawsonia lucida* bei alten Blättern mehr Kalium ausgewaschen wird. SCHOCH (1955) beschrieb eine mit dem Alter zunehmende Auswaschung, wobei sie auf zunehmende Permeabilität im Alter verweist. Allerdings verglich sie einjährige mit mehrjährigen Blättern und nicht wie hier junge mit reifen. TUKEY et al. (1958) konnten mit ^{45}Ca -Isotope höhere Auswaschraten bei älteren Pflanzen feststellen. Die verglichenen Pflanzen waren jedoch nur zwei gegenüber vier Wochen alt; sie verglichen also junge mit jungen Blättern. Junges, noch wachsendes Gewebe akkumuliert Kationen aus dem austauschbaren Pool und stehen mit den potentiell auswaschbaren Kationen im Gleichgewicht. Daher werden bei jungen Blättern weniger Nährstoffe ausgewaschen (TUKEY 1971). KLIPPEL

(2004) stellte fest, dass junge Blätter einen höheren Kaliumgehalt zeigen, aber auch mehr Kalium ausgewaschen wird. ARENS (1934) zitiert KAMP (1930) damit, dass die Kutikula mit zunehmendem Alter „verwittert“. LINSKENS (1952) betrachtete den Prozess etwas detaillierter. Er schreibt, dass an jungen Blättern laufend freie Fettsäuren verestert werden und die dabei entstehenden Fette und Wachse den hydrophoben Charakter der Blattoberfläche verstärken. LINSKENS (1952) beschreibt den Prozess damit, dass bei jungen Blättern der hydrophobe Charakter noch nicht ausgeprägt ist und bei alten Blättern wieder eine Abnahme des hydrophoben Charakters einsetzt. Die Ontogenie des Blattes beeinflusst also stark die Auswaschprozesse.

Dass für *Podocarpus oleifolius* die Auswaschraten bei älteren Blättern höher sind, kann mit unterschiedlich strukturierten Kutikularwachsen erklärt werden. Diese Art ist die einzige untersuchte Gymnosperme. Auch REINERS & OLSON (1984) fanden bei *Abies balsamea* höhere Nährstoffauswaschungen aus jungen Nadeln als aus älteren. Nach RIEDERER (1998) verändern sich die Oberflächenwaxe bei Koniferen mit dem Alter sowie durch Umweltfaktoren und Luftverschmutzung. Bei allen untersuchten Koniferenblättern wurde bisher beobachtet, dass eine Entwicklung von stukturrellen Kutikularwachsen hin zu amorphen festzustellen ist (RIEDERER 1998). Das heißt, die Oberflächen werden mit zunehmendem Alter glatter. Dies könnte einen Einfluss auf die Benetzbarkeit haben und sich positiv auf die Nährstoffauswaschung auswirken. Eine genauere Untersuchung wäre aber noch wünschenswert.

Auch beim Vergleich der unterschiedlich stark durch Herbivoren beeinträchtigten Blätter von *Isertia laevis* konnten Unterschiede ausgemacht werden (Abb. 5.3.5, S. 68). Nach TUKEY (1971) sind geschädigte Blätter empfänglicher für Nährstoffauswaschung als gesunde. Ein so klares Ergebnis konnte hier ebenso wie von KRETSCHMER (2003) nicht gefunden werden. Zwar fanden TUKEY & MORGAN (1963) bei beschädigten Blättern (leicht abgebürstet) 362 % mehr ^{45}Ca und 128 % mehr ^{32}P und POTTER (1991) fand signifikant höhere Auswaschraten von Sulfat, K, Mg und Ca bei beschädigten Blättern als bei nicht beschädigten, allerdings wurde bei beiden Versuchsansätzen die Schädigung im Labor kurz vor Versuchsbeginn verursacht. Die hier verwendeten Blätter waren schon im Wald beschädigt und es ist nicht möglich, das Alter der Beschädigung zu datieren. Daher ist es möglich, dass die Blätter die Schnittstellen der Frassschäden schon „repariert“ hatten (KRETSCHMER 2003). Daher ist die Einteilung in die hier verwendeten Klassen unglücklich, da nicht genau differenziert werden kann, welchen Einfluss die Herbivorie auf die Nährstoffauswaschung nimmt. Die Tatsache, dass in den Auswaschlösungen der stark geschädigten Blätter höhere K-Gehalte und Leitfähigkeiten gefunden wurden als in geschädigten Blättern, zeigt, dass Herbivorie zumindest einen gewissen Einfluss auf die Nährstoffauswaschung hat.

6.3.3 Zur Identifizierung der Arten im Bestandesniederschlag

Wie an den Ergebnissen aus dem Linientranssekt zu sehen ist (Kap. 5.3.4, S. 69 mit der Abb. 5.3.6, S. 70), spiegeln sich die Ergebnisse, die in den Laborversuchen gefunden wurden, nicht in den Ergebnissen der Freilandmessungen wieder. Es ist schon mehrfach versucht worden, Artunterschiede im Bestandes-

niederschlag auszumachen. DRAAIJERS et al. (1992) verglichen *Pseudotsuga menziesii*-, *Pinus sylvestris*- und *Quercus robur*-Bestände und fanden eindeutige Unterschiede in der Zusammensetzung der Bestandesniederschläge. HENDERSON et al. (1977) untersuchten vier Bestände, die von *Pinus echinata & virginiana*, von *Liriodendron tulipifera*, von *Quercus prinus* und von *Quercus spp.* mit *Carya spp.* dominiert waren. Sie konnten bei gleichem Niederschlagsvolumen unterschiedliche Zusammensetzungen des Bestandesniederschlag nachweisen. Eine Differenzierung des Bestandesniederschlags zwischen Beständen mit verschiedenen Artzusammensetzungen scheint möglich. Auch LOVETT et al. (1996) verglichen verschiedene Bestände, die von unterschiedlichen Arten dominiert waren. Für einige Ionen (H, K, Ca) war der Waldtypeffekt maßgeblich, für andere, besonders die Stickstoffverbindungen, waren die Variationen innerhalb der Wälder (besonders LAI) ausschlaggebender. Es können also nicht im Bezug auf alle Komponenten Unterschiede erwartet werden.

In den letzten beiden Kapiteln wurde viel über die Gründe der Heterogenität berichtet. All die genannten Faktoren haben auch einen Einfluss auf die unscharfen Ergebnisse im Freiland. Einige dieser Faktoren sind von der Kronenstruktur abhängig (BEIER et al. 1993, HANSEN et al. 1994, HANSEN 1995 & 1996). Zu diesen Faktoren können z.B. je nach Art das Alter der Blätter und deren Position in der Krone zählen. Weitere kronenabhängige Faktoren können der Nebel sein, der nicht gleichmäßig von den Kronen ausgekämmt wird (BRUIJNZEEL & PROCTOR 1995), und auch die Trockendeposition, die in dieser Untersuchung ausgeklammert wurde, obgleich ihr ein signifikanter Einfluss zugeschrieben wird (z.B. REINERS et al. 1986, SCHAEFER & REINERS 1990 oder auch FAN & HONG 2001). Auch die Trockendeposition wird vom Bestand aus der Luft ausgekämmt (LOVETT & LINDBERG 1992), jedoch verteilt sie sich nicht gleichmäßig auf alle Blätter eines Baumes, wenn z.B. Blätter im Kroneninneren von den äußeren Blättern geschützt sind.

REINERS et al. (1986) untersuchten verschiedene Kronenraumbestandteile. Bei einer Untersuchung an *Abies balsamea* differenzierten sie zwischen Zweigen mit verschieden alten Nadeln, toten Ästen, Stämmteilen und mit Flechten bewachsenen Ästen. Sie fanden erhebliche Unterschiede. Im Gegensatz dazu beschreiben JORDAN et al. (1980) eine signifikante Nährstoffaufnahme durch Flechten und Algen auf den Blattoberflächen für einen nährstoffarmen Bestand in Venezuela. Auch LANGE et al. (1976) bestätigten einen Einfluss von Flechten auf den Bestandesniederschlag. Eine erhöhte K-Auswaschung fanden DALITZ et al. (2000) bei Blättern mit Epiphyllenbewuchs. WANIA et al. (2002) untersuchten in Costa Rica den Stickstoff- und Kohlenstoff-Umsatz von Epiphyten in den verschiedenen Zonen der Kronen von Bäumen der Arten *Gris cauliflora*, *Peltogyne purpures*, *Dussia discolor* und *Carapa guianensis*. Sie fanden eine verschieden starke ^{15}N -Aufnahme aus dem Freilandniederschlag in den unterschiedlichen Zonen des Kronenraumes und des Stamms. Aus Blättern ausgewaschener Stickstoff stellt für Epiphyllie eine sehr bedeutende Nährstoffquelle dar. WANEK & PÖRTL (2005) beschreiben einen hoch variablen Transfer von markiertem Stickstoff von Blättern in die Epiphyllie. Zwischen 1 % und 57 % des epiphyllischen Stickstoffs stammen direkt vom Wirtsblatt. Die Unterschiede zwischen den Arten werden mit unterschiedlicher Anatomie der Blätter und dem Stickstoffstatus des jeweiligen Blattes erklärt. Durch Versuche mit aufgesprühter Lösung auf die

Epiphyllie fanden WANEK & PÖRTL (2005) innerhalb der ersten 30 min eine signifikante Aufnahme des markierten Stickstoffs. Nach 180 Tagen wurde allerdings sowohl in den Epiphyllen als auch in den Wirtsblättern signifikant weniger markierter Stickstoff gefunden. Unter Berücksichtigung der Wachstumsraten kamen WANEK & PÖRTL (2005) dazu, eine substanzielle Stickstoffauswaschung einzuräumen. GARTEN & HANSON (1990) und FAN & HONG (2001) beschreiben hingegen eine Aufnahme von Stickstoffverbindungen im Kronenraum. Der Nährstoffgehalt von epiphytischen Böden wurde von NADKARNI et al. (2002) untersucht. Der Einfluss von Epiphyten, Epiphyllen und epiphytischen Böden kann also für den Bestandesniederschlag nicht nur eine Nährstoffanreicherung bedeuten, sondern auch eine Reduzierung. Dass die Epiphyten einen Einfluss auf den ökosystemaren Wasser- und Nährstoffhaushalt haben und wie sich dieser Einfluss auswirkt, ist ausführlich bei KÖHLER (2002), HÖLSCHER et al. (2004) oder auch CLARK et al. (1998 & 2005) beschrieben.

Wenn also ein Einfluss der Epiphyten, Epiphyllen und epiphytischen Böden auf den Bestandesniederschlag stattfindet und diese unterschiedlich im Kronenraum verteilt sind (NÖSKE 2005), wird ersichtlich, dass sich der Bestandesniederschlag nicht nur aus den Auswaschraten der Blätter zusammensetzt. Dies ist besonders in einem Bestand mit vielen Epiphyten der Fall (NÖSKE et al. 2003, NÖSKE & SIPMAN 2004, NÖSKE 2005, BREHM et al. 2008, HOMEIER & WERNER 2008). Die Epiphyten als Teil der Kronenstruktur erhöhen die Heterogenität des Bestandesniederschlag.

Alle hier erwähnten Faktoren erhöhen die Heterogenität. Eine Identifizierung der einzelnen Arten kann besonders bei der hier vorliegenden hohen Artenzahl nicht mit dem einfachen Vergleich der Ionenverhältnisse angestellt werden (Abb. 5.3.6, S. 70). Dies stellten auch POWERS et al. (2004) fest, die in La Selva, Costa Rica, keinen Einfluss spezieller Arten in den Bodenbedingungen finden konnten. Sie schreiben, dass der Einfluss der Epiphyten zu groß sei, um Unterschiede zwischen den Baumarten identifizieren zu können. Daher wurde auf die Auswertung der Baumarten, die sich über den Bestandesniederschlagssammlern befanden, nicht näher eingegangen. Zur Identifizierung, mit welchem Baum welcher Art der Bestandesniederschlag Kontakt hatte, sollte standortbezogen auf Sekundärmetaboliten zurückgegriffen werden, mit Hilfe derer zwischen den Arten unterschieden werden kann. Die Farbunterschiede zwischen den Proben (Abb. 6.2) können auf unterschiedliche Huminstoffgehalte

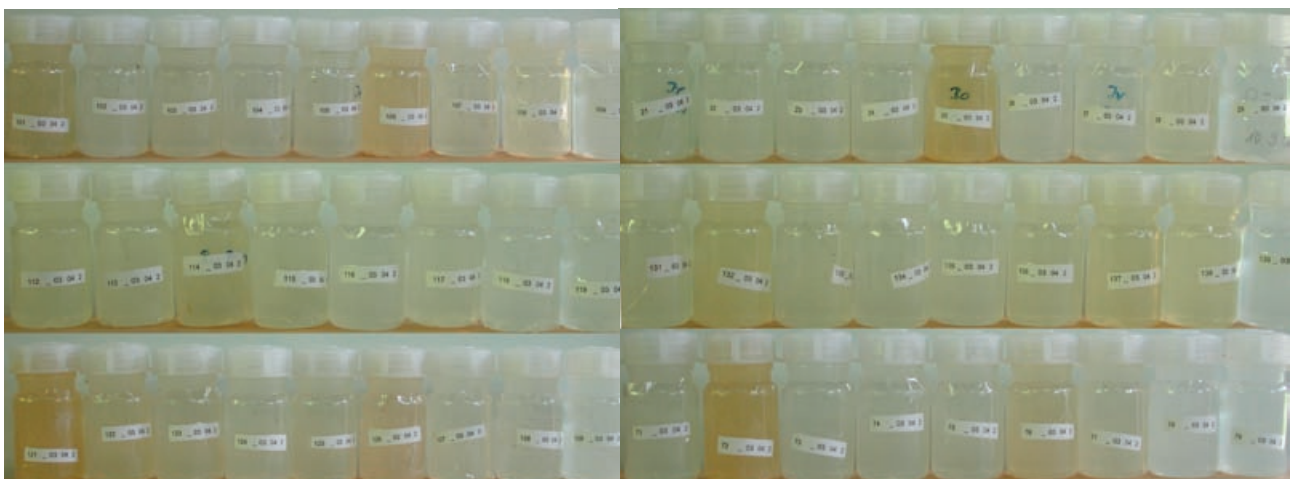


Abbildung 6.2: Exemplarisch einige der Proben des Bestandesniederschlags in den Transportgefäßen.

zurückgeführt werden, was bei der Einschätzung helfen könnte, ob das Wasser einer spezifischen Probe Kontakt mit epiphytischem Boden hatte. Auch eine Versuchsanordnung mit markierten Isotopen, wie bei WANIA et al. (2002) angewendet, könnte eine Identifizierung ermöglichen.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die untersuchten Arten unterschiedliche Wasserspeicherkapazitäten und Nährstoffauswaschraten zeigen. Die hier diskutierten anatomischen Merkmale können diese unterschiedlichen Raten nicht eindeutig erklären. Die Heterogenität im Freiland ist, besonders wegen der epiphytischen Kompartimente, sehr hoch. Die hier genutzten Methoden reichten nicht aus, um den Einfluss einzelner Arten auf den Bestandesniederschlag genau zu bestimmen.

6.4 Die Bestandesniederschlagsqualität und deren Einfluss auf den Boden

Bevor ein Einfluss des Bestandesniederschlags auf den Boden (Kap. 6.4.4) diskutiert werden kann, sollen zunächst in diesem Kapitel der Bestandesniederschlag mit seiner Nährstoffzusammensetzung (Kap. 6.4.1) und der Einfluss der Kronenstruktur auf die Verteilung dieser Nährstoffe (Kap. 6.4.2) sowie die Bodenparameter (Kap. 6.4.3) einzeln betrachtet werden.

6.4.1 Die Zusammensetzung des Bestandesniederschlags

Als Voraussetzung der Beurteilung und Diskussion des Bestandesniederschlags muss zunächst der Freilandniederschlag betrachtet werden.

Der Freilandniederschlag

Die an der zentralen Klimastation der ECSF auf 1950 m NN gemessenen 1948 mm Niederschlag zwischen dem 25.11.2001 und 25.11.2002 entsprechen dem Bereich, der zwischen 1998 und 2002 (siehe Kap. 2.3, Abb. 2.2, S.22, Daten von EMCK 2007) gemessen wurde. Allerdings liegen die hier auf 1950 m NN gemessenen Mengen etwas unter den von EMCK (2007, S. 154) windkorrigierten Regenmengen von 2079 mm. Die von WILCKE et al. (2001) zwischen April 1998 und April 2000 ermittelten Werte von 2220 mm liegen weit über den hier gemessenen Werten. Ein Methodenvergleich der verwendeten Regenmessungen in der RSF bei 1950 m NN (ROLLENBECK et al. 2007) ergab eine Überschätzung der von WILCKE et al. (2001) gemessenen Regenmengen gegenüber den elektronisch (mit Hilfe einer Kippwaage (tipping-bucket)) gemessenen Werten von EMCK (2007) von 4,15 mm je Woche, womit sich die Unterschiede erklären lassen.

Der Freilandniederschlag auf 2275 m NN liegt mit 2737 mm wesentlich höher als die Werte gemessen auf 1950 m NN. Falls es einen kontinuierlicher Anstieg des Freilandniederschlags mit zunehmender Meereshöhe geben sollte, entspricht dieser Anstieg 242 mm je 100 Höhenmeter. Eine Projektion der

Freilandmessungen bei 1950 m NN auf andere Höhenstufen wäre somit ohne Vergleichsmessungen nicht möglich. WILCKE et al. (2001) geben bei ihrer Bilanzierung dreier Wassereinzugsgebiet im Gebiet der RSF als Freilandmessstationen lediglich die Höhenstufe 1950 m NN an, wobei sich die angegebenen Einzugsgebiete von 1910 m NN bis 2180 m NN erstrecken. Wenn nun ein kontinuierlicher Anstieg der Niederschlagsmengen mit zunehmender Meereshöhe angenommen wird, könnte mit den hier aufgenommenen Daten der zwei Freilandmessungen auf unterschiedlicher Meereshöhe eine Korrektur vorgenommen werden. Die von WILCKE et al. (2001) auf 1950 m NN gemessenen Regenmengen lägen somit 218,5 mm oder 11,22 % unter den hier berechneten Regenmengen für die Wassereinzugsgebiete.

Ob es sich tatsächlich um einen kontinuierlichen Anstieg handelt oder um eine Sprungschicht auf 2100 m NN (persönliche Kommunikation mit Dr. R. Rollenbeck), ist für diese Arbeit nicht elementar, da weitestgehend auf die absoluten Messergebnisse zurückgegriffen wurde und der Bestandesniederschlag nicht als Teil des Freilandniederschlags ausgedrückt wurde (vgl. Kap. 4.4.1, S. 31 und Kap. 5.4.2, S. 73). Mit Hilfe der Verrechnung der Untersuchungsflächen im Wadtyp III mit den Freilandmessungen auf 2275 m NN und den Untersuchungsflächen in den Waldtypen I und II auf die Freilandmessungen auf 1950 m NN wurde versucht, den Einfluss der Unterschiede in den Regenmengen auf den verschiedenen Höhenstufen auf die Berechnung der Bestandesniederschlagsmengen zu minimieren.

Die Elementfracht, die mit dem Freilandniederschlag auf 1950 m NN eingetragen wurde, ist nur schwer mit der Messreihe von 1998/1999 (WILCKE et al. 2001) zu vergleichen. Mit $1,62 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ K wurde weniger als die Hälfte gefunden, für die $1,74 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Mg war es ca. das Eineinhalbfache und für Ca mit $17,11 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ das über Vierfache. Zum Vergleich konnten in Puerto Rico $4,69 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ K, $8,53 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Mg und $13,0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Ca (McDOWELL 1998) und in Costa Rica $6,37 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ K, $2,43 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Mg und $6,19 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Ca (WOLTER 2002) im Freilandniederschlag bestimmt werden. Im Vergleich mit weiteren tropischen Standorten, wie sie bei BRUIJNZEEL (1989) zusammengefasst sind, ergibt sich, dass die Mg- und Ca- Einträge mit dem Freilandniederschlag im angegebenen Bereich und der K-Eintrag unterhalb der angegebenen Quellen liegen. An der Messstation auf 2275 m NN wurde für alle gemessenen Elemente geringere Protonenkonzentration und Leitfähigkeiten nachgewiesen. Größere Unterschiede in den Luftschichten und den Transportwegen sind bei einer Distanz von gut 300 m nicht zu erwarten. Entscheidender Unterschied zwischen den beiden Messstationen war, abgesehen von der Meereshöhe, die relative Nähe zur Passstrasse zwischen Loja und Zamora. Als Grund für die höheren Elementeinträge auf 1950 m NN müssen daher die Stäube angesehen werden, die vom Strassenverkehr aufgewirbelt wurden. Mit einer Erhöhung des Verkehrsaufkommen könnten sich zumindest auch die Zunahmen an Mg und Ca im Vergleich zur vorhergehenden Messungen erklären. Auch für die Elementeinträge gilt, dass nicht von den auf 1950 m NN gemessenen Werten auf den Eintrag in anderen Höhenstufen geschlossen werden kann (ROLLENBECK et al. 2008). Demnach sind die bei WILCKE et al. (2001) angegebenen Elementeinträge durch den Freilandniederschlag in den Wald erheblich überschätzt.

Der Bestandesniederschlag

Dass sich der Bestandesniederschlag im Vergleich zum Freilandniederschlag mit zunehmender Meereshöhe am Grat weniger stark verändert (Abb. 5.4.2, S. 73), ist nicht weiter verwunderlich, wenn berücksichtigt wird, dass Kronenstruktur und Artzusammensetzung auf den Bestandesniederschlag Einfluss nehmen, wie in den vorherigen Kapiteln eingeräumt. Die Kronenstrukturparameter Bestandeshöhe, Kronendicke, LAI und Temperatur sowie Stammkreisflächen (HOMEIER 2004) verringern sich mit zunehmender Meereshöhe. Insgesamt ist weiter oben mit weniger Biomasse zu rechnen, die potentiell mit dem Niederschlag reagieren könnte, und bei niedrigeren Temperaturen dürften die chemischen Reaktionen langsamer ablaufen.

Bei der Betrachtung der Gesamtheit aller Bestandesniederschlagsproben fällt auf, dass die maximalen Konzentrationen bei geringerem Volumen der Probe höher sind (Abb. 5.4.3 A-D, S. 74). Unter Berücksichtigung der Nährstoffauswaschung aus den Blättern, die mit zunehmender Zeit steigt, wird ersichtlich, dass ein Tropfen, der sich z.B. aus dem Nebel bildet, länger auf dem Blatt verweilt und mehr Nährstoffe auswäscht als ein Tropfen, der auf ein Blatt fällt, das seine maximale Wasserspeicherkapazität schon erreicht hat. Dies entspricht genau der Beobachtung von LAUSBERG (1935), die bei Schwachregen proportional mehr ausgewaschene Nährstoffe im Bestandesniederschlag fand, was auch von TUKEY (1971), SCHOCH (1955) und STENLID (1958) bestätigt wurde. Es konnte darüber hinaus gezeigt werden (Abb. 5.4.3 E-H, S. 74), dass dies nicht nur für die Konzentrationen, sondern auch tendenziell für die maximal transportierten Elementmengen zutrifft, wenn auch nicht bei geringeren Niederschlagsmengen. Der Anstieg der Minimalwerte bei steigenden Bestandesniederschlagsmengen (Abb. 5.4.3, S. 74) spiegelt die Multiplikation der unteren Nachweisgrenze wider. Die Obergrenzen des Elementeintrags steigt tendenziell bis 50 mm Bestandesniederschlag je Probe (in der Regel Wochenproben). Dies zeigt, dass eine gewisse Niederschlagsmenge nötig ist, um ein Maximum an Nährstoffen aus dem Kronenraum auszuwaschen. Ab 50 mm Bestandesniederschlag je Probe nimmt die maximale Menge ausgewaschener Nährstoffe tendenziell ab, wenn keine Rücksicht auf einzelne Ausreißer genommen wird. Diese Beobachtung kann auch dadurch unterstützt werden, dass mit zunehmenden Jahreseinträgen weniger kg pro ha an Elementen eingetragen werden (Abb. 5.4.4, S. 75). Mit steigenden Niederschlagsmengen steigt anscheinend auch der Anteil des Niederschlags an, der fast gar keinen Kontakt mehr zur Vegetation selber hat, sondern nur noch mit dem Wasserfilm auf der Vegetation. Besonders bei Starkregenereignissen verweilt der Regen, der über die Menge der Wasserspeicherkapazität des Bestandes hinaus geht, kaum noch auf den Bestandesoberflächen. Eine Abnahme der Elementfracht des Bestandesniederschlag mit zunehmenden Bestandesniederschlagsmengen konnte für K und P auch schon von BERNHARD-REVERSAT (1975) gezeigt werden. Bei Proben, die in Vier-Wochen-Perioden genommen wurden, konnte von ihm eine maximale Transportmenge bei ca. 200 mm Regenmenge festgestellt werden.

Im Vergleich der K-, Mg- und Ca-Gehalte im Bestandesniederschlag mit den in anderen Publikationen angegebenen Werten (Tab. 6.1) wird ersichtlich, dass die hier gefundenen Mengen (detaillierter in

Tab. 5.8, S. 76) den aus den Tropen üblichen Mengen gleichen. Die hohen Werte von WILCKE et al. (2001) im selben Wald können nicht bestätigt werden. WILCKE et al. (2001) erwähnen, dass monatliche Mischproben erstellt wurden. Wenn diese „aliquots“ so zusammengestellt worden wären, dass jede Messperiode mit dem gleichen Volumen eingeht und nicht exakt proportional zu ihren Niederschlagsvolumina, dann wären die Proben aus Schwachregenzeiten mit ihren höheren Konzentrationen überproportional in die Rechnungen eingegangen und die Werte wären somit als zu hoch eingeschätzt worden. Die besonders niedrigen Werte bei JORDAN et al. (1980) werden von den Autoren mit der Nährstoffarmut des Bestandes und der Nährstoffaufnahme durch Epiphyllie begründet.

Tabelle 6.1: Vergleich der Elementgehalte im Bestandesniederschlag [kg ha⁻¹ a⁻¹] zusammengetragen aus verschiedenen Untersuchungsgebieten und Publikationen.

Untersuchungsgebiet	Publikation	K	Ca	Mg
Deutschland, Buchen & Fichten	FASSBENDER (1977)	24,3 - 26,7	28,3 - 35,5	4,0 - 4,6
England, Charley Moss	AHMAD-SHAH & RIELEY (1989)	15,4 - 23,6	16,9 - 23,4	6,32 - 12,2
Spanien, El Rebollar	GALLARDO et al. (1998)	8,4 - 17,7	8,5 - 12,8	4,7-6,3
Canada, Lake Clair Watershed	DUCHESNE et al. (2001)	4,98	3,05	0,71
Australien, Mt. Disappointment	ATTIWILL (1966)	11,36	5,27	1,93
Taiwan, Fu-shan	LIN et al. (2001)	36	2,8	3,3
Elfenbeinküste, Adiopod.	BERNHARD-REVERSAT (1975)	57 - 183	36 - 50	40 - 54
Kamerun, Korup National Park	CHUYONG et al. (2004)	118,9 - 122,4	36,1 - 37,2	12,3 - 15,8
New Guinea, Easter Highlands	EDWARDS (1982)	60,1 - 81,4	12,3 - 25,6	8,8 - 12,1
Puerto Rico, Luquillo Mountains	McDOWELL (1998)	51,6	22,7	13,4
Costa Rica, Los Santos	HÖLSCHER et al. (2003)	41,1 - 61,8	12,4 - 14,8	3,4 - 5,4
Costa Rica, RAMBA	WOLTER (2002)	14,3 - 55,9	9,1 - 26,5	4,1 - 8,5
Panama, IRHE	CAVELIER et al. (1997)	63,22	35,07	7,60
Kolumbien, Cordillera Central	VENEKLAAS (1990)	33,0 - 95,2	18,8 - 27,1	7,0 - 10,7
Venezuela, San Eusebio	STEINHARDT (1979)	69,7	6,9	3,3
Venezuela, Rio Negro	JORDAN et al. (1980)	17,1 - 28,9	3,60 - 6,65	1,32 - 3,97
Ecuador, ECSF	OESKER (hier)	15,5 - 106,2	2,8 - 14,3	1,4-6,8
Ecuador, ECSF	WILCKE et al. (2001)	118 - 142	17 - 28	8 -21

Bei der Aufstellung einer Nährstoffbilanz des Kronenraums, also der Freilandniederschlagsgehalte minus den Bestandesniederschlagsgehalten, zeigt sich, dass nur Protonen, Ca und Pb im Kronenraum angereichert werden. Von einer Anreicherung von Pb im Kronenraum, wie in Kapitel 5.4.2 (Tab. 5.9, S. 77) gezeigt, wurde auch schon von REA et al. (2001) berichtet, die aber nicht näher auf diesen Vorgang eingehen. Auch hier kann diese Beobachtung nicht detaillierter diskutiert werden. Eine genauere Untersuchung wäre wünschenswert. VITOUSEK & SANFORD (1986) fassen aus verschiedenen Publikationen die Nährstoffbilanzen zusammen. Sie kommen insgesamt auf einen Bereich von 220 kg ha⁻¹ a⁻¹ bis -6 kg ha⁻¹ a⁻¹ für K, 41 kg ha⁻¹ a⁻¹ bis -2 kg ha⁻¹ a⁻¹ für Mg und 56 kg ha⁻¹ a⁻¹ bis -23 kg ha⁻¹ a⁻¹ für Ca, wobei die negativen Werte keine Auswaschung sondern ein Verbleiben im Kronenraum ausdrücken. Dies zeigt die grossen Variationen, die in tropischen Wäldern vorkommen können. VITOUSEK & SANFORD (1986) führen dies auf Unterschiede in den Böden zurück.

Die Heterogenität der Elementfracht im Bestandesniederschlag gemessen an den CVs ist mit ca. 100 % mehr als drei mal so hoch wie die Heterogenität der Bestandesniederschlagsmengen (29 %). Auf den Vergleich der Heterogenität in den einzelnen Kompartimenten wird detaillierter im Kapitel 6.6.1 eingegangen. Die räumliche Heterogenität des Bestandesniederschlags und seiner Elementfracht wurde auch von SEILER & MATZNER (1995) in einem *Picea abies*-Bestand im Fichtelgebirge in Abhängigkeit vom Abstand zum Stamm bestimmt. Sie kamen für K, Mg und Ca auf CVs von 30 %, 34 % und 33 %. Bei dem hier untersuchten tropischen Bergregenwald liegen diese CVs bei 56,3 %, 86,3 % und 63,4 %. Für Mn und die verschiedenen Stickstoffverbindungen lagen die CVs von SEILER & MATZNER (1995) bei 34 % bzw. zwischen 21 % und 29 %. Hier liegen diese bei 135,6 % bzw. zwischen 98,0 % und 148,8 %. Der tropische Bergregenwald ist also wesentlich heterogener als ein mitteleuropäischer Fichtenbestand. POTTER et al. (1991) geben die CVs von K, Mg und Ca für einen von *Quercus prinus* dominierten Mischbestand in North Carolina, USA, mit 74 %, 50 % und 47 % an. Für K ist die Heterogenität höher als in dieser Untersuchung bestimmt, für Mg und Ca liegt sie zwischen dem Fichtenbestand und dem tropischen Bergregenwald. Über die Variabilität einzelner Inhaltsstoffe des Bestandesniederschlags arbeiteten KOSTELNIK et al. (1989). Sie fanden in einem Bestand in Pennsylvania, USA, für K ein CV von 95,80 %, für Mg von 66,22 % und für Ca von 73,08 %. In dem hier untersuchten Bestand ist die Heterogenität der K-Verteilung höher und die von Mg und Ca geringer als in dem Bestand, der von KOSTELNIK et al. (1989) untersucht wurde. Im Vergleich mit SHANLEY (1989), der zwei Bestände im Schwarzwald untersuchte, war die Heterogenität von K, Mg und Ca genau entgegengesetzt. Bei SHANLEY (1989) waren die CVs von K mit 60 % und 119 % am höchsten und von Mg mit 19 % und 25 % am niedrigsten. Die CVs, die von ZIMMERMANN et al. (2007) ermittelt wurden, liegen im Bezug auf alle hier untersuchten Untersuchungsflächen mit fast dem Doppelten weit höher. Selbst wenn nur die Werte des hier untersuchten Waldtyps I, in dem die Untersuchung von ZIMMERMANN et al. (2007) nur bei Schwachregenereignissen durchgeführt wurde, verglichen werden, liegt der CV für K beim Doppelten, von Mg bei 125 % und für Ca bei 144 %. Dies erklärt sich dadurch, dass bei Schwachregenereignissen, wie schon mehrfach erwähnt, die Einflüsse der Nährstoffauswaschung proportional höher sind. Die Unterschiede zwischen starker Auswaschung und keiner Auswaschung sind größer und damit auch die erwarteten CVs. Daher sind die CVs bei Untersuchung von Schwachregenereignissen höher und nicht übertragbar auf die Jahreseinträge.

6.4.2 Der Einfluss der Kronenstruktur auf den Bestandesniederschlag

Wie schon in Kapitel 6.2.2 gezeigt werden konnte, nimmt die Kronenstruktur Einfluss auf die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen. Der Einfluss der einzelnen Arten auf die Bestandesniederschlagszusammensetzung wurde in Kapitel 6.3 beschrieben. Demzufolge muss auch ein Zusammenhang zwischen der Kronenstruktur und der Bestandesniederschlagszusammensetzung gefunden werden können. Ein gute Möglichkeit dies zu zeigen, ist die Verteilung des Rb, da Rb nicht im Freilandniederschlag nachgewiesen werden konnte (Tab. 5.9, S. 77) und seine Verteilung im

Bestand nicht homogen ist (Abb. 5.4.5, S. 78). Anhand der Rb-Konzentration im Bestandesniederschlag konnte gezeigt werden, dass die direkte Strahlung und die Kronenöffnungen entscheidend für die Rb-Verteilung sind (Abb. 5.4.6, S. 79), allerdings nicht der LAI. Dies entspricht den Kronenstrukturparametern, die auch für die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen von Relevanz sind (vgl. Tab. 5.5, S. 60). Die Zusammenhänge zwischen den Inhaltsstoffen und der Kronenstruktur wurden bisher hauptsächlich an einzelnen Individuen untersucht. HANSEN (1995 & 1996) und BEIER et al. (1993) beschreiben eine höhere Elementfracht mit zunehmenden Abstand zum Stamm bis zum Kronenraumende. In einer Untersuchung von LOESCHER et al. (2002) konnte diesbezüglich kein Zusammenhang gefunden werden. DRAAIJERS et al. (1992) fanden einen engen Zusammenhang zwischen den Inhaltsstoffen des Bestandesniederschlags und dem Kronenvolumen in *Pseudotsuga menziesii*-, *Pinus sylvestris*- und *Quercus robur*-Beständen, den sie allerdings mit der Auswaschung von Trockendeposition in Zusammenhang stellten.

Die Hochrechnungen aus den Ergebnissen der Laborversuche auf die Bestandesebene (Kap. 5.3.3, S. 68) ergaben eine maximale Auswaschkapazität aus den Blättern von $220 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ für K, von $14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ für Mg und von $67 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ für Ca. Demgegenüber wurden im Bestandesniederschlag lediglich $49,06 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ K, $3,67 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Mg und $8,68 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Ca gemessen (Tab. 5.8, S. 76). Im Bestandesniederschlag wurde also ein Vielfaches weniger nachgewiesen, als theoretisch aus den Blättern herausgewaschen werden könnte. Eine kritische Einschätzung von Über- bzw. Unterschätzung des im Labor verwendeten SALSA-Systems wurde in Kapitel 6.3.2 gegeben. Der bei der Berechnung zugrunde gelegte Annahme, dass alle Blätter einheitlich befeuchtet und gleichmäßig im Raum verteilt sind, kann nicht gefolgt werden. Beschattungseffekte von einem Blatt zu einem anderen, die eine Überschätzung der berechneten Werte nach sich ziehen, wurden in der Berechnung nicht berücksichtigt. Ferner müsste durch die zusätzlichen Nährstoffeinträge aus den Epiphyten und besonders den epiphytischen Böden (vgl. Kap. 6.3.3) von einer Unterschätzung der hier berechneten Werte ausgegangen werden. Von VITOUSEK & SANFORD (1986) wurden für tropische Wälder Maximalwerte der Kronenraumbilanzen von $220 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ K, $41 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Mg und $56 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Ca angegeben. Für die K-Auswaschung konnten aus den Werten der Laborversuche genau dieser maximale Wert berechnet werden, für Mg weniger und für Ca etwas mehr. Dass in dem hier untersuchten Bergregenwald die Werte im Bestandesniederschlag nicht die Werte erreichten, die aus den Ergebnissen der Laboruntersuchung berechnet wurden, spricht dafür, dass der erwähnte Überschattungseffekt der Blätter entscheidender ist, als die Auswaschungen aus epiphytischen Böden.

6.4.3 Die Zusammensetzung der Bodennährstoffe

Beim Vergleich der hier bestimmten Elementgehalte im Boden (Tab. 5.10, S. 80) mit den Werten aus der Literatur muss berücksichtigt werden, dass die Probennahme nicht nach Bodenhorizonten, sondern nach Bodentiefen differenziert wurde. Da aber nur die ersten 20 cm betrachtet wurden, war eine Übertragung auf Werte von klassischen Bodenprofilen nicht möglich. Ein Vergleich mit den von

WILCKE et al. (2001) publizierten Werten ist ebenfalls nicht möglich, da unterschiedliche Bezugsgrößen und Methoden verwendet wurden. Für die hier vorliegende Arbeit sind nicht die tatsächlichen Elementgehalte im Boden, sondern viel mehr deren räumliche Verteilung von Bedeutung.

Dass bei allen Elementen außer bei Al die Heterogenität in dem 0-10 cm Horizont höher ist als in Bodentiefen von 10-20 cm, spricht dafür, dass die räumliche Verteilung vom Eintrag abhängig sein könnte. Es konnte gezeigt werden, dass Ca mit den höchsten CVs am heterogensten im Boden verteilt ist und K mit den niedrigsten CVs am homogensten (Abb. 5.4.7 B, S. 80). In Ammoniumacetatextrakten der Bodenschicht 0-10 cm ergaben sich CVs von 66,5 % für Ca, 55,2 % für Mg und 45,9 % für K. Diese Verteilung der räumlichen Heterogenitäten der Elemente konnte in dieser Form von MUSILA (2007) in Kakamega Forest, Kenia, nicht gefunden werden. Sie bestimmte für Ammoniumacetatextrakte von Proben der ersten 10 cm Boden eines ungestörten Waldes CVs von 47 % für Ca, 61 % für Mg und 58 % für K. Lediglich in weiteren von ihr als intermediär bzw. als stark gestört klassifizierten Flächen konnte sie für K die mit bis zu 27 % niedrigsten CVs finden. In einem anderen Versuchsteil mit 225 Messpunkten berechnete MUSILA (2007) den CV von K in Bodenwasserextrakten mit 50 % als den niedrigsten im Vergleich zu denen von Mg (90 %) und Ca (95 %). BURGHOUTS et al. (1998) untersuchten die ersten 8 cm des Bodens eines Regenwaldes auf Borneo. Sie konnten im Ammoniumacetatextrakt insgesamt wesentlich weniger Nährelemente nachweisen. Die räumliche Heterogenität der Elemente, also ihre CVs, war für Ca mit 78,9 % heterogener und für Mg mit 43,2 % und K mit 25,1 % etwas homogener als in dem hier untersuchten Bergregenwald. Dass die räumliche Verteilung von K am niedrigsten ist, könnte damit begründet werden, dass K ein mobileres Element ist als Mg und Ca. Der Austausch in der Bodenlösung ist im Vergleich am schnellsten. Ca hingegen ist am wenigsten mobil und wird somit eher an der Position verweilen, an der es auch eingetragen wurde. Dies findet sich auch darin bestätigt, dass Ca im Wasserextrakt kaum nachzuweisen ist, aber im Ammoniumacetatextrakt die höchsten Konzentrationen zeigt.

6.4.4 Der Zusammenhang zwischen den Bestandesniederschlagsgehalten und den Bodennährstoffgehalten

Wie wichtig der Bestandesniederschlag als Nährstoffquelle für den Boden ist, wurde schon von WILL (1959) herausgestellt. Er fand unter neuseeländischen Baumbeständen einen höheren Laubfall als damals in der Literatur angegeben. Allerdings waren die Einträge mit dem Bestandesniederschlag für K und Na deutlich über den Einträgen des Laubes, für P etwa gleich; für Ca fand er einen höheren Eintrag mit den Blättern als mit dem Bestandesniederschlag. Darüber hinaus ist dem Bestandesniederschlag noch eine weitere Bedeutung zuzumessen. Im Gegensatz zu den Nährstoffen, die mit dem Streufall eingetragen werden und zunächst noch dekompostiert werden müssen (GOLLEY 1983b, GLINIARS 2004), sind die Nährstoffe, die mit dem Bestandesniederschlag eingetragen werden, schon in Wasser gelöst und daher sofort verfügbar. Der Einfluss des Bestandesniederschlag auf die Verteilung der Bodenfeuchtigkeit wurde z.B. von LUNT (1934) untersucht soll aber detaillierter bei ENGELHARDT et al. (in prep) erläutert werden.

Zwischen den pH-Werten des Bestandesniederschlags und denen der Bodenextrakte konnte unter Einbeziehung fast aller Messpunkte ein eindeutiger Zusammenhang ($p \leq 0,001$) gefunden werden (Abb. 5.4.8 A, S. 82). Insgesamt sind die pH-Werte des Bodens niedriger. Allerdings scheint ein erhöhter Protoneneintrag auch die pH-Werte im Boden zu senken. Dass dieser Effekt, wenn auch schwächer, auch in einer Bodentiefe von 10-20 cm zu finden ist, bestätigt TUKEY (1971), der feststellte, dass die Pflanzen eine Wirkung auf das gesamte Bodenprofil haben. Auch SKEFFINGTON (1983) fand heraus, dass ein pH-Wert-Gradient unter Baumkronen zu finden ist. Mit zunehmenden Abstand zum Stamm (bis zu 5 m) fand er steigende pH-Werte im Boden ebenso wie sinkende Elementkonzentrationen in Bestandesniederschlag und Boden. Für die Leitfähigkeiten konnte dieser Einfluss des Bestandesniederschlags auf den Boden nicht gefunden werden (Abb. 5.4.8 B, S. 82). Tendenziell zeigt sich das Gegenteil, also abnehmende Leitfähigkeit des Bodens bei erhöhtem Eintrag. Insgesamt sind die Leitfähigkeiten der Bodenlösungen allerdings wesentlich höher als im Bestandesniederschlag und dessen Einfluss daher als eher gering einzuschätzen.

Die tendenzielle Abnahme der K-Gehalte im Boden mit zunehmenden K-Eintrag (Abb. 5.4.9 A & E, S. 83) steht im Gegensatz zu den Beobachtungen von VITOUSEK & SANFORT (1986). Sie setzen den Nährstoffgehalt des Bodens mit dem im Bestandesniederschlag in Verbindung und beschreiben, dass von Pflanzen an nährstoffreicheren Standorten mehr K und Ca mit dem Bestandesniederschlag ausgewaschen werde als von Pflanzen auf nährstoffärmeren Standorten. Dies lässt sich nur für Ca und Al bestätigen, für das sich tendenziell höhere Konzentrationen im Boden an den Orten finden lassen, an denen auch der Eintrag mit dem Bestandesniederschlag höher ist (Abb. 5.4.9 C, D, G & H, S. 83). Eine Erklärung könnte in der schon erwähnten Mobilität von K und den besonders niedrigen CVs in den Bodenlösungen liegen. Durch die geringe Mobilität des Ca erhält sich anscheinend das vom Bestandesniederschlag erzeugte Muster im Boden. Für Mg als intermediär mobiles Ion konnten keine eindeutigen Zusammenhänge zwischen Bestandesniederschlag und Bodenextrakten festgestellt werden (Abb. 5.4.9 B & F, S. 83). Nur für Al lassen sich in allen Extraktionen und Bodentiefen durchgehend gute Zusammenhänge ($p \leq 0,001$) zwischen dem Al-Eintrag und den Al-Konzentrationen im Boden finden (Abb. 5.4.9 D & H, S. 83). MUSILA (2007) fand in Kakamega Forest, Kenia, dass die räumliche Verteilung von K, Ca und Mg im Boden durch die räumlichen Verteilung der Vegetation bedingt, also biogen, ist, während die Verteilung des Al geogen bestimmt ist. Diese Aussagen können nicht direkt miteinander verglichen werden, da die Standortunterschiede einbezogen werden müssen, die an dem afrikanischen Standort von besonders alten Böden und im Bergregenwald von besonders starken Neigungen geprägte sind.

Die Nährstoffe sind im Boden heterogen verteilt (Kap. 1.4, S. 15 oder Tab. 5.10, S. 80). Daher kann mit einer Messung an einem Punkt unter einem Baum keine Aussage über die Ressourcenverfügbarkeit eines Baumes getroffen werden. Folglich sollten auch die Mittelwerte der einzelnen Untersuchungsflächen miteinander verglichen werden (Abb. 5.4.10, S. 84). Dabei werden die Tendenzen der Einzelmessungen bestätigt. Für K und die Leitfähigkeiten lassen sich Abnahmen in den Bodenextrakten mit zunehmenden Einträgen mit dem Bestandesniederschlag finden; für Ca eine Zunahme in den Bodenextrakten bei zunehmenden Eintrag mit dem Bestandesniederschlag. Für Mg lässt sich eine Abnahme in den Bodenextrakten bei zunehmenden Eintrag mit dem Bestandes-

niederschlag im Bezug auf die Ammoniumacetatextrakte finden und im Bezug auf die Wasserextrakte entgegengesetzt. Dies bestätigt die Beobachtungen auf Ebene der Einzelpunkte.

Bei einem Vergleich der Heterogenität, also der CVs, der untersuchten Nährelemente im Bestandesniederschlag (Tab. 5.8, S. 76) mit denen in den Bodenextrakten (Tab. 5.10, S. 80) wird aus Gründen der Vergleichbarkeit auf die Wasserextrakte in der oberen Bodenschicht zurückgegriffen. Es zeigt sich, dass die Heterogenität von Ca im Bestandesniederschlag mit einem CV von 63,4 % annähernd in der Bodenheterogenität mit 62,9 % erhalten bleibt. Mg und K hingegen zeigen im Bestandesniederschlag mit 86,3 % bzw. 56,3 % eine heterogenere Verteilung als im Boden mit 67,2 % bzw. 47,1 %. Somit lässt sich die Aussage von DALBRO (1956) bestätigen, dass die ausgewaschenen Substanzen aus dem Kronenraum nicht einen einheitlichen Einfluss auf den Boden nehmen und unter Bäumen eine Akkumulierung der Nährelemente im Oberboden festzustellen ist. Auch BRUIJNZEEL et al. (1993) betonen diesen Einfluss mit der Erwähnung, dass ausgewaschene Phenole aus den Blättern die Bodenverhältnisse in tropischen Bergregenwäldern beeinflussen. KRETSCHMER (2003) fasst zusammen, dass die Pflanzen einen Einfluss nehmen auf die räumliche Verteilung der Nährstoffe im Boden. Allerdings unterliegt dies auch einer Rückkopplung. CHUYGON et al. (2004) fanden höhere Auswaschungen von Stickstoff bei mykorrhizierten Bäumen als bei nichtmykorrhizierten. Eine bessere Versorgung mit Nährstoffen führt demnach dazu, dass mehr Nährstoffe ausgewaschen werden. In Wäldern, in denen Mykorrhiza weit verbreitet sind, muss auch von einer höheren Nährstoffversorgungsrate ausgegangen werden (WHITMORE 1989b, MEDINA & CUEVAS 1989, KOTTKE et al. 2004). Auch oder gerade besonders in Wäldern mit relativ schlechter Nährstoffversorgung, nehmen die Mykorrhiza daher eine bedeutende Stellung bei der Nährstoffverteilung über den Bestandesniederschlag in die oberen Bodenschichten ein.

Zusammenfassend muss herausgestellt werden, dass neben dem Eintrag an Nährstoffen mit dem Freilandniederschlag der Kronenraum die Quantität und Qualität des Bestandesniederschlags beeinflussen und deren Verteilung bestimmt. Ferner konnte gezeigt werden, dass die untersuchten Elemente nicht einheitlich beeinflusst werden: Während für Ca bei erhöhtem Bestandesniederschlagseintrag erhöhte Konzentrationen in den Bodenextrakten zu finden waren, konnte dies für Mg und besonders K nicht gefunden werden. Die heterogene Verteilung von Ca spiegelt sich im Boden wider, wohingegen die Heterogenität von K und Mg abnimmt.

6.5 Ein Vergleich dreier Waldstrukturtypen

In diesem Kapitel werden die drei untersuchten Waldtypen miteinander verglichen. Zum einen wird ein direkter Vergleich der drei biotisch, also auf Grund der Baumartenzusammensetzung, von HOMEIER (2004) unterschiedenen Waldtypen angestellt (Kap. 6.5.1), zum anderen soll bewertet werden, ob der Gradient zwischen den Waldtypen auf gleicher Höhe NN mit rein topographischen Unterschieden stärker ausgeprägt ist als der Höhengradient entlang des Grates (Kap. 6.5.2).

6.5.1 Biotisch und abiotisch differenzierbare Waldtypen

Die von HOMEIER et al. (2002) und HOMEIER (2004) beschriebenen Waldtypen I(b), II und III unterscheiden sich in den biotischen Parametern (Tab. 5.12, S. 86). Diese Waldtypen unterscheiden sich ebenfalls in den meisten untersuchten abiotischen Parametern der Kronenstruktur (Tab. 5.13, S. 88), des Bestandesniederschlags (Tab. 5.14, S. 89) und der Bodennährstoffgehalte (Tab. 5.15, S. 92). Im Bezug auf die Temperaturen sind die Waldtypen auf gleicher Meereshöhe identisch, und mit steigender Höhe NN nimmt die Temperatur leicht ab (Kap. 5.5.2, S. 87). Dies spricht nicht für einen Waldtypeneffekt, sondern beschreibt den klimatischen Effekt auf einer höheren Skalenebene (EMCK 2007, BENDIX et al. 2008a).

Im Bezug auf die Kronenstruktur lässt sich feststellen, dass in den wichtigen Parametern der Bestandeshöhen, der Kronenöffnungen und der Strahlungswerte die drei Waldtypen signifikant unterschiedlich sind (Tab. 5.13, S. 88). Der Waldtyp I, mit dem höchsten und geschlossensten Bestand, kann als der homogenste klassifiziert werden, wohingegen der niedrigste und offenste Waldtyp III bezüglich der Kronenstruktur der heterogenste ist (Kap. 5.5.3, S. 88). Hierfür spricht auch die niedrigste Anzahl an Bäume mit der geringsten Basalfläche im Waldtyp III (Tab. 5.12, S. 86).

Für die Bestandesniederschläge muss ein differenzierterer Vergleich angestellt werden. Insgesamt sind die Waldtypen in den Bestandesniederschlägen gut unterscheidbar (Tab. 5.14, S. 89). Zwar lassen sich im Bestand mit den meisten Bestandesniederschlagsmengen und der heterogensten Kronenstruktur (Waldtyp III) auch die heterogenste Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen finden, allerdings zeigt sich für Waldtyp I, der die höchsten Konzentrationen an Nährelementen im Bestandesniederschlag aufweist, die heterogenste Verteilung (Abb. 5.5.2, S. 91).

Bezüglich der Bodennährstoffgehalte lässt sich der Waldtyp I eindeutig von den Waldtypen II und III unterscheiden (Tab. 5.15, S. 92). Die Gratlage zeigt eindeutig geringere Nährstoffkonzentrationen als der Schluchtwald, was sich mit den häufigen Rutschungen (STOYAN 2000) und Auswaschungen aus dem Boden und der daraus resultierenden Akkumulierung der Nährstoffe in den Schluchtwäldern erklärt werden kann.

In den vorherigen Kapiteln wurden mehrere Publikationen zitiert, in denen Bestände miteinander verglichen wurden, die aber verstärkt auf einen Vergleich der verschiedenen Bestandesniederschläge bzw. Stoffumsätze fokussierten (REIFSNYDER et al. 1971, BERNHARD-RESERVAT 1975, HENDERSON et al. 1977, EDWARDS 1982, AHMAD-SHAH & RIELEY 1989, VENEKLAAS 1990, DRAAIJER et al. 1992, LOVETT et al. 1996, BALESTRINI et al. 1998, HAMBURGER & LIN 1998, CHUYGON et al. 2004, KEIM et al. 2005, OESKER et al. 2008, KÜPPERS et al. 2008, OESKER et al. 2009 in press etc.). Andere Bestandesvergleiche werden aber oft auch mit einem rein botanischer Schwerpunkt durchgeführt und beinhalten höchstens die Aspekten der Bodennährstoffe (TANNER 1977, EDWARDS & GRUBB 1982, LIEBERMANN et al. 1996, TAKYU et al. 2002, HOMEIER 2004, KUBOTA et al. 2004 etc.). Im Weiteren sollen die Ergebnisse aus dem hier untersuchten tropischen Bergregenwald im Vergleich mit Studien über andere tropische

Standorten diskutiert werden.

Die Bestandesstruktur der hier untersuchten Waldtypen wurde ausgiebig von HOMEIER (2004) dargestellt und diskutiert. Dass die Anzahl der Bäume auf dem Grat höher ist als im Tal und die maximalen Bestandeshöhen und Basalflächen im Tal höher sind, wurde auch von TAKYU et al. (2002), TANNER (1977) und KUBOTA et al. (2004) so gefunden. VENEKLAAS (1990) hingegen fand beim Vergleich zweier Bestände auf 2550 m NN und 3370 m NN in Kolumbien in dem höher gelegenen Bestand eine geringere Stammdichte und größere Basalflächen. Entlang des Grats nimmt die Bestandeshöhe mit der Höhe NN ab, wie auch von VENEKLAAS (1990) und AIBA & KITAMYAMA (1999) gezeigt werden konnte.

Im Waldtyp I im Tal wurden mehr Nährstoffe im Bestandesniederschlag gefunden als in den Waldtypen auf dem Grat (II & III). Das wurde ebenfalls von EDWARDS (1982) in Neu Guinea und von BERNHARD-RESERVAT (1975) an der Elfenbeinküste gefunden, die beide jeweils mehr Nährstoffe im Bestandesniederschlag in den Tallagen bestimmten als auf den Kämmen; mit Ausnahme des K-Gehaltes im Bestandesniederschlag, der bei EDWARDS (1992) nicht unterschiedlich war. Im Waldtyp II wurden mehr Nährstoffe im Bestandesniederschlag nachgewiesen als im Waldtyp III. Ein solcher Vergleich entlang des Höhengradienten wurde auch von VENEKLAAS (1990) in Kolumbien angestellt. Er fand für die meisten Elemente eine Abnahme der Konzentrationen im Bestandesniederschlag von 2550 m NN auf 3370 m NN und nur für Mg und Ca sehr leichte Zunahmen mit zunehmender Meereshöhe NN.

Insgesamt können in den Bodenextrakten niedrige pH-Werte gefunden werden (Tab. 5.10, S. 80 oder Tab. 5.15, S. 92). Dass die pH-Werte in den Bodenextrakten zum Grat hin sinken, wurde auch von TANNER (1977) und KUBOTA et al. (2004) beschrieben. In den Bodenextrakten in dem hier untersuchten Bergregenwald wurden mehr Ca, Al, Mn und Na im Tal gefunden als in den Waldtypen auf dem Grat, jedoch mehr K und Mg in den Bodenextrakten auf dem Grat als im Tal. TAKYU et al. (2002) fanden mehr Nährstoffe hangabwärts. TANNER (1977) konnte jedoch am Hang mehr Nährstoffe nachweisen als im Tal. Die Waldtypen II und III unterscheiden sich nicht in den hier aufgenommenen Bodenbeschaffenheiten, ausgenommen Ca in den Ammoniumacetatextracten des Bodenhorizontes 0-10 cm. Auf einem so kleinen Gradienten von 140 m im Mittel können keine Veränderungen der Bodennährstoffkonzentrationen ausgemacht werden.

Wie HOMEIER (2004) darlegte, ist nicht die Stammdichte, sondern die Basalfläche ausschlaggebend für die Biomasse. Auf Bestandesebene kann hier gezeigt werden, dass die Verteilung der Lichtmengen, insbesondere des ISF, stark mit den Basalflächen zusammenhängt (Abb. 6.3). MONTGOMERY & CHAZDON (2001) untersuchten die Kronenstruktur eines Bestandes im Bezug auf die räumliche Verteilung des Lichts. Sie fanden dabei, dass in 75 cm Höhe die Lichtverfügbarkeit mit steigender Dichte an Jungbäumen und Sträucher abnahm, dass Bäume zwischen 1 m und 9 m Höhe einen leichten, aber signifikanten Einfluss auf das Lichtklima nehmen, aber sie konnten keinen Zusammenhang zur Baumdichte und Basalfläche der Bäume über 9 m finden. Daher zogen MONTGOMERY & CHAZDON (2001) die Schlussfolgerung, dass die Verteilung des Lichtes durch eine komplexe Interaktion zwischen Kronenraum und Unterwuchs bedingt ist. Die Ergebnisse von

MONTGOMERY & CHAZDON (2001) konnten hier nicht bestätigt werden, eventuell da die Messungen in 125 cm über dem Boden gemacht wurden und so der Unterwuchs weitestgehend nicht berücksichtigt wurde. Weiterhin soll die Heterogenität der drei Bestände miteinander verglichen werden. Im Waldtyp I (Schluchtwald) ist die homogenste Kronenstruktur und mit die homogenste Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen zu finden. Ferner ist im Waldtyp I, der nach HOMEIER (2004) die höchste Baumartendiversität aufweist, die heterogenste Verteilung der Konzentrationen im Bestandesniederschlag und in den Bodenextrakten zu bestimmen. Der Waldtyp III, der nach HOMEIER (2004) die niedrigste Baumartendiversität ausweist, zeigt hingegen die heterogenste Kronenstruktur und auch die heterogenste Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen und vergleichbar mit Waldtyp II sind im Waldtyp III die homogenere Verteilungen der Bestandesniederschlags- und Bodenextraktkonzentrationen zu finden. Im Bezug auf die Kronenstruktur und Bestandesniederschlagsmengen ist der Waldtyp II als intermediär einzustufen.

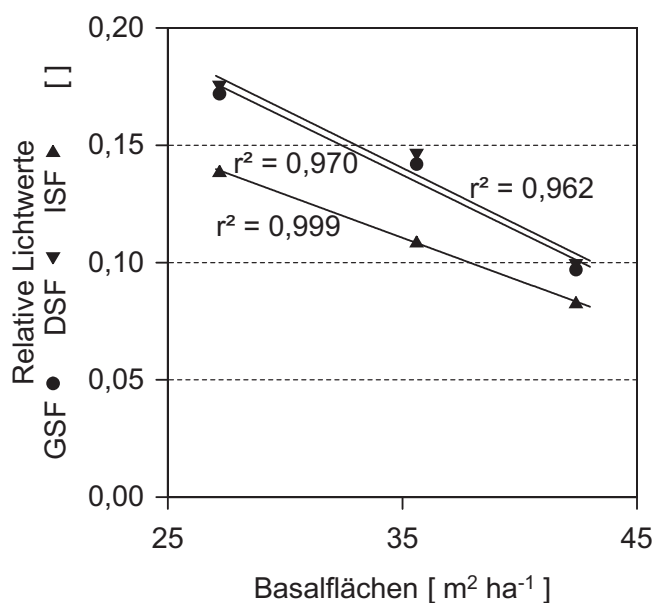


Abbildung 6.3: Die relativen Lichtwerte GSF, DSF und ISF der drei Waldtypen aufgetragen gegen die Basalflächen (bestimmt nach HOMEIER 2004) für die drei Waldtypen.

6.5.2 Höhengradient vs. Schluchtwald-Gratwaldgradient

Die soeben dargestellten Waldtypen unterscheiden sich einmal anhand ihrer Topographie auf gleicher Meereshöhe NN (Waldtypen I und II) und einmal in der Meereshöhe NN entlang des Grates (Waldtypen II und III). Nach HOMEIER et al. (2002) und HOMEIER (2004) sind die Baumartenzusammensetzungen der drei Waldtypen unterscheidbar und beschreiben signifikante Unterschiede der Waldtypen mit zunehmender Höhe NN (HOMEIER (2004)). Auch im Bezug auf die Kronenstrukturparameter Bestandeshöhe, Kronenöffnungen und Lichtverhältnisse unterscheiden sich alle drei Waldtypen, ebenso wie im Bezug auf die Bestandesniederschlagsvolumina und der meisten Bestandes-

niederschlagsinhaltsstoffe (Leitfähigkeiten, K-, Mg-, Ca-, P-, Rb- und Sr-Gehalte und organischer Stickstoff). Zwar sind die LAI-Werte in Waldtyp I und II nicht unterscheidbar, doch sind in den Waldtypen II und III entscheidende Unterschiede in den Bodenverhältnissen zu finden ebenso wie in weiteren Bestandesniederschlagsinhaltsstoffen (Nitrat, Ammonium, Phosphat, Cu- und Pb-Gehalten). Auch wenn alle drei Waldtypen unterscheidbar sind, sind die Unterschiede zwischen dem Schluchtwald und den Gratwäldern besonders wegen der Bodenverhältnisse ausgeprägter. Eine detailliertere Beschreibung der Unterschiede zwischen den Waldtypen auf gleicher Meereshöhe NN ist bei OESKER et al. (2008) zu finden.

Nach BASNET (1992) ist die Topographie ein entscheidender Faktor, der die Zusammensetzung und das Wachstum des tropischen Regenwalds bestimmt. Bei OESKER et al. (2008) wird, basierend auf einer Untersuchung von HILPMANN (2003) über die Basalflächen und Stammdichten, berechnet, dass der Unterschied zwischen dem Gratwald (Waldtyp II) und dem Schluchtwald (Waldtyp I) auf gleicher Meereshöhe NN einem Unterschied auf einem Höhengradienten von 280 m entspricht. Allerdings ist dieser Unterschied nicht konstant über den gesamten von HILPMANN (2003) untersuchten Gradienten konstant, sondern er verringert sich mit zunehmender Höhe NN. Der Unterschied in der Höhe NN zwischen den beiden Waldtypen am Grat (Waldtyp II und III) liegt im Mittel bei 140 m. Somit ist der Unterschied im Bezug auf die Topographie auf gleicher Meereshöhe NN bei den hier verglichenen Waldtypen ausgeprägter als der Unterschied zwischen den Waldtypen am Grat.

Die drei untersuchten Waldtypen, die nach HOMEIER (2004) eine unterschiedliche Baumartenzusammensetzung zeigen, lassen sich auch anhand ihrer abiotischen Parameter differenzieren. Hierbei fällt auf, dass die heterogenste Kronenstruktur mit der heterogensten Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen einhergeht und die heterogenste Verteilung der Inhaltsstoffe des Bestandesniederschlags mit der heterogensten Verteilung der Bodenextrakte. Weiterhin sind die Unterschiede im Höhengradienten NN (140 m) der beiden Wälder am Grat weniger stark ausgeprägt als der topographische Unterschied zwischen dem Gratwald und Schluchtwald auf gleicher Meereshöhe NN.

6.6 Heterogenität und Diversität

Abschließend sollen die Heterogenitäten der einzelnen Kompartimente Freilandniederschlag, Bestandesniederschlag, Kronenstruktur und Boden gegenübergestellt werden (Kap. 6.6.1) und die Auswirkungen der Heterogenität auf die Diversität und Nischenvariabilität diskutiert werden (Kap. 6.6.2).

6.6.1 Die Heterogenität der gemessenen Parameter in diesem Waldökosystem

Die räumlichen Heterogenitäten der verschiedenen Parameter, die hier aufgenommen wurden, ausgedrückt mit ihren CVs als Maß der Heterogenität, sind als Übersicht in Tabelle 6.2 noch einmal zusammengetragen und nach den Kompartimenten Freilandniederschlag, Kronenstruktur, Bestandesniederschlag und Boden differenziert. Für eventuelle Vergleiche mit anderen Waldökosystemen ist zu berücksichtigen, dass die Auswahl der Parameter, die ein Kompartiment beschreiben, von entscheidender Bedeutung ist. Es konnte für die Kronenstruktur

Tabelle 6.2: Vergleich der Heterogenitäten der hier aufgenommenen Parameter, ausgedrückt als Mittelwert der CVs auf Ebene der Untersuchungsflächen (n = 9) zusammengetragen aus den Tabellen 5.2, 5.7, 5.8 und 5.9. Angegeben sind fett gedruckt die Mittelwerte aller gemessenen Parameter der jeweiligen Kompartimente. Bei der Kronenstruktur wurde auf die Werte unterschiedliche Zenitwinkelausschnitte verzichtet, da diese eigenständigen Einfluss auf die Heterogenität nehmen, und nur der mittlere Wert bei 36° verrechnet.

Parameter	CV [%]
Freilandniederschlag	Ø 15,2
Volumen	5,8
Leitfähigkeiten	11,2
Jahreseinträge K, Mg und Ca	12,8
weitere Elementkonzentrationen	30,5
Kronenstruktur	Ø 59,3
Kronendicke	55,7
Blattdichte	162,0
LAI bei einem Zenitwinkel von 36°	31,0
Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36°	42,8
diffuse Strahlung	29,8
direkte Strahlung	34,5
Bestandesniederschlag	Ø 63,5
Volumen	29,2
Leitfähigkeiten	55,5
Jahreseinträge K, Mg und Ca	68,7
weitere Elementkonzentrationen	100,6
Bodenextrakte	Ø 47,6
in 0 - 10 cm Bodentiefe	
Leitfähigkeiten	36,3
Elementkonzentrationen im Wasserextrakt	56,1
Elementkonzentrationen im Ammoniumacetatextrakt	53,0
in 10 - 20 cm Bodentiefe	
Leitfähigkeiten	34,0
Elementkonzentrationen im Wasserextrakt	53,8
Elementkonzentrationen im Ammoniumacetatextrakt	52,1

gezeigt werden, dass die Heterogenitäten der Parameter von den Zenitwinkelausschnitten abhängig sind (Kap. 5.1, S. 41 und Kap. 5.2, S. 53). Daher wurde in dieser Zusammenstellung auf die Extreme in den Zenitwinkeln verzichtet und nur die 36°-Werte angegeben. Weiterhin ist die Differenzierung zwischen den K-, Mg- und Ca-Gehalten und den Konzentrationen der anderen Inhaltsstoffe im Bestandesniederschlag inhaltlich nicht begründbar, sie ergibt sich lediglich aus dem Schwerpunkt der Messungen in dieser Arbeit (Kap. 5.4.2, S. 73). Zumindest können die Veränderungen in der Heterogenität der Leitfähigkeiten in den Kompartimenten Freilandniederschlag, Bestandesniederschlag und Bodenlösung direkt miteinander verglichen werden. Trotz dieser Einschränkung erscheint eine solche übersichtliche Zusammenstellung abschließend als sehr hilfreich, um die verschiedenen Kompartimente miteinander zu vergleichen und kritisch zu betrachten. Es zeigt sich, dass die verschiedenen Kompartimente Kronenstruktur, Freilandniederschlag, Bestandesniederschlag und Boden unterschiedlich heterogen sind. Das homogenste Kompartiment ist wie zu erwarten der Freilandniederschlag. Die Heterogenität der Kronenstruktur ist etwas niedriger als die Heterogenität des Bestandesniederschlags. Das lässt sich damit erklären, dass die Verteilung der Inhaltsstoffe des Bestandesniederschlags nicht nur abhängig von der Kronenstruktur, sondern, wie gezeigt werden konnte, auch von der jeweiligen Artzusammensetzung ist. In den Bodenlösungen homogenisieren sich die Parameter mit zunehmender Bodentiefe wieder.

Diese Zusammenstellung beinhaltet nur die räumliche Heterogenität und nicht die zeitliche Variabilität. Die Dynamik des Kronenraumes erstreckt sich über Jahre, die des Niederschlags über Regenereignisse oder sogar nur einzelnen Phasen eines Regenereignisses. Eine Vergleichbarkeit der zeitlichen Variabilität ist daher nicht gegeben.

Die Vergleichbarkeit mit anderen Studien ist teilweise sehr schwer oder kann nicht angestellt werden. Wie in Tabelle 6.3 (S. 128-129) gezeigt, werden extrem unterschiedliche Verfahren verwendet, um das heterogenste Kompartiment Bestandesniederschlag zu messen. Meistens soll ein Durchschnittswert ermittelt werden. Die Heterogenität ist in diesen Studien selten oder gar nicht von Interesse und wird daher auch selten publiziert, obwohl sie in den Daten vorliegt. Insgesamt werden sehr unterschiedliche Auffangflächen gewählt, die eine Vergleichbarkeit sehr erschweren. Je größer die Gesamtauffangflächen, desto genauer sollten die ermittelten Ergebnisse sein. Je höher die Sammleranzahl, desto genauere Aussagen über die Heterogenität sollten getroffen werden können. Die verschiedenen Messtechniken gehen sehr unterschiedlich mit der Heterogenität um. Um die Heterogenität in den Messungen zu minimieren (vgl. Kap. 1.5, S. 17), werden z.B. besonders große Auffangflächen oder Rinnen verwendet (MARSCHNER et al. 1991 oder CAVELIER et al. 1997, JUVIK & NULLET 1995). In manchen Publikationen werden zumindest die Minima und Maxima der Regenmengen angegeben (CHUYONG et al. 2004, SCATENA 1990 oder WESTMAN 1978), in anderen Publikationen werden keinerlei Angaben über die räumliche Heterogenitäten (also SD oder CV) gegeben (BALESTRINI et al. 1998, DIJK & BRUIJNZEEL 2001, EATON et al. 1973, EDWARDS 1982, FAN & HONG 2001, HANSEN 1996, HENDERSON et al. 1977, HÖLSCHER et al. 2003, HOULE et al. 1999, LIN et al. 1997, OPAKUNLE 1989, SCHELLESKEN et al. 1998, VENEKLAAS 1990 oder WILCKE et al. 2001).

Tabelle 6.3 Teil 1. Gegenüberstellung verschiedener Methoden und Auffangflächen, um den Bestandesniederschlag mit verschiedenen Forschungszielen zu beschreiben (Vergleich von Vegetationstypen oder Arten, Einfluss des Windes etc.), angegeben mit dem Prozentsatz des Bestandesniederschlags [% Freilandniederschlag] und der Standardabweichung (SD).)+ Vom Autor geschätzt; * Berechnet aus den angegebenen Daten; n.d. nicht angegeben; min. Variabilität minimierende Methode.

Publikation	Untersuchungsgebiet; Höhe NN [m]	Sammleranzahl	Auffangfläche [cm ²]	Gesamtaufang- fläche [cm ²]	Bestandesnieder- schlag [%] Regen	SD +/-
MARSCHNER et al. (1991)	Deutschland, Grunewald; n.d.	12	2500	30000	72 - 80	n.d. min.
HOULE et al. (1999)	Canada, LCW; 270-390; Laubwald Nadelwald	36 8 (4)	577	20772	88,7	7,1 nur zeitlich)*
AHMAD-SHAH et al. (1989)	England; mixed woodland fen woodland pine woodland	26 (fixed and roving-Methode) 26 (fixed and roving-Methode) 26 (fixed and roving-Methode)	380 380 380	9880 9880 9880	81,8 80,1 79,3	7,6 nur zeitlich)* 45,9 - 96,9)* 30,6 - 61,2)* 40,8 - 96,9)*
HÖLSCHER et al. (2003)	Costa Rica, LSF; 2900 EarlySF	30	213,8	6414	69,1	n.d.
	MidSucces.Forest 2900	30	213,8	6414	74,9	n.d.
	OldGrowth Forest	30	213,8	6414	72,7	n.d.
HANSEN (1996)	Dänemark; sealevel; <i>Picea abies</i>	31 (x2)	200	6200	40-80	n.d.
OESKER (hier)	Ecuador, Waldtyp I; 1960-2070	31	198,5	6155	70,80	22,34
	Waldtyp II; 1980-2090	31	198,5	6155	85,30	25,12
	Waldtyp III; 2140-2210	31	198,5	6155	90,95	36,45
VENEKLAAS (1990)	Kolumbien, C.C.; 2550 3370	20 20	299	5980	87,6	n.d.
EATON et al. (1973)	USA, HBEF; n.d.	3 x 6	299	5980	81,8	n.d.
SCATENA (1990)	Puerto Rico. Luquillo Mountains	22	314	5652	70,9 - 84,9	n.d. räumlich
			254,5	5599	59	Jahrswerte; 24 - 95 indiv. Regen 0 - 107
LLOYD & MARQUES (1988)	Brasilien; Reserva Forestal Ducke	36	127	4560	91	54)*
DOMINGO et al. (1998)	Spainien, Almeria; 630 <i>Retama sp.</i> <i>Anthyllis cytisoides</i>	8 3	490	3920	72	61,1)*)+ 25,3)*)+
FORTI & NEAL (1992b)	Brasilien, Ducke Res.; Regenzeit Trockenzeit	5 5	712	3560	83	74,0
			712	3560	88	89,6

Tabelle 6.3 Teil 2. Gegenüberstellung verschiedener Methoden und Auffangflächen, um den Bestandesniederschlag mit verschiedenen Forschungszielen zu beschreiben (Vergleich von Vegetationstypen oder Arten, Einfluss des Windes etc.), angegeben mit dem Prozentsatz des Bestandesniederschlags [% Freilandniederschlag] und der Standardabweichung (SD).)+ Vom Autor geschätzt; * Berechnet aus den angegebenen Daten; n.d. nicht angegeben; min. Variabilität minimierende Methode.

Publikation	Untersuchungsgebiet; Höhe NN [m]	Sammleranzahl	Auffangfläche [cm ²]	Gesamtaufang- fläche [cm ²]	Bestandesnieder- schlag [%] Regen	SD +/-
CHUYONG et al. (2004)	Kamerun, Korup NP ; n.d.	10	314	3140	96,6 - 92,4	0 - 810 % für einzel- ne Regenereignisse
ZIMMERMANN et al. (2007)	Ecuador, ECSF; 1950	25 (zufällig verteilt)	122	3050	77	53; 50)* räumlich
SHELLEKENS et al. (1999)	Puerto Rico, Bisleylell; 265-456	20 (zufällig verteilt)	143	2860	52	nd.
JUVIK & NULLET (1995)	Hawaii, Pu'u La'au; 2600	2 (Rinnen)	1257	2514	75,3	min.
CAVELIER et al. (1997)	Panama, IRHE; 1340	5 (Rinnen)	500	2500	62,4	min.
FAN & HONG (2001)	China. FFC; ~200	3	707	2121	79,7	0,3)* zeitlich
LIN et al. (1997)	Xiqin; ~135	3	707	2121	88,5	1,2)* zeitlich
McDOWELL (1998)	Taiwan, Fu-Shan; 670-1100	6	314	1884	79,7 - 100	n.d.; nur saisonal
DIJK & BRUIJNZEEL (2001)	Puerto Rico, LEF	5	314	1570	59	25 (Scatena 1990)+
EDWARDS (1982)	Indonesien, Cikurutuk; 640;(1999)10	x (zufällig verteilt)	100	1000	88,1	n.d.
BALESTRINI et al. (1998)	630; (im Jahr 1995) New Guinea, n.d.	8	123	984	79,6	n.d.
WESTMAN (1978)	Italien, Bagni di Masino; 1190	15	64	960	60 - 74	n.d.
OPAKUNLE (1989)	Alpe Culino; 1490	15	64	960	71	n.d.
WILCKE et al. (2001)	Australien, <i>Eucalyptus signata</i>	2 (zufällig verteilt)	314	628	69	n.d.
HENDERSON et al. (1977)	N.Stradbroke Island; <i>E. umbra</i>	2 (zufällig verteilt)	314	628	44 - 50 & 79 - 88	(Minimum- und Maximumwerte
CLARK et al. (1998c)	<i>Banksia aemula</i>	2 (zufällig verteilt)	314	628	53 - 79 & 82 - 85	angegeben; n = 2)
	Nigeria, CRIN	10	57	567	41 - 97 & 71 - 88	25,2 nur zeitlich
	Ecuador, ECSF; 1900-2200	5	104	520	73,7	n.d.
	USA, Walker Branch; n.d.	4	113	452	43 - 91	n.d.
	Costa Rica, Montoverde; 1480-1500	20	20	400	85)*	n.d.
		(bei Windgeschwindigkeit > 2 m s ⁻¹)	20	400	59	35,2)*
		(bei Windgeschwindigkeit < 2 m s ⁻¹)	20	400	72	27,8)*

6.6.2 Der Einfluss der Kronenstruktur auf die Nischenvariabilität und Diversität

Abschließend sollen die Konsequenzen dieser hier aufgenommenen Ergebnisse diskutiert werden. Insgesamt konnte gezeigt werden, dass Kronenstruktur und Artzusammensetzung sowohl die Lichtverteilung als auch die Verteilung des Bestandesniederschlags und des Nährstoffeintrags bestimmen. Besonders konnten aber die Unterschiede in der Heterogenität herausgestellt werden. Die Kronenraumstruktur und deren Artzusammensetzung, inklusive Epiphyten, bestimmen über die Verteilung und Heterogenität der wichtigen Faktoren Licht, Wasser und Nährstoffe. Über die Bedeutung der heterogenen Verteilung wurde schon im Kapitel 1.4 eingegangen.

Die klare Einteilung von WHITMORE (1989b) in Pionier- und Nicht-Pionierarten oder in schattentolerante und schattenintolerante Arten, stellt die „Waldzyklus-Theorie“ dar, in dem sich die Pioniere in Baumfalllücken (im Weiteren wird für „Baumfalllücken“ der englischen Begriff „Gap“ verwendet) durchsetzen und nach und nach von schattentoleranten Arten verdrängt werden (auch SWAIN & WHITMORE 1988). Dies ist besonders in einem stark gestörten Wald der Fall (STOYAN 2000). POULSEN & PLATT (1989) beschreiben für größerer Gaps die entstehenden Lichtgradienten, die in diesem Kontext auch Nischengradienten genannt werden sollten. Dieser „Waldzyklus“ ist allerdings auch abhängig von der Größe der Gaps, wie WHITMORE (1989b) einräumt, was von BROKAW & SCHEINER (1989) aufgegriffen wird. Diese fanden mehr Jungbäume von Pionierarten in großen Gaps ($> 150 \text{ m}^2$) als in kleineren Gaps. Sie schlossen daraus, dass die Gapgröße die Artzusammensetzung bestimmt. Wenn die Gaps mit zunehmender Zeit zuwachsen, stellt dies für die Pionierarten bedeutende Veränderungen dar, für die Schattentoleranten nicht. Da Bereiche ohne Gaps mehr Fläche abdecken, als die Gaps selbst, fordern BROKAW & SCHEINER (1989) mehr Untersuchungen über die Dynamik der Zusammensetzung und der Struktur des Unterwuchses bei geschlossenen Kronendäch. LIEBERMAN et al. (1989) fordern eine Erweiterung des „Gapparadigmas“. Sie stellen die Klassifizierung in Gap oder Nicht-Gap in Frage und fordern eine Betrachtung entlang eines Lichtkontinuums. Für die Weiterentwicklung eines Konzeptes zur Walddynamik müssten mehr Beschreibungen des „Null-Gaps“, also der Kronenraumstruktur bei geschlossenem Kronendach, gemacht werden. Nicht die Gapgröße ist relevant, sondern die Menge an Licht, die den Waldboden erreicht, oder eben die Geschlossenheit des Kronendachs, also die Kronenöffnungen (LIEBERMAN et al. 1989). Demnach können in das Lichtkontinuum auch besonders kleine Gaps aufgenommen werden, die auch als Lichtflecken bekannt sind (CHAZDON & PEARCY 1991, PEACRY et al. 1994, CANHAM & BURNBANK 1994). Somit könnte ein Konzept zur Walddynamik auf kleinste Skalenebene projiziert werden.

WHITMORE (1989b) bezieht sich in seinem Konzept nur auf den Parameter Licht, wobei soeben die Bedeutung der kleinen Skalen unterstrichen werden konnte. Wasser und Nährstoffe spielen in diesem Konzept keine Rolle.

Im Gegensatz zu BROKAW & SCHEINER (1989) stellten HUBBELL et al. (1999) für den 50-ha-Plot auf Barro Colorado Island, Panama, fest, dass in Gaps aufgrund der höheren Stamm-

anzahl und Jungbaumdichte die Diversität je Stamm nicht höher ist. Gaps sind nur wichtig für das Verbleiben von Pionierarten in alten Wäldern. Wegen der Limitierung, dass nicht überall Keimlinge oder Jungbäume vorkommen können (recruitment limitation), sind Gaps nicht unbedingt von den am besten angepassten Arten besetzt, sondern von den Arten, die dort vorkommen. BROKAW & BUSING (2000) bestätigen dies und fassen zusammen, dass Gaps dadurch helfen, die Baumarten-diversität zu steigern, indem sie eine höhere Stammdichte nach sich ziehen, und nicht dadurch, dass sie mehr Nischen produzieren. Schlussfolgernd ist die Etablierung der Keimlinge am Waldboden bei geschlossenem Kronendach eine wichtige Voraussetzung, um in Falle, dass ein Gap entsteht, gegen die Konkurrenz bestehen zu können.

BURSLEM (1994) räumt bei der Betrachtung der Bedeutung von Licht, Wasser und Nährstoffe für Keimlinge ein, dass oft mehr als ein Faktor limitierend auf das Pflanzenwachstum wirkt. BROKAW & BUSING (2000) machen darauf aufmerksam, dass die Wachstumsraten und damit die Konkurrenzkraft nicht nur vom Licht abhängen, sondern auch von der jeweiligen Kombination von Licht und Nährstoffen. OESKER (2000) konnte beim Vergleich der Wachstumsraten von sechs tropischen Baumsämlingen (drei Pionierarten und drei schattentoleranten Arten) zeigen, dass sich die Rangfolge der Wachstumsraten mit unterschiedlicher Licht- und Nährstoffverfügbarkeit verändert. Die unterschiedlichen Pflanzenarten sind an unterschiedliche Lichtbedingungen angepasst (OBERBAUER et al. 1993, CANHAM & BURBANK 1994). SVENNING (2000) schlussfolgerte nach einer Untersuchung des Lichtklimas und der Verteilung von Jungbäumen in Jasuni, Ecuador, dass kleine Unterschiede im Licht- klima wesentlich für die Nischendifferenzierung verantwortlich sind und diese lokal den großen Pflanzenreichtum erklären könne.

ENGELBRECHT et al. (2005) zeigen an einer Untersuchung an 28 tropischen Pflanzenarten (davon 13 Baumarten), dass der Einfluss von 22-wöchigem Trockenstress größere Mortalitäten bei Sämlingen nach sich zieht, die an feuchteren Standorten vorkommen, als bei solchen, die an Trockenstressstandorte angepasste waren. Sie schließen daraus, dass die Anpassung einen entscheidenden Einfluss auf die Verbreitung der Arten hat. GUO et al. (2002) fanden einen längeren Fortbestand der räumlichen Muster der Bodenfeuchte an ungestörten Flächen und ausgeprägtere räumliche Abhängigkeiten auf kleinerer Skalenebene. Daher könnte die Anpassung an Trockenstress auch einen Einfluss auf die Mortalitäten von Keimlingen auf kleinen Skalen (dm) haben. CHRISTIE & ARMESTO (2003) untersuchten im temperaten Regenwald in Chile die Verbreitung und Etablierung von Samen und kamen darauf, dass das kleinräumige Mosaik unterschiedliche Standortfaktoren entscheidend für die Koexistenz der Arten ist. Auch sie stellten fest, dass mehr Bedeutung auf die kleinskalige Heterogenität zu legen ist. WIJESINGHE et al. (2005) testeten homoge gegen heterogene Nährstoffgaben. Pflanzen, die mit einer geringen Dichte angepflanzt waren, wiesen an nährstoffreichen Stellen im Boden 44 % mehr Biomasse auf, als Pflanzen, die bei homogener Nährstoffgabe wuchsen. HUTCHINGSON & JOHN (2004) fassen den Effekt von heterogener Nährstoffgabe auf das Wachstum von Pflanzen zusammen und stellen einen Einfluss auf Pflanzenwachstum und Konkurrenzveränderung zwischen den Pflanzen fest. KLEB & WILSON (1997) fanden hingegen keine Korrelation zwischen Artenreichtum und Bodenheterogenität. Sie untersuchten die Bodenheterogenität auf

der Ebene einer cm-Skala. Bei einem Vergleich von Wald und Grasland fanden sich mehr Arten im Grasland, aber eine höhere Bodenheterogenität im Wald. Dieser Unterschied lag nach ihren Angaben hauptsächlich an der hohen Artenanzahl der Gräser und ist daher schlecht mit Werten zur Baumartendiversität vergleichbar. Auf die Bedeutung der kleinräumigen Heterogenität der Bodenverhältnisse ist schon in Kapitel 1.4 (S. 15) näher eingegangen worden. Im Bezug auf alle aufgeführten Beispiele ist die Licht-, Wasser- und Nährstoffverteilung auf kleinskaliger Ebene von besonderer Bedeutung.

Es konnte also bestätigt werden, dass die Verteilung von Licht, Wasser und Nährstoffen besonders auf kleinskaliger Ebene von der Kronenstruktur und ihrer Artzusammensetzung bestimmt wird, wie auch in Kapitel 1.3 (S. 12) beschrieben wurde. Im Waldtyp I mit der höchsten Diversität wurde die heterogenste Verteilung der Konzentrationen im Bestandesniederschlag und in den Bodenextrakten gefunden und umgekehrt die homogenste Verteilung für den am wenigsten diversen Waldtyp III (Abb. 5.5.3, S. 93). Je diverser der Bestand, desto homogener die Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen und desto heterogener die Verteilung der Nährelemente, die mit dem Bestandesniederschlag eingetragen werden (Abb. 5.5.4, S. 94). In dem weniger diversen Bestand des Waldtypes III sind hingegen die Parameter Licht und Wasser am heterogensten verteilt. BURSLEM (1994) machte darauf aufmerksam, dass besonders in der Trockenzeit die Konkurrenz um die Ressourcen Wasser und Nährstoffe besonders wichtig ist. Besonders in relativ diversen Systemen spielt nicht unbedingt die Anzahl der Arten eine Rolle, sondern auch ihre wichtige Bedeutung für den biogeochemischen Zyklus (SILVER et al. 1996). Im diverseren Waldtyp I sind die Bestandesniederschlagsmengen homogener verteilt als im Waldtyp III. Somit trägt die Verteilung des Wassers nicht ausschlaggebend zur Nischenbildung bei.

Der Einfluss der Heterogenität und der Verteilung der abiotischen Faktoren auf die Etablierung von Baumkeimlingen wurde von DALITZ et al. (2004 a & b) als positiver Rückkopplungseffekt (positiv feed-back-effect) beschrieben. Davon ausgehend, dass ein diverser Bestand eine Vielzahl ökologischer Nischen benötigt, um die Diversität erhalten zu können, scheint der bedeutendste Faktor die kleinräumige Verteilung der Nährstoffe zu sein.

Das heterogenste Kompartiment in dem hier untersuchten Waldökosystem ist der Bestandesniederschlag, gefolgt von der Kronenstruktur und der Verteilung der Nährstoffe in den Bodenextrakten. In dem Waldtyp mit der höchsten Baumartendiversität ist auch die heterogenste Verteilung der Nährstoffeinträge mit dem Bestandesniederschlag und die heterogenste Verteilung der Nährstoffe in den Bodenextrakten gefunden worden.

7.1 Zusammenfassung und Resümee

Ziel dieser Studie war es, die Verteilung und Heterogenität der Kronenstruktur und des Bestandesniederschlags und damit der Faktoren Licht, Wasser und der Nährstoffeinträge zu erfassen und die Folgen dieser Heterogenität als nischenbildende Parameter abzuschätzen.

Die Untersuchungen fanden in einem tropischen Bergregenwald im Süden Ecuadors statt, genauer in der Reserva San Francisco nördlich des Podocarpus Nationalparks. Das Gebiet, in dem die Forschung realisiert wurde, erstreckt sich von 1950 m NN bis 2275 m NN. Laborarbeiten konnten in der nahegelegenen Estación Científica San Francisco und an den Universitäten in Bielefeld und Hohenheim durchgeführt werden.

Es wurden neun 400 m²-Untersuchungsflächen (20 m x 20 m) eingerichtet, die auf drei Waldtypen verteilt waren. Diese Waldtypen konnten zuvor an Hand ihrer Baumartenzusammensetzung eindeutig voneinander abgegrenzt werden (HOMEIER 2004). Zwei Typen lagen auf einem Grat (Typ II & III), ein weiterer in einer Schlucht (Typ I) auf gleicher Meereshöhe NN wie der untere Gratwald (Typ II). Je Waldtyp wurden drei repräsentative Untersuchungsflächen ausgewählt, in denen insgesamt 31 Messpunkte definiert wurden. An diesen Messpunkten wurden über ein Jahr der Bestandesniederschlag gesammelt und darin folgende Parameter bestimmt: Volumen, pH-Wert, elektrische Leitfähigkeit, Gehalt an K, Mg und Ca, Nitrat, Ammonium, organischem Stickstoff, Phosphat, P, Mn, Cu, Rb, Sr und Pb. Als Referenz für den Bestandesniederschlag wurden oberhalb und unterhalb der Meereshöhe des Waldes mit je fünf Replikaten die gleichen Parameter für den Freilandniederschlag ermittelt. Ferner konnte an den Messpunkten die Kronenstruktur mit Hilfe von Vermessungen und über drei Messjahre hinweg mit der hemisphärischen Photographie erfasst werden. Um den Einfluss unterschiedlicher Bestandesniederschläge auf den Boden zu untersuchen, wurden an den je 31 Messpunkten pro Waldtyp Bodenproben entnommen, in deren Wasser- und Ammoniumacetatextrakten pH-Werte, elektrische Leitfähigkeit und Gehalt an K, Mg und Ca, aber auch von Al, Mn und Na bestimmt wurde. An Hand verschiedener Laborversuche wurde für eine repräsentative Auswahl von Baumarten die Wasserspeicherkapazität an den Blattoberflächen und die Nährstoffauswaschung aus den Blättern untersucht.

Die Kronenstruktur konnte besonders effizient mit Hilfe der hemisphärischen Photographie erfasst werden. Die Software HemiView (DeltaT) lieferte z.B. Informationen über die Kronenöffnungen, die Lichtverhältnisse und den LAI. Es wurde eine hohe räumliche Heterogenität gemessen, die im Mittel über alle Parameter bei einem Variationskoeffizienten (CV) von ca. 59 % lag und damit weit ausgeprägter als die zeitlichen Veränderungen der drei verglichenen Jahrgänge waren (12 %). Die Wahl des angemessenen Zenitwinkels bei der Auswertung der hemisphärischen Bilder und somit die Wahl des zu berücksichtigten Kronenvolumens, das zur Messung herangezogen wurde, ist von entscheidender Bedeutung. Je kleiner der Zenitwinkel, desto exakter der Wert für den spezifischen Messpunkt und desto heterogener die aufgenommenen

Daten. Wird der Zenitwinkel sehr gross gewählt, ergeben sich homogener verteilte Werte, die lediglich noch Aussagen über den gesamten untersuchten Bestand geben. Die Untersuchung der zeitlichen Dynamik des LAI über drei Jahre ergab, dass an Messpunkten mit hohem LAI nach zwei Jahren vermehrt geringere LAI gemessen wurden, sowie an Messpunkten mit hohem LAI vermehrt niedrigere.

Der Bestandesniederschlag war unter den hier untersuchten Parameter die am heterogensten verteilte Größe mit einem mittleren CV über alle Parameter von 64 %. Insgesamt konnten knapp 82 % (von 0,5 % bis 492 % und einem CV von 29 %) des Freilandniederschlagsvolumens als Bestandesniederschlag im Wald gesammelt werden. Mit dem Bestandesniederschlag wurden im Mittel $49,1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1} \text{ K}$, $3,7 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1} \text{ Mg}$ und $8,7 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1} \text{ Ca}$ eingetragen. Verrechnet mit den im Freilandniederschlag eingetragenen Mengen, wurden außer Ca und Pb alle weiteren Elemente aus dem Kronenraum ausgewaschen. Unter Berücksichtigung der anderen gemessenen Inhaltstoffe ergab sich für die Bestandesniederschlagsgehalte ein CV von 100 %. Bei Schwachregenereignissen waren die prozentualen Bestandesniederschlagsvolumen signifikant geringer als die Jahresmittelwerte der Freilandniederschläge, wohingegen für reine Starkregenereignisse keine statistischen Unterschiede gefunden werden konnten. Für einen geostatistischen Ansatz zur Untersuchung der räumlichen Verteilung des Bestandesniederschlags konnten keine eindeutigen Ergebnisse berechnet werden, da die drei Replikate zu stark voneinander abwichen.

Die Kronenstruktur und deren Artzusammensetzung nimmt eindeutig Einfluss auf die Verteilung des Bestandesniederschlags. Für die Bestandesniederschlagsmengen konnte gezeigt werden, dass mit offeneren Kronen bis zu 100 % des Freilandniederschlags gesammelt werden kann, bei geschlosseneren Kronen wurde im Mittel zwar tendenziell weniger gefunden, allerdings wurden für diese Bestandesniederschlagsmengen eine räumlich besonders stark variable Verteilung und Heterogenität festgestellt (auch mit über 100 %). Trotzdem lassen sich mit Hilfe der Strahlungswerte und der Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36° die Bestandesniederschlagsmengen am Besten vorher sagen. Da Rb nicht im Freilandniederschlag nachgewiesen werden konnte, ist diese Verteilung durch die Kronenstruktur bedingt. Ein hoher statistischer Zusammenhang liess sich zwischen der direkten Strahlung bzw. den Kronenöffnungen bei einem Zenitwinkel von 36° einerseits und der Verteilung der Rb-Konzentrationen im Bestandesniederschlag andererseits finden.

Bei den Bodenextrakten zeigte sich, dass in den Wasserextrakten die höchsten Gehalte an K gefunden wurden, in den Ammoniumacetatextrakten hingegen mehr Ca. In allen untersuchten Extrakten aller Bodenschichten war die Heterogenität der Verteilung des Ca fast doppelt so hoch, wie diejenige von K und Mg. K war am homogensten im Boden verteilt. Die Heterogenität der räumlichen Verteilung der Werte der Bodenextrakte lag im Mittel über alle gemessenen Parameter mit einem CV von 48 % niedriger als die Verteilung der Kronenstruktur- oder Bestandesniederschlagsparameter. Auch die Bodennährstoffgehalte wurden teilweise durch den Bestandesniederschlag bestimmt. Für die Protonen sowie Ca und Al konnten an Standorten mit hohem Eintrag mit dem Bestandesniederschlag auch höhere Gehalte in den Bodenextrakten nachgewiesen werden. Für die K-Gehalte und die elektrische Leitfähigkeiten nahm diese Beziehung tendenziell ab, wohingegen in den Mn-Konzentrationen diese Tendenz in den beiden Extrakten entgegengesetzt war.

Aus den Laborversuchen ergab sich im Mittel über die elf häufigen Baumarten eine Wasserspeicherkapazität auf den Blattflächen von $70,74 \text{ ml m}^{-2}$ Blattfläche, was bei jeweils trockenem Bestand und einer gleichmäßigen Verteilung des Wassers im Bestand bei gegebenem LAI in $0,38 \text{ mm}$ Niederschlag umgerechnet werden kann. Die Auswaschraten an Nährstoffen aus den Blättern sind artspezifisch und lassen sich teilweise signifikant voneinander unterscheiden. Auch diese im Labor ermittelten Werte der Nährstoffauswaschung lassen sich auf Bestandesebene hochrechnen: Verrechnet mit der Wasserspeicherkapazität und der Anzahl an Regenereignissen ergibt sich eine maximale Auswaschrates von $220 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ K, $14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Mg und $67 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ Ca.

Der Vergleich der drei untersuchten Waldtypen in Bezug auf die Kronenstruktur, den Bestandesniederschlag und die Bodenextrakte ergab, dass sich die biotisch differenzierbaren Waldtypen auch abiotisch voneinander unterscheiden lassen. Die Kronenstruktur ist mit Ausnahme des LAI im Schluchtwald (Typ I) statistisch unterschiedlich zu den Gratwaldtypen, die sich in den Parametern Bestandeshöhe und Licht signifikant unterscheiden lassen. Der Vergleich in Bezug auf die Bestandesniederschlagsvolumina, die elektrischen Leitfähigkeiten und die gemessenen Jahreseinträge von K, Mg und Ca ergab eindeutige Unterschiede zwischen allen drei Waldtypen. Die Bodenextrakte im Schluchtwald sind eindeutig die nährstoffreichsten, wohingegen zwischen den Waldtypen am Grat keine nennenswerten Unterschiede gefunden werden konnten.

Der Hauptschwerpunkt dieser Arbeit lag in der Untersuchung der Heterogenität der abiotischen Parameter und deren ökologischen Konsequenzen. Der Waldtyp am oberen Grat (Typ III) wies sowohl die heterogenste Kronenstruktur als auch die heterogenste Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen auf. Im Schluchtwald (Typ I) hingegen ließen sich die homogensten Verteilungen der Kronenstrukturparameter und die homogenste Verteilung der Bestandesniederschlagsmengen finden. Für die Verteilung der Nährelemente, die mit dem Bestandesniederschlag eingetragen werden, kann eine andere Beziehung aufgezeigt werden: Die niedrigste räumliche Verteilung der Bestandesniederschlagsgehalte wurde im Waldtyp III mit der niedrigsten Baumartendiversität gefunden. Je größer die Baumartendiversität ist, desto heterogener sind die Elementgehalte im Bestandesniederschlag verteilt.

Nach HUBBELL et al. (1999) wurde die „Waldzyklus-Theorie“ von WHITMORE (1989b), bei der die Pionierarten in den Baumfalllücken dominieren und die schattentoleranten Arten den Pionieren in zweiter Generation folgen, in ein etwas anderes Licht gestellt. In dem von HUBBELL et al. (1999) beschriebenen Szenario ist es umso wichtiger für die Baumkeimlinge, die Konkurrenzsituation am Waldboden zu bestehen. Die kleinräumige Heterogenität und die Verteilung der entscheidenden Parameter Licht, Wasser und Nährstoffe werden durch den Kronenraum und die Baumartenzusammensetzung bestimmt. Dies spiegelt sich in einer hohen Nischendiversität wider. Somit kann die Artendiversität des Kronenraums die Diversität der Nischen am Waldboden beeinflussen.

7.2 Summary and résumé

Investigations in spatial heterogeneity of canopy structure and throughfall in a tropical mountain forest

The objective of this study was to investigate the distribution and heterogeneity of canopy structure and precipitation throughfall and related with this the factors light, water, and nutrient input. Further to appraise the consequences of this heterogeneity as a factor, which forms ecological niches.

The study took place in a tropical mountain rain forest in southern Ecuador, specifically in the Reserva San Francisco located north of the Podocarpus National Park. The area of research covered the altitudinal range from 1950 m a.s.l. to 2275 m a.s.l.. Laboratory facilities were used in the nearby Estación Científica San Francisco and at the Universities of Bielefeld and Hohenheim.

Nine plots of 400 m² (20 m by 20 m) were set up in three forest types, which differed in tree species composition (HOMEIER 2004). Two forest types were located on a ridge and one was in a gorge at the same elevation as the lower ridge forest type. In each forest type three representative plots were chosen and a total of 31 study points were defined. At each point throughfall was collected during a one-year period. In all throughfall samples the following parameters were determined: Volume, pH, electrical conductivity, concentration of K, Mg and Ca, nitrate, ammonium, organic nitrogen, phosphate, P, Mn, Cu, Rb, Sr and Pb. As reference for the throughfall measurements all parameters were determined in clearings, with five replicates each, above and below the elevation of the forest investigated. The canopy structure was determined at all points with both structural measurements and hemispherical photography over a period of three years. To investigate the effect of differences in throughfall properties on soil parameters, soil samples were taken at all 31 points per forest type. Extractions with ammonium acetate and water were performed, in which pH, conductivity and contents of K, Mg, Ca, Al, Mn and Na, were determined. Lab experiments with a representative selection of tree species were performed in order to determine leaf surface water storage capacity and nutrient leaching out of leaves.

For determination of canopy structure hemispherical photography turned out to be a particularly efficient method. The software HemiView (DeltaT) was used to calculate important information such as canopy openness, light environment and LAI. A high spatial heterogeneity with a coefficient of variation (CV) of 59 % was found for all parameters. It was higher than the temporal variability over three years (CV 12 %). The choice of an adequate zenith angle, and with this the definition of the investigated canopy volume, is very important. The smaller the chosen angle the better is the spatial resolution. High spatial resolution results in larger heterogeneity of the integrated data. On the other hand at a selected high zenith angle mean values are more homogeneous and contain only information

on the stand as a whole. Temporal dynamics of LAI over a time period of three years show that at positions of initially high LAI those values were reduced after two years and in contrast initially low LAI values increased in this time.

The throughfall was most heterogeneous within the investigated parameter with a CV of 64 %. In total close to 82 % (between 0.5 % and 492 % and a CV 29 %) of the volume of the incident precipitation could be collected as throughfall in the forest. With this throughfall 49.1 kg ha⁻¹ a⁻¹ K, 3.7 kg ha⁻¹ a⁻¹ Mg and 8.7 kg ha⁻¹ a⁻¹ Ca (mean values) were transported. Related to incident precipitation all elements were washed out of the canopy, except of Ca and Pb. Considering the other measured elements, the CV of the element concentration in the throughfall reached 100 %. During low intensity rain events the proportion of throughfall, expressed as percentage of incident throughfall was significantly lower than the annual mean of the incident precipitation. For high rain intensities no differences were found. With a geostatistical approach to investigate the spatial distribution of the throughfall no clear results could be calculated because the three replicates diverged strongly from each other.

Canopy structure and its species composition was influenced by the distribution of throughfall. Related to the amount of throughfall it could be shown that with an open canopy up to 100 % of the incident precipitation could be collected. Underneath a closed canopy, in average less throughfall was collected. However, the volume of throughfall showed high spatial distribution and heterogeneity with even more than 100 % of incident precipitation. Nevertheless, throughfall volume can be predicted using the parameters radiation and canopy openness at a zenith angle of 36°. Since Rb was not found in the incident precipitation its distribution is defined by canopy type and structure. A highly significant correlation was found between the Rb concentration within the throughfall and radiation as well as canopy openness.

In the soil solution more K was found in water extracts while ammonium acetate extracts contained more Ca. Between all extracts and all soil depths the heterogeneity of Ca distribution was twice as large as that of K and Mg. K was most homogeneously distributed in the soil. Heterogeneity of the values of soil extracts had in average a CV of 48 % for all parameters. This was lower than the distribution of the parameters for canopy structure and throughfall. The nutrient distribution in the soil was partly determined by the throughfall pattern. High input of protons, Ca and Al via throughfall correlated with high concentrations in soil extracts. For K content and electrical conductivity this relationship was negative. For Mn the two different methods of soil extracts showed opposite tendencies.

Average water storage capacity of leaf surfaces from eleven most common tree species resulted in 74.74 ml m⁻² leaf area. In a dry canopy with a theoretical equal distribution of precipitation and a given LAI this value equals 0.38 mm of rain. The nutrient leaching out of leaves is species dependent and differs statistically. Those lab results can be extrapolated to the entire forest: Including the water storage capacity and the number of rain events, a maximum leaching capacity of 220 kg ha⁻¹ a⁻¹ K, 14 kg ha⁻¹ a⁻¹ Mg and 67 kg ha⁻¹ a⁻¹ Ca can be calculated.

For the three forest types, which differ in biotic factors, were clearly reflected by abiotic parameter such as canopy structure, throughfall and soil parameter. Except of LAI, the canopy structure in the

gorge forest (type I) is statistically different from the forest types on the ridge (type II and III). Those types (II and III) differ in terms of stand height and radiation. Volume of throughfall, its electrical conductivity and the amounts of K, Mg and Ca per year differ between the three forest types. The soil extracts from the gorge forest (type I) are richest in nutrient rich whereas the ridge forests (type II and III) showed no differences.

The main focus of this study was to investigate heterogeneity of abiotic factors and its ecological consequences. In forest type III at the ridge the most heterogeneous canopy structure and the most heterogeneous distribution of throughfall amounts were found. In the gorge forest (type I) the most homogeneous canopy structure and most homogeneous distribution of throughfall amounts was found. For the distribution of the nutrients transported with throughfall a different relation appeared: Lowest heterogeneity of spatial distribution of throughfall element contents was found in forest type III, which showed lowest tree species diversity. The higher the tree species diversity the more heterogeneously scattered is the element content in the throughfall.

HUBBLE et al. (1999) put the forest-cycle-theory from WHITMORE (1989b) in a different light. Shortly, this theory states, that pioneer species dominate in tree fall gaps, subsequently shade tolerant species out-shade pioneer species in the next tree generation. In the scenario described by HUBBLE et al. (1999) it is more important for tree seedlings to endure and survive the competitive situation at the forest floor. Small scale heterogeneity and distribution of the important parameters light, water and nutrients are defined by canopy structure and tree species composition. This is reflected in a high variability of niches. Finally the diversity of niches at the forest floor influences the species composition of the canopy.

7.3 Sumario y resumen

Investigaciones en Heterogeneidad Espacial de la Estructura del Dosel y la Precipitación Directa en un Bosque de Montaña Tropical

El objetivo del presente estudio fue investigar la distribución y la heterogeneidad de la estructura del dosel y la precipitación directa, con relación a los factores luz, agua, y aporte de nutrientes. Adicionalmente, se evaluó las consecuencias que puede tener dicha heterogeneidad como factor formador de nichos ecológicos.

El estudio fue conducido en un bosque tropical lluvioso de montaña, al sur de Ecuador, exactamente en la Reserva San Francisco, localizada al norte del Parque Nacional Podocarpus. El área de investigación cubrió una variedad de altitudinal entre 1950 m s.n.m. y 2275 m s.n.m. Las actividades de laboratorio fueron realizadas en la Estación Científica cercana a la Reserva San Francisco y en las Universidades de Bielefeld y Hohenheim.

Nueve parcelas de 400 m² (20 m × 20 m) fueron establecidas en tres tipos bosques; dichos bosques pueden ser diferenciados por su composición florística (HOMEIER 2004). Dos tipos de bosques estuvieron localizados en la cresta y el otro en un desfiladero, todos los sitios tenían la misma elevación. En cada tipo de bosque, tres parcelas representativas fueron elegidas y un total de 31 puntos de muestreo fueron definidos. En cada uno de estos puntos, la precipitación directa fue medida por un período de un año. En todas las muestras de precipitación directa los siguientes parámetros fueron determinados: Volumen, pH, conductividad eléctrica, concentración de K, Mg y Ca, nitrato, amonio, nitrógeno orgánico, fosfato, P, Mn, Cu, Rb, Sr y Pb. Como referencia los mismos parámetros fueron determinados en áreas abiertas, con cinco réplicas ubicadas por encima y otras cinco por debajo de la elevación de las áreas de bosque bajo estudio. La estructura de dosel fue determinada en todos los puntos de muestreo tanto con mediciones de la estructura como con fotografía hemisférica por el período de tres años. Para investigar el efecto de precipitación directa sobre las propiedades del suelo, se colectaron muestras de suelo en los 31 puntos de muestreo por cada tipo de bosque. Extracciones con acetato de amonio y agua fueron realizadas para determinar pH, conductividad y contenido de K, Mg, Ca, Al, Mn y Na. Experimentos de laboratorio, con una selección representativa de especies arbóreas, fueron realizados con el fin de determinar la capacidad de almacenaje de agua de las hojas y la lixiviación de nutrientes en las hojas.

Para la determinación de la estructura de dosel, la fotografía hemisférica resultó ser un método muy eficiente. El programa de computación HemiView (Delta-T) fue usado para calcular información importante, como la apertura del dosel, el coeficiente de extinción de luz y el índice de área foliar. Todos los parámetros presentaron una alta heterogeneidad espacial con un coeficiente de variación (CV) de 59 %. La misma fue mayor que la variabilidad temporal durante los tres años de estudio (CV 12 %). Los resultados de la investigación demuestran que la selección del ángulo adecuado del

zenit, y por ende la selección del volumen del dosel investigado, es muy importante. Por consiguiente, al seleccionar ángulos más pequeños la resolución espacial es mucho mejor; y una alta resolución espacial causa una alta heterogeneidad en los datos. Por otra parte, al seleccionar un ángulo de zenit alto, los valores medios son más homogéneos pero estos solo proveen información general sobre la parcela. Las dinámicas temporales de los índices de área foliar (IAF), durante el período de tres años, muestran que en aquellos puntos donde el IAF fue inicialmente alto después de dos años los valores se redujeron; en contraste con aquellos que inicialmente fueron bajo, los cuales se incrementaron.

La precipitación directa fue el más heterogéneo dentro de los parámetros investigados, con un CV de 64 %. Cerca del 82 % (entre 0,5 y 492 % y un CV de 29 %) del volumen de la precipitación incidente pudo ser colectado como Precipitación directa en el bosque. Con la precipitación directa 49,1 kg ha⁻¹ a⁻¹ de K, 3,7 kg ha⁻¹ a⁻¹ de Mg y 8,7 kg ha⁻¹ a⁻¹ de Ca, en promedio, fueron transportado por año. Respecto a la precipitación incidente, todos los elementos fueron lavados del dosel, a excepción de Ca y Pb. En relación a los otros elementos determinados, el CV de la concentración del elemento en la precipitación directa alcanzó el 100 %. En los caso de lluvias de baja intensidad, la proporción de precipitación directa, expresado como el porcentaje de la precipitación incidente, fue considerablemente más bajo que el promedio anual de la precipitación incidente. No se encontró ninguna diferencia en los casos de lluvias de alta intensidad. Con respecto a la evaluación geoestadística para evaluar la distribución espacial de la precipitación directa, ningún resultado claro pudo obtenerse, ya que las tres réplicas divergen grandemente.

La estructura de dosel y su composición de especies fue influenciada por la distribución de precipitación directa. Con relación a la cantidad de precipitación directa, resultados muestran que en áreas abiertas del dosel hasta 100 % de la precipitación de incidente pudo ser colectado, mientras que áreas cerradas del dosel, en promedio, menos precipitación directa fue colectada. Sin embargo, el volumen de precipitación directa mostró una alta distribución espacial y heterogeneidad con más de 100 % de precipitación incidente. No obstante, el volumen de precipitación directa puede ser predecido usando los parámetros radiación y apertura del dosel a un ángulo de zenit de 36°. Debido a que Rb no fue encontrado en la precipitación incidente su distribución es definida por tipo y estructura del dosel. Una correlación estadística muy significativa fue encontrada entre la concentración de Rb en la precipitación directa y la radiación, así como con la apertura del dosel.

En la solución del suelo, el valor más alto en los extractos de agua fue K mientras en los extractos de acetato de amonio fue Ca. Entre todos los extractos y todas las profundidades del suelo, la heterogeneidad de la distribución de Ca fue dos veces más grande que el de K y Mg. Potasio fue el más homogéneamente distribuido en el suelo. La heterogeneidad de los valores de extractos del suelo tuvo en el promedio un CV del 48 % para todos los parámetros. El mismo fue más bajo que la distribución de los parámetros para la estructura del dosel y la precipitación directa. La distribución de nutrientes en el suelo fue en parte determinada por el tipo de precipitación directa. Una entrada alta de protones, Ca y Al, a través de la precipitación directa estuvo correlacionada con altas concentraciones en los extractos del suelo. La relación entre el contenido de K y la conductividad eléctrica fue negativa. Para Mn, los dos diferentes métodos de extractos del suelo mostraron tendencias opuestas.

La capacidad promedio de almacenamiento de agua de la superficie de la hoja de las once especies arbóreas más comunes fue de 74,74 ml m⁻² de área foliar. En un dosel seco con una distribución teóricamente homogénea de la precipitación y un valor dado de IAF, este valor equivale a 0,38 mm de precipitación. La lixiviación de nutrientes de las hojas depende de la especie y esta diferencia es estadísticamente significativa. Resultados de laboratorio pueden ser extrapolados al bosque entero, incluso la capacidad de almacenaje acuática y el número de acontecimientos de lluvias; pudiéndose calcular una capacidad de lixiviación máxima de 220 kg ha⁻¹ a⁻¹ K, 14 kg ha⁻¹ a⁻¹ y 67 kg ha⁻¹ a⁻¹ Ca. Para los tres tipos bosques, los cuales difieren en factores bióticos, fueron claramente diferenciados por parámetros abióticos como estructura de dosel, precipitación directa y extractos del suelo. A excepción del IAF, la estructura de dosel en el bosque de desfiladero (Tipo I) es estadísticamente diferente a los bosques de cresta (Tipo II y III). Los tipos II y III se diferencian en términos de altura y radiación. El volumen de precipitación directa, su conductividad eléctrica y las cantidades de K, Mg y Ca por año difieren entre los tres tipos de bosques. Los extractos de suelo del bosque tipo I fueron los más ricos en nutrientes mientras que los bosques de canto no mostraron ninguna diferencia.

El objetivo principal del presente estudio consistía en investigar la heterogeneidad de factores abióticos y sus consecuencias ecológicas. La estructura de dosel y la distribución de las cantidades de precipitación directa fueron más heterogéneas en el bosque tipo III mientras que las más homogéneas fueron las del bosque tipo I. La distribución de los nutrientes transportados por la precipitación directa mostró una diferente relación: la más baja heterogeneidad de la distribución espacial de los contenidos de elementos de la precipitación directa fue encontrada en el tipo de bosque III, el cual mostró la más baja diversidad de especies arbóreas. Mientras más alta es diversidad de especies arbóreas, más heterogéneamente está distribuido el contenido de elementos en la precipitación directa.

Después de HUBBLE et al. (1999) la teoría del ciclo forestal de WHITMORE (1989b), en la cual la especie pionera domina la abertura causada por la caída de árboles, posteriormente, en la segunda generación, las especies tolerantes a la sombra se imponen a las pioneras cuando la abertura se ensombrece, en vista de modo opuesto. En el escenario descrito por HUBBLE et al. (1999) es más importante para las plántulas fortalecerse y sobrevivir en la competitiva situación del sotobosque. La heterogeneidad a pequeña escala y la distribución de importantes parámetros de luz, agua y nutrientes son definidas por la estructura de dosel y la composición de especies arbóreas. Lo cual se refleja en una alta diversidad de nichos. Finalmente se puede concluir que la diversidad de nichos del sotobosque es influenciada por la composición de especies del dosel.

8. Danksagung

Besonderer Dank gilt Dr. Helmut Dalitz, der mir als Betreuer über den gesamten Zeitraum hinweg als Ratgeber hilfreich zur Seite stand. Die grundlegenden Ideen und Hypothesen, die in dieser Arbeit aufgegriffen wurden, beruhen auf Vorversuchen, die Dr. Helmut Dalitz und Dipl. Biol. Christiane Dalitz in Costa Rica durchgeführt hatten.

Besonderer Dank gilt auch Dr. Jürgen Homeier, mit dem ich in Bielefeld und Ecuador zusammen arbeiten konnte. Ohne seine Vorarbeiten in den Untersuchungsflächen und seine Baumartenkenntnis und Unterstützung bei den Feldaufenthalten wäre die Realisierung dieser Arbeit wesentlich aufwendiger gewesen.

Danken möchte ich Prof. em. Dr. Sigmar-Walter Breckle dafür, dass er mich für die Zeit der Feldarbeiten in der Abteilung Ökologie der Universität Bielefeld aufgenommen und unterstützt hat, und auch für seine Bereitschaft, diese Dissertation zu begutachten.

Danken möchte ich Prof. Dr. Manfred Küppers dafür, dass er mich als Doktorand am Institut für Botanik an der Universität Hohenheim aufgenommen hat und mich stets mit hilfreichen Ratschlägen unterstützte.

Dank gilt der DFG (Deutsche Forschungs Gemeinschaft; FOR 402), die die Finanzierung dieses Projektes übernahm.

Dank gilt dem Ministerio del Medio Ambiente de Loja, das von ecuadorianischer Seite die Forschungsgenehmigungen ausstellte und damit die Arbeiten in Ecuador ermöglichte.

Dank gilt Ing. Hernan Lucero von der Universidad Tecnica Particular de Loja, Ecuador, für seine Zusammenarbeit und Unterstützung in Ecuador.

Dank gilt der FCSF (Fundacion Cientifica San Francisco), die später in NCI (Nature & Culture International) umbenannt wurde, und Dr. Felix Matt für ihre logistische Unterstützung der Arbeiten auf der Forschungsstation ECSF.

Dank auch an Ulrich Richard und seine Mitarbeiter in der Werkstadt der Fakultät für Biologie an der Universität Bielefeld für die Mühen bei der Herstellung der Regensammler.

Dank gilt auch Dr. Mengistu Abiy, der die Messungen der Proben an der Universität Dresden für mich auf den Weg gebracht hat.

Dank gilt auch Dr. Paul Emck und Dr. Rüttger Rollenbeck für ihre Hilfen, Ratschläge und Einschätzungen zu den meteorologischen Aspekte dieser Arbeit.

Dank gilt besonders der Hilfe von R. Armijos, E. Klingelmann, M. Lara, C. Morchner, K. Ristau, A. Schaper, A. Scheffer, A. Steinfelder, S. Strobl, D. Valez und T. Walkenhorst für ihre unermüdliche Unterstützung und die langen Tage und Nächte im Wald und im Labor während der Feldarbeiten.

Ausdrücklich bedanken möchte ich mich noch einmal bei all den Kollegen auf der ECSF und der Familie Feijoo, die die Zeit der Feldphasen so abwechslungsreich, spannend und lehrreich mitgestalteten. Namen zu nennen wäre schön, aber dann würden ja nur die auffallen, die nicht genannt werden.

Danken möchte ich ebenso meinen Kollegen Dr. Winnie Musila, Robert Gliniars, Henning Todt, Dana Uster, Jörg Waltemathe für ihre Unterstützung, die Diskussionen und die eingebrachten Abwechslungen während der langen Zeiten im Büro.

Dank gilt zum Abschluss besonders Wolfgang Jaworek für seine unerschöpfliche Energie beim Korrekturlesen des Manuskriptes und Teo Calles bzw. meinem Bruder Markus Oesker für die Hilfe bei der Übersetzung der Zusammenfassung ins Spanische bzw. ins südamerikanische Spanisch.

Für die seelische Unterstützung möchte ich besonders Sabine Spiering und Simone Strobl danken.

Danken möchte ich auch meiner Familie für die Unterstützung während der gesamten Arbeit und dafür, dass sie mein wissenschaftliches Interesse weckte.

9. Literatur

Sortiert nach Erstautor, Jahr und erst darauf folgend nach Zweitautor.

- Ackerly DD (1996) Canopy structure and dynamics: intergation of growth processes in tropical pioneer trees. In: Mulkey SS, RL Chazdon & AP Smith (eds) *The ecophysiology of tropical forest plants*. Chapman & Hall 21: 619-658.
- Ahmad-Shah A & JO Riedley (1989) Influence of tree canopies on the quality of water and amount of chemical elements reaching the peat surface of a basin mire in midlands of England. *Journal of Ecology* 77: 357-386.
- Aiba S & K Kitayama (1999) Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140: 139-157.
- Amthor JS (1986) An estimate of the 'cost' of nutrient leaching from forest canopies by rain. *The New Phytologist* 102(2): 359-364.
- Anderson MC (1970) Interpreting the fraction of solar radiation available in forest. *Agricultural Meteorology* 7: 19-28.
- Anderson MC (1964a) Studies of woodland light climate I. The photographic computation of light condition. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- Anderson MC (1964b) Light relations of terrestrial plant communities and their measurement. *Biological Reviews* 39: 425-486.
- Anderson RL, OL Loucks & AM Swain (1969) Herbaceous response to canopy cover, light intensity and throughfall precipitation in coniferous forest. *Ecology* 50(2): 255-263.
- Anhuf D & R Rollenbeck (2001) Canopy structure of the rio surumoni rain forest (Venezuela) and its influence on microclimate. *Ecotropica* 7: 21-32.
- Arens K (1934) Kutikuläre Exkretion des Laubblattes. *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik* 80: 248-300.
- Arens K & Arens-Lausberg T (1946) A excrecao cuticular de sais minerais pelas folhas de *-Ricinus communis-* e seu reflexo sobre o teor mineral do solo. *Summa Brasiliensis Biologiae* 1(3): 23-43.
- Ataroff M (1998) Importance of cloud water in Venezuelan Andean cloud forest water dynamics. In: Schemenauer RS & HA Bridgman (eds) *First International Conference on Fog and Fog Collection*. International Development Research Centre, Ottawa 25-28.
- Attiwill PM (1966) The chemical composition of rainwater in relation to recycling of nutrients in mature eucalyptus forest. *Plant Soil* 24(3): 390-406.
- Bahn KC, A Wallace & OR Lunt (1959) Some mineral losses from leaves by leaching. *American Society for Horticultural Science* 73: 289-293.
- Baldocchi D & S Collineau (1994) The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: Spatial and temporal attributes. In: Caldwell MM & RW Pearcy (eds) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, Calif. 2: 21-71.
- Balestrini R, L Galli, A Tagliaferri & G Tartari (1998) Study on throughfall deposition in two North Italian forest sites (Valtellina, Lombardy). *Chemosphere* 36(4-5): 1095-1100.
- Balslev H & B Øllgaard (2002) Mapa de vegetación del sur de Ecuador. In: Aguirre, MZ, EJ Madsen, E Cotton & H Balslev (eds) *Botánica Austroecuatorialiana. Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchi*. Ediciones Abya-Yala, Quito, Ecuador 51-64.

- Basnet K (1992) Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24(1): 31-42.
- Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (2008a) Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. *Ecological Studies* Vol. 198. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg pp 525.
- Beck E, F Makeschin, F Haubrich, M Richter, J Bendix & C Valerezo (2008b) The Ecosystem (Reserva Biológica San Francisco). In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R. Mosandl (eds) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. *Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap.1. 198: 1-13.
- Beck E & K Müller-Hohenstein (2001) Analysis of undisturbed and disturbed tropical mountain forest ecosystems in Southern Ecuador. *Die Erde* 132: 1-8.
- Becker P, DW Erhard & AP Smith (1989) Analysis of forest light environments. Part I. Computerized estimation of solar radiation from hemispherical canopy photographs. *Agricultural and Forest Meteorology* 44: 217-232.
- Begon M, M Mortimer & DJ Thompson (1996) *Populationsökologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg pp 380.
- Beier C, K Hansen & P Gunderson (1993) Spatial variability of throughfall fluxes in a spruce forest. *Environmental Pollution* 81: 257-267.
- Bellehumeur C, P Legendre & D Marcotte (1997) Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. *Plant Ecology* 130: 89-98.
- Bendix J, R Rollenbeck, M Richter, P Fabian & P Emck (2008a) Climate. *Ecological Studies* In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. *Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap 8. 198: 63-73.
- Bendix J, R Rollenbeck, P Fabian, P Emck, M Richter & E Beck (2008b) Climate variability. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. *Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 20. 198: 281-290.
- Bengel C (2003) Kartierung des Blattflächenindex in einem kleinen Wassereinzugsgebiet unter tropischem Bergregengebiet in Ecuador. Examensarbeit an der Universität Bayreuth pp 84.
- Bernhard-Reversat F (1975) Nutrients in throughfall and their quantitative importance in rain forest mineral cycle. In: Golley FB & E Medina (eds) *Tropical ecological systems*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 153-159.
- Bloomfield D (1954) The deflocculation of kaolin by tree leaves leachates. *Transactions of the Fifth International Congress of Soil Science* 2: 280-283.
- Blundell AG & DR Peart (2001) Growth strategies of a shade-tolerant tropical tree: the interactive effects of canopy gaps and simulated herbivory. *Journal of Ecology* 89: 608-615.
- Bonhomme R, CV Grancher & P Chartier (1974) The use of hemispherical photographs for determining the leaf area index of young crops. *Photosynthetica* 8(3): 299-301.
- Bonhomme R & P Chartier (1972) The interpretation and automatic measurement of hemispherical photographs to obtain sunlit foliage area and gap frequency. *Israel Journal of Agricultural Research* 22(2): 53-61.
- Boynton D (1954) Nutrition by foliar application. *Annual Review of Plant Physiology* 5: 31-54.
- Brehm G, J Homeier, K Fiedler, I Kottke, J Illig, NM Nöske, F Werner & SW Breckle (2008) Mountain rain forests in southern Ecuador as a hotspot of biodiversity - limited knowledge and diverging patterns. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. *Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 2. 198: 15-23.

- Brokaw NVL & RT Busing (2000) Niche versus chance and tree diversity in forest. *Trends in Ecology and Evolution* 15(5): 183-188.
- Brokaw NVL & SM Scheiner (1989) Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70(3): 538-541.
- Bruijnzeel LA & J Proctor (1995) Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forest: What do we really know? In: Hamilton LS, JO Juvik, & FN Scatena (eds) *Tropical Montane Cloud Forests*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 110: 38-78.
- Bruijnzeel LA, MJ Waterloo, J Proctor, AT Kuiters & B Kotterink (1993) Hydrological observations in montane rain forests on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the „Massenerhebung“ effect. *Journal of Ecology* 81: 145-167.
- Bruijnzeel LA (1991) Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. *Journal of Tropical Ecology* 7: 1-24.
- Bruijnzeel LA (1989) Nutrient content of bulk precipitation in south-central Java, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 5: 187-202.
- Buchenau F (1883) Die düngende Wirkung des aus den Baumkronen niederträufelnden Wassers. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 12: 108-109.
- Buchholz A & J Schönherr (2000) Thermodynamics analysis of diffusion of non-electrolytes across plant cuticles in the presence and absence of the plasticiser tributyl phosphate. *Planta* 212: 103-111.
- Buchholz A, P Baur & J Schönherr (1998) Differences among plant species in cuticular permeabilities and solute mobilities are not cause by differential size selectivities. *Planta* 206: 322-328.
- Bukovac MJ & SH Wittwer (1957) Absorption and mobility of foliar applied nutrients. *Plant Physiology* 32(5): 428-435.
- Bukovac MJ & RF Norris (1968) Foliar penetration of plant growth substances with special reference to binding by cuticular surfaces of pear leaves. *Agrochimica XII* (2-3): 217-230.
- Burghouts TBA, NM VanStraalen & LA Bruijnzeel (1998) Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 477-506.
- Burslem DFRP (1994) Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical rainforest in Singapore. In: Swaine MD (ed) *The ecology of tropical forest tree seedlings* 9: 211-244.
- Cahill JF & BB Casper (1999) Growth consequences of soil nutrient heterogeneity for two old-field herbs, *Ambrosia artemisiifolia* and *Phytolacca americana*, grown individually and in combination. *Annals of Botany* 83: 471-478.
- Caldwell MM & RW Pearcy (1994) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, Calif. pp 429.
- Casper BB & JF Cahill (1996) Limited effects of soil nutrient heterogeneity on populations of *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *American Journal of Botany* 83(3): 333-341.
- Canham CD & DH Burbank (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 337-349.
- Canham CD, JS Denslow, WJ Platt, JR Runkle, TA Spies & PS White (1990) Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.
- Cavelier J, M Jaramillo, D Solis & D DeLeon (1997) Water balance and nutrient inputs in bulk precipitation in tropical montane cloud forest, Panama. *Journal of Hydrology* 193: 83-96.

- Chave J, R Condit, S Lao, JP Caspersen, RB Foster & SP Hubbell (2003) Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology* 91: 240-252.
- Chazdon RL (1996) Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution* 11(1): 8-9.
- Chazdon RL & RW Pearcy (1991) The importance of sunflecks for forest understorey plants. *Bioscience* 41: 760-766.
- Chazdon RL, K Williams & CB Field (1988) Interaction between crown structure and light environment in five rain forest Piper species. *American Journal of Botany* 75: 1459-1471.
- Chazdon RL & CB Field (1987) Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73: 525-532.
- Chazdon RL & N Fetcher (1984) Photosynthetic light environments in lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chen JM & J Cihlar (1995) Plant canopy gap-size analysis theory for improving optical measurements of leaf-area index. *Applied Optics* 34(27): 6211-6222.
- Chen JM, TA Black & RS Adams (1991) Evaluation of hemispherical photography for determining plant area index and geometry of a forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology* 56: 129-143.
- Chiwa M, DH Kim & H Sakugawa (2003) Rainfall, stemflow and throughfall chemistry at urban- and mountain-facing sites at Mt. Gokurakuji, Hiroshima, Western Japan. *Water, Air and Soil Pollution* 146(1-4): 93-109.
- Christie DA & JJ Armesto (2003) Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloe island, Chile. *Journal of Ecology* 91: 776-784.
- Chuyong GB, DM Newberry & NC Songwe (2004) Rainfall input, throughfall and stemflow of nutrients in a central African rain forest dominated by ectomycorrhizal trees. *Biogeochemistry* 67(1): 73-91.
- Clark KL, NM Nadkarni & HL Gholz (2005) Retention of inorganic nitrogen by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. *Biotropica* 37(3): 327-335.
- Clark KL, NM Nadkarni & HL Gholz (1998a) Growth, net production, litter decomposition, and net nitrogen accumulation by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. *Biotropica* 30(1): 12-23.
- Clark KL, NM Nadkarni, D Schaeffer & HL Gholz (1998b) Cloud water and precipitation chemistry in a tropical montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Atmospheric Environment* 32(9): 1595-1603.
- Clark KL, NM Nadkarni, D Schaefer & HL Gholz (1998c) Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropical montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 14: 27-45.
- Clark DB, DA Clark, PM Rich, S Weiss & SF Oberbauer (1996) Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: Methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757.
- Coester K (2001) Charakterisierung der Ionenverhältnisse im Blattooplasten unter besonderer Berücksichtigung der Nährstoffauswaschung. In: *Berichte aus der Agrarwissenschaft*. Shaker Verlag, Aachen pp 191.
- Dalbro S (1956) Leaching of apple foliage by rain. *Proceedings International Horticultural Congress, Section 2B*: 770-778.
- Dalitz H, M Oesker, H Todt & A Wolter (2005) Spatial heterogeneity of bulk precipitation in tropical rainforests in Costa Rica, Ecuador and Kenya. In: Veste M, W Wucherer & J Homeier (eds) *Ökologische Forschung im globalen Kontext*. Cuvillier Verlag Göttingen 163-174.

- Dalitz H & J Homeier (2004) Visual Plants - An image based tool for plant diversity research. *Lyonia* 6(1): 47-59.
- Dalitz H, J Homeier, HR Salazar & A Wolter (2004a) Spatial heterogeneity generating plant diversity? In: Breckle S-W, B Schweizer & A Fangmeier (eds) Results of worldwide ecological studies. Proceeding of the 2nd Symposium of the AFW Schimper-Foundation, Oktober 2002. Günter Heimbach Verlag Stuttgart 199-213.
- Dalitz H, W Musila, H Todt, D Uster & V Clausnitzer (2004b) Spatial heterogeneity - a key feature for ecological processes. In BMBF research initiatives: 169-175.
- Dalitz H (2002) Visual Plants - Bildbasierte Datenbank für die vegetationskundliche oder ökologische Forschung in den Tropen. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 14: 119-129.
- Dalitz H, C Dalitz & SW Breckle (2000) Aspects of potassium cycling in a tropical montane rainforest in Costa Rica. In: Breckle SW, B Schweizer & U Arndt (eds) Results of worldwide ecological studies. Proceedings of the 1st Symposium of the A.F.W. Schimper-Foundation, Hohenheim, Germany, October 1998. Günter Heimbach Verlag Stuttgart 195-207.
- Dalitz H (1997) Untersuchungen zum Einfluß niedriger Blei-Applikationen bei verschiedenen pH-Regimen auf *Fagus sylvatica* - Keimlinge in Hydrokultur. *Berichte des Forschungszentrum Waldökosysteme/Waldsterben Reihe A, Band 144* pp 175.
- Daws MI, CE Mullins, CE Burslem, DFRP Paton & JW Dalling (2002) Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. *Plant and Soil* 238: 79-90.
- Day KJ, MJ Hutchings & EA John (2003a) The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant population. *Journal of Ecology* 91: 305-315.
- Day KJ, MJ Hutchings & EA John (2003b) The effects of spatial pattern of nutrient supply on yield, structure and mortality in plant populations. *Journal of Ecology* 91: 541-553.
- Day KJ, EA John & MJ Hutchings (2003c) The effects of spatial heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology* 17: 454-463.
- Denslow JS, JC Schultz, PM Vitousek & BR Strain (1990) Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71(1): 165-179.
- DeSaussure T (1804) *Recherches chimiques sur la vegetation*. Gauthier-Villars, Paris pp 385.
- Dijk AIJM Van & LA Bruijnzeel (2001) Modelling rainfall interception by vegetation of variable density using an adapted analytical model. Part 2. Model validation for a tropical upland mixed cropping system. *Journal of Hydrology* 247: 239-262.
- Draaijers GPJ, R VanEk & R Meijers (1992) Research on the impact of forest stand structure on atmospheric deposition. *Environmental Pollution* 75: 243-249.
- Domingo F, G Sanchez, MJ Moro, AJ Brenner & J Puigdefabregas (1998) Measurement and modelling of rainfall interception by three semi-arid canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 91: 275-292.
- Duchesne L, R Ouimet, C Camire & D Houle (2001) Seasonal nutrient transfers by foliar resorption, leaching, and litter fall in a northern hardwood forest at lake Clair Watershed, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 31(2): 333-344.
- Eaton JS, GE Linkens & FH Bormann (1973) Throughfall and stemflow chemistry in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology* 61: 495-508.
- Edwards PJ (1982) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litterfall. *Journal of Ecology* 70: 807-827.

- Edwards PJ & PJ Grubb (1982) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. IV. Soil characteristics and diversion on mineral elements between the vegetation and soil. *Journal of Ecology* 70: 649-666.
- Ehleringer JR & KS Werk (1986) Modifications of solar radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: Givnish TJ (ed) *On the economy of plant form and function*. Proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity, Adaptive Patterns of Energy Capture in Plants, Harvard Forest, August 1983. Cambridge University Press 57-82.
- Emck P (2007) A Climatology of South Ecuador - With special focus on the major Andean ridge as Atlantic-Pacific climate divide. Dissertation an der Universität Erlangen-Nürnberg pp 275.
- Engelbrecht BMJ, TA Kursar & TT Tyree (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* 19: 312-321.
- Engelbrecht BMJ & HM Herz (2001) Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 17: 207-224.
- Engelhardt S, M Oesker, C Ohlemacher, H Dalitz & B Huwe (in prep) Patterns of hydrological parameters in a tropical mountain rainforest .
- Eschner AR (1967) Interception and soil moisture distribution. In: Sopper WE & HW Lull (eds) *Forest Hydrology*. Pergamon Press, Oxford 191-200.
- Evans GC & DE Coombe (1959) Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. *Journal of Ecology* 47: 103-113.
- Evans LS, KA Santucci & MJ Patti (1985) Interaction of simulated rainfall solution and leaves of *Phaseolus vulgaris* L.. *Environmental and Experimental Botany* 25(1): 31-40.
- Fan HB & W Hong (2001) Estimation of dry deposition and canopy exchange in Chinese fir plantations. *Forest Ecology and Management* 147: 99-107.
- Fan HB, Hong Wei, Ma Zhuang & Waki Kosuke (1999) Acidity and chemistry of bulk precipitation, throughfall and stemflow in a Chinese fir plantation in Fujian, China. *Forest Ecology and Management* 122: 243-248.
- FAO (2006) Global forest resources assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome. pp320.
- Fassbender HW (1977) Modellversuch mit jungen Fichten zur Erfassung des internen Nährstoffumsatzes. *Oecologia Plantarum* 12(3): 273-290.
- Forti MC & C Neal (1992a) Hydrochemical cycles in tropical rainforest: an overview with emphasis on central Amazonia. *Journal of Hydrology* 134: 103-115.
- Forti MC & C Neal (1992b) Spatial variability of throughfall chemistry in a tropical rain forest (central Amazonia, Brazil). *Science of the Total Environment* 120(3): 245-259.
- Frahm J-P & SR Gradstein (1991) An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.
- Franke W (1961) Ectodesmata and foliar absorption. *American Journal of Botany* 48: 683-691.
- Frazer GW, RA Fournier, JA Trofymow & RJ Hall (2001) A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology* 109: 249-263.
- Frey-Wyssling A (1935) Ein physiologisches System der pflanzlichen Ausscheidungsstoffe. *Protoplasma* 23: 393-409.

- Fowler N (1988) The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. In: Davy AJ, MJ Hutchings & AR Watkinson (eds) Plant population ecology, 21th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Oxford 249-269.
- Gallardo JFA, A Martin, G Moreno & IS Regina (1998) Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata Mountains: Nutrient supplies to the soil through both litter and throughfall. *Annals of Science in Forestry* 55(7): 771-784.
- Garten CT & PJ Hanson (1990) Foliar retention of ¹⁵N-nitrat and ¹⁵N-ammonium by red maple (*Acer rubrum*) and white oak (*Quercus alba*) leaves from simulated rain. *Environmental and Experimental Botany* 30(3): 333-342.
- Gliniars R, M Oesker & H Dalitz (in prep) Regeneration requirement of tropical tree species under aspects of throughfall and nutrient heterogeneity.
- Gliniars R (2004) Nutrient fluxes from the tree canopy to the soil in an east african rainforest, in Kakamega, Kenya. Diplomarbeit an der Universität Bielefeld pp 120.
- Godt J (1986) Untersuchung von Prozessen im Kronenraum von Waldökosystemen und deren Berücksichtigung bei der Erfassung von Schadstoffeinträgen -unter besonderer Beobachtung der Schwermetalle-. Berichten des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben, Reihe A, Band 19 pp 264.
- Golley FB (1983a) Nutrient cycling and nutrient conservation. In: Golley FB (ed) *Ecosystems of the World 14A, Tropical Rain Forest Ecosystems* 9: 137-156.
- Golley FB (1983b) Decomposition. Golley FB (ed) *Ecosystems of the World 14A, Tropical Rain Forest Ecosystems*, 10: 157-166.
- Grace JB & D Tilman (1990) Perspectives on plant competition. Academic Press, New York pp 483.
- Grubb PJ & TC Whitmore (1967) A comparison of montane and lowland forest in Ecuador III. The light reaching the ground vegetation. *Journal of Ecology* 55: 33-57.
- Guo D, P Mou, RH Jones & RJ Mitchell (2002) Temporal changes in spatial patterns of soil moisture following disturbance: an experimental approach. *Journal of Ecology* 90: 338-347.
- Gutt A (2002) Nährstoffauswaschung aus Baumblättern eines tropischen Bergregenwaldes (Costa Rica). Diplomarbeit an der Universität Bielefeld pp 109.
- Haberlandt G (1924) Physiologische Pflanzenanatomie. Wilhelm Engelmann, Leipzig pp 529.
- Hafkenscheid RLLJ (2000) Hydrology and biogeochemistry of tropical rain forests of contrasting stature in the Blue Mountains, Jamaica. Dissertation an der Free University of Amsterdam, The Netherlands.
- Hafkenscheid RLLJ, LAS Bruijnzeel & RAM DeJeu (1998) Estimates of fog interception by montane rain forest in the blue mountains of Jamaica. In: Schemerauer RS & HA Bridgman (eds) *First International Conference on Fog and Fog Collection*. International Development Research Centre, Ottawa 33-36
- Hale SE & C Edwards (2002) Comparison of film and digital hemispherical phytography across a wide range of canopy densities. *Agricultural and Forest Meteorology* 112: 51-56.
- Hales S (1727) *Vegetable Staticks*. W & J Innys & T Woodward and Peele, London pp 376.
- Hamburg SP & T-C Lin (1998) Throughfall chemistry of an ecotonal forest on the edge of the Great Plains. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1456-1463.
- Hansen K (1996) In-canopy throughfall measurements of ion fluxes in Norway spruce. *Atmospheric Environment* 30(23): 4065-4076.

- Hansen K (1995) In-canopy throughfall measurements in norway spruce: water flow and consequences for ion fluxes. *Water, Air and Soil Pollution* 85: 2259-2264.
- Hansen K, GPJ Draaijers, WPMF Ivens, P Gundersen & NFM VanLeeuwen (1994) Concentration variations in rain and canopy throughfall collected sequentially during individual rain events. *Atmospheric Environment* 28(20): 3195-3205.
- Hansen U, B Fiedler & B Rank (2002) Variation of pigment composition and antioxidative systems along the canopy light gradient in a mixed beech/oak forest: a comparative study on deciduous tree species differing in shade tolerance. *Trees* 16: 354-364.
- Hartshorn GS (1990) An overview of neotropical forest dynamics. In: Gentry AH (ed) *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven 585-599.
- Heinrichs H, N König, & R Schultz (1985) Atomabsorptions- und emissionsspektroskopische Bestimmungsmethoden für Haupt- und Spurenelemente in Probenlösungen aus Waldökosystemuntersuchungen. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme/Waldsterben, Reihe A, Band 8* pp 92.
- Henderson GS, WF Harris, DE Todd & T Grizzard (1977) Quantity and chemistry of throughfall as influenced by forest-type and season. *Journal of Ecology* 65: 365-374.
- Herwitz SR (1987) Raindrop impact and water flow on the vegetative surfaces of trees and the effects on stemflow and throughfall generation. *Earth Surface Processes and Landforms* 12: 425-432.
- Hill R (1924) A lens for whole sky photographs. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 50: 227-235.
- Hilpmann J (2003) Waldwachstumskundliche Untersuchungen an zwei Höhentransekten im tropischen Bergregengebiet Süd-Ecuadors. Bachelorarbeit an der TU Dresden pp 39.
- Hölscher D, L Köhler, AIJM VanDijk & LAS Bruijnzeel (2004) The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology* 292(1-4): 308-322.
- Hölscher D, L Köhler, C Leuschner & M Kappelle (2003) Nutrient fluxes in stemflow and throughfall in three successional stages of an upper montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 19: 557-565.
- Holwerda F, FN Scatena & LAS Bruijnzeel (2006) Throughfall in a Puerto Rican lower montane rain forest: a comparison of sampling strategies. *Journal of Hydrology* 327: 592-602.
- Homeier J & S-W Breckle (2008) Gap dynamics in a tropical lower montane forest in south ecuador. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R. Mosandl (eds) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 23. 198: 311-317.
- Homeier J & FA Werner (2008) Spermatophyta. Checklist of the Reserva Biologica San Francisco (Prov. Zamora-Chinchipe, S-Ecuador). In: Liede-Schuhmann S & S-W Breckle (eds) *Provisional checklists of flora and fauna of the San Francisco valley and its surroundings (Estación Científica San Francisco)*, Southern Ecuador. *Ecotropical Monographs* 4: 15-58.
- Homeier J, FA Werner, S-W Breckle, SR Gradstein & M Richter (2008) Potential vegetation and floristic composition of andean forests in south ecuador, with a focus on the RBSF. In: Beck E., J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin & R. Mosandl (eds) *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Ecological. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 10.1. 198: 87-100
- Homeier J (2004) Baumdiversität, Waldstruktur und Wachstumsdynamik zweier tropischer Bergregengebiete in Ecuador und Costa Rica. *Dissertationes Botanicae* 391 pp 207.

- Homeier J, H Dalitz & S-W Breckle (2004) Visual plants - a database as a tool for the determination of tropical plants. In: Breckle, S-W, B Schweizer & A Fangmeier (eds) Results of worldwide ecological studies. Proceedings of the 2nd Symposium of the AFW Schimper-Foundation, Oktober 2002. Günter Heimbach Verlag Stuttgart 371-374.
- Homeier J, H Dalitz & S-W Breckle (2002) Waldstruktur und Baumartendiversität im montanen Regenwald der Estación Científica San Francisco in Südecuador. *Berichte der Reinhold-Tüxen- Gesellschaft* 14: 109-118.
- Homeyer EF Von (1883) Bemerkungen über die düngende Wirkung des aus den Baumkronen niederträufelnden Wassers. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 1: p 471.
- Honzak M, RM Lucas, I do Amaral, PJ Curran, GM Foody & S Amaral (1996) Estimation of the leaf area index and total biomass of tropical regenerating forests: comparison of methodologies. In Gash JHC, CA Nobre, JM Robert & RL Victoria (eds) Amazonian deforestation and climate. Chichester, John Wiley, New York 365-381.
- Hook PB, IC Burke & WK Lauenroth (1991) Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil* 138: 247-256.
- Hoppe E (1896) Regenmessungen unter Baumkronen. *Mitteilungen aus dem Forstlichen Versuchswesen Österreichs, Mariabrunn* 21: 1-75.
- Houle D, R Quimet, R Paquin & J-G Laflamme (1999) Interaction of atmospheric deposition with a mixed hardwood and a coniferous forest canopy at the Lake Clair Watershed (Duchesnay, Quebec). *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1944-1957.
- Hubbell SP, RB Foster, ST O'Brien, KE Harms, R Condit, B Wechsler, SJ Wright & S Loo de Lao (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hutchison BA & DR Matt (1977) The distribution of solar radiation with in a deciduous forest. *Ecological Monographs* 47: 185-207.
- Hutchings MJ & EA John (2004) The effects of enviromental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning. *Annals of Botany* 94: 1-8.
- Ingham G (1950) Effect of materials absorbed from the atmosphere in maintaining soil fertility. *Soil Science* 79: 205-212.
- Ingram SW & NM Nadkarni (1993) Composition and distribution of epiphytic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25(4): 370-383.
- Jackson RB & MM Caldwell (1993a) The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology* 74(2) 30: 612-614.
- Jackson RB & MM Caldwell (1993b) Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* 81: 683-692.
- Jones IR & E Allen (2002) Detection of large woody debris accumulations in old growth forests using sonic wave collection. *Transactions of the Important Tree Scientists* 120(2): 201-209.
- Jordan C, F Golley, J Hall & J Hall (1980) Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an amazonia rain forest. *Biotropica* 12(1): 61-66.
- Juvik JO & D Nullet (1995) Relationships between rainfall, cloud-water interception, and canopy throughfall in a Hawaiian montane forest. In: Hamilton LS, JO Juvik & FN Scatena (eds) Tropical Montane Cloud Forests. Springer Verlag 11: 165-182.
- Kamp H (1930) Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik* 72: 465-503.

- Keim RF, AE Skaugset & M Weiler (2005) Temporal persistence of spatial pattern in throughfall. *Journal of Hydrology* 314: 263-274.
- Kimmins JP (1973) Some statistical aspects of sampling throughfall precipitation in nutrient cycling studies in British Columbia coastal forests. *Ecology* 54: 1008-1019.
- Kleb HR & SD Wilson (1997) Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *The American Naturalist* 150(3): 283-298.
- Klemm O, U Kuhn, E Beck, C Katz, R Oren, E-D Schulze, E Steudle, E Mitterhuber, H Pfanz, WM Kaiser, M Kaupenjohann, B-U Schneider, R Hantschel, R Horn & W Zech (1989) Leaching and uptake of ions through above-ground Norway spruce tree parts. In: Schulze E-D, OL Lange & R Oren (eds) *Forest decline and air pollution. Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg 77: 210-237.
- Klippel G (2004) Morphologisch-anatomischer Bau und Nährstoffauswaschung aus Blättern von Baumarten des tropischen Hochlandregenwaldes Kakamega-Wald in Kenia. Diplomarbeit an der Universität Bielefeld pp169.
- Köhler L (2002) Die Bedeutung der Epiphyten im ökosystemaren Wasser- und Nährstoffumsatz verschiedener Altersstadien eines Bergregenwaldes in Costa Rica. *Berichte des Forschungszentrum Waldökosysteme/Waldsterben. Reihe A, Band 181* pp 134.
- Kostelnik KM, JA Lynch, JW Grimm & ES Corbert (1989) Sample size requirement for estimation of throughfall chemistry beneath a mixed hardwood forest. *Journal of Environmental Quality* 18: 274-280.
- Kottke I, A Beck, F Oberwinkler, J Homeier & D Neill (2004) Arbuscular endomycorrhizas are dominant in the organic soil of a neotropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology* 20: 125-129.
- Kozel PC & HB Tukey (1968) Loss of gibberellins by leaching from stems and foliage of *Chrysanthemum morifolium*. *American Journal of Botany* 55(10): 1184-1189.
- Krebs CJ (1999) *Ecological methodology*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA. 2nd ed pp 622.
- Kretschmer S (2003) Nährstoffauswaschung aus Blättern von *Heliocarpus appendiculatus* und *Plinia salticola* in Beziehung zum Bodennährstoffgehalt. Diplomarbeit an der Universität Duisburg - Essen pp 120.
- Kubota Y, H Murata & K Kikuzawa (2004) Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa island, southern Japan. *Journal of Ecology* 92: 230-240.
- Küppers M, T Motzer, D Schmitt, C Ohlemacher, R Zimmermann, V Horna, BIL Küppers & T Mette (2008) Stand structure, transpiration responses in tree and vines and stand transpiration of different forest types within the mountain rainforest. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 16 198: 243-258.
- Küppers M (1994) Canopy gaps: competitive light interception and economic space filling - a matter of whole-plant allocation. In: Caldwell MM & RW Pearcy (eds) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, Calif. 4: 111-144.
- Küppers M (1989) Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 375-379.
- Kürschner H & G Parolly (2004) Phytomass and water-storing capacity of epiphytic rain forest bryophyte communities in S Ecuador. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 125(4): 489-504.
- Kursa TA, BMJ Engelbrecht & MT Tyree (2005) A comparison of methods for determining soil water availability in two sites in Panama with similar rainfall but distinct tree communities. *Journal of Tropical Ecology* 21: 297-305.

- Lang ARG (1986) Leaf-area and average leaf angle from transmission of direct sunlight. *Australian Journal of Botany* 34: 349-355.
- Lange GE, WA Reiners & RK Heier (1976) Potential alternation of precipitation chemistry by epiphytic lichens. *Oecologia* 25: 229-241.
- Lausberg T (1935) Quantitative Untersuchungen über kutikuläre Exkretion der Laubblätter. *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik* 81: 769-806.
- Leonardi S & W Flückiger (1987) Short-term canopy interaction of beech trees: mineral ion leaching and absorption during rainfall. *Tree Physiology* 3: 137-145.
- Leonardi S & W Flückiger (1986) Zur Auswaschung von Nährstoffen aus der Baumkrone, Untersuchungen in Buchenbeständen der Nordwest-Schweiz. *Allgemeine Forstzeitschrift* 41: 825-828.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Leyton L, ERC Reynolds & FB Thompson (1967) Rainfall interception in forest and moorland. In: Sopper WE & HW Lull (eds) *Forest Hydrology*. Pergamon Press, Oxford 163-178.
- Lieberman D, M Lieberman, R Peralta & GS Hartshorn (1996) Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84(2): 137-152.
- Lieberman M, D Lieberman & R Peralta (1989) Forests are not just swiss cheese: Canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3): 550-552.
- Lin TC, SP Hamburg, Y-J Hsia, HB King, L-J Wang & K-C Lin (2001) Base cation leaching from the canopy of a sub-tropical rainforest in northeastern Taiwan. *Canadian Journal of Forest Research* 31(7): 1156-1163.
- Lin TC, SP Hamburg, H-B King & Y-J Hsia (1997) Spatial variability of throughfall in a subtropical rain forest in Taiwan. *Journal of Environmental Quality* 26(1): 172-180.
- Lindberg SE & GM Lovett (1992) Deposition and forest canopy interactions of airborne sulfur: results from the integrated forest study. *Atmospheric Environment* 26A(8): 1477-1492.
- Lindberg SE, GM Lovett, DD Richter & DW Johnson (1986) Atmospheric deposition and canopy interactions of major ions in a forest. *Science* 231(4734): 141-145.
- Lindberg SE & GM Lovett (1985) Field measurements of particle dry deposition rates to foliage and inert surfaces in a forest canopy. *Environmental Science and Technology* 19: 238-244.
- Lindberg SE, RC Harriss & RR Turner (1982) Atmospheric deposition of metals to forest vegetation. *Science* 215: 1609-1611.
- Linsbauer K (1930) Die Epidermis. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin. Band 4(1) pp 283.
- Linskens HF (1952) Über die Änderung der Benezbarkeit von Blattoberflächen und deren Ursache. *Planta* 41: 40-51.
- Lloyd M & A Marques (1988) Spatial variability of throughfall and stemflow measurements in amazonian rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology* 42: 63-73.
- Loescher HW, JS Powers & SF Oberbauer (2002) Spatial variation of throughfall volume in an old-growth tropical wet forest, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 18: 397-407.
- Long WG, DV Sweet & HB Tukey (1956) Loss of nutrients from plant foliage by leaching as indicated by radioisotopes. *Science* 123: 1039-1040.
- Lovett GM, SS Nolan, CT Driscoll & TJ Fahey (1996) Factors regulating throughfall flux in a new New-Hampshire forested landscape. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 2134-2144.

- Lovett GM & SE Lindberg (1992) Concentrations and deposition of particles and vapors in a vertical gradient profile through a forest canopy. *Atmospheric Environment* 26A(8): 1469-1476.
- Lovett GM & DA Schaefer (1992) Canopy interactions of Ca²⁺, Mg²⁺, and K⁺. In: Johnson DW & SE Lindberg (eds) *Atmospheric deposition and forest nutrient cycling. A synthesis of the integrated forest study*. Springer Verlag 253-275.
- Lovett GM & SE Lindberg (1984) Dry Deposition and canopy exchange in a mixed oak forest as determined by analysis of throughfall. *Journal of Applied Ecology* 21: 1013-1027.
- Lunt HA (1934) Distribution of soil moisture under isolated forest trees. *Journal of Agricultural Research* 49(8): 695-703.
- Madgwick HAI & GL Brumfield (1969) The use of hemispherical photographs to assess light climate in the forest. *Journal of Ecology* 537-542.
- Mann CET & T Wallace (1925) The effects of leaching with cold water on foliage of the apple. *Journal of Pomology and Horticultural Science* 4: 146-161.
- Manokaran N (1980) The nutrient content of precipitation, throughfall and stemflow in a lowland tropical rain forest in peninsular Malaysia. *The Malaysian Forester* 43(3): 266-289.
- Manokaran N (1979) Stemflow, throughfall and rainfall interception in a lowland tropical rain forest in peninsula Malaysia. *The Malaysian Forester* 42(3): 174-201.
- Marschner B, K Stahr & M Renger (1991) Element input and canopy interaction in two Pine forest ecosystems in Berlin, Germany. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 154: 147-151.
- Matezki S (in prep.) Diversity and ecology of woody and herbaceous vines in a tropical montane forest in South Ecuador. Dissertation an der Universität Bayreuth.
- McDowell WH (1998) Internal nutrient fluxes in a Puerto Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 521-536.
- Mes GM (1954) Excretion (recretion) of phosphorus and other mineral elements by leaves under the influence of rain. *South African Journal of Science* 167-172.
- Mecklenburg RA, HB Tukey & JV Morgan (1966) A mechanism for the leaching of calcium from foliage. *Plant Physiology* 41: 610-613.
- Mecklenburg RA & HB Tukey (1964) Influence of foliar leaching on root uptake and translocation of calcium-45 to stems and foliage of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiology* 533-536.
- Medina E & E Cuevas (1989) Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forest of upper Rio Negro basin. In: Proctor J (ed) *Minral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, London 217-240.
- Middleton LJ (1958) Absorbtion and translocation of strontium and caesium by plants from foliar sprays. *Nature* 181: 1300-1303.
- Miller PC & WA Stoner (1979) Canopy structure and enviromental interactions. In: Solbrig OT, S Jain, GB Johnson & PH Raven (eds) *Topics in plant population biology*. Colombia University Press 428-458.
- Montgomery RA & RL Chazdon (2001) Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forest. *Ecology* 82(10): 2707-2718.
- Morgan JV & HB Tukey (1964) Characterization of leachate from plant foliage. *Plant Physiology* 39: 590-593.

- Mosandl R, S Günter, B Stimm & M Weber (2008) Ecuador suffers the highest deforestation rate in South America. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 4 198: 37-40.
- Motzer T (2003) Bestandesklima, Energiehaushalt und Evapotranspiration eines neotropischen Bergregenwaldes. Dissertation an der Universität Mannheim pp 255.
- Mulligan M, E Torres, A Jarvis & J Gonzalez. (2009 in press) Field and laboratory measurement of rates of cloud interception by epiphytes, leaves and fog collectors. In: Bruijnzeel LAS, F Scatena & L Hamilton (eds) Mountains in the mist: Science for conserving and managing tropical montane cloud forests. Cambridge University Press.
- Musila W (2007) Multi-scale analysis of spatial heterogeneity of Kakamega tropical forest soils: role of disturbance, succession, soil depth, trees and NIRS. Dissertation an der Universität Hohenheim pp 181.
- Musila W, H Todt, D Uster & H Dalitz (2005) Is geodiversity correlated to biodiversity? A case study of the relationship between spatial heterogeneity of soil resources and tree species diversity in a western kenyan rainforest. In: Huber BA, BJ Sinclair & KH Lampe (eds) African Biodiversity. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 405-414.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, GAB da Fonseca & J Kent (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853-858.
- Nadkarni NM, D Schaefer, TJ Matelson & R Solano (2002) Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest, Monteverde, Costa Rica. Pedobiologia 46: 24-33.
- Nielsen KH & JK Schjoerring (1998) Regulation of apoplastic NH_4^+ concentration in leaves of oilseed rape. Plant Physiology 118: 1361-1368.
- Norman JM & GS Campbell (1996) Canopy structure. In: Percy RW, JR Ehleringer, HA Mooney & PW Rundel (eds) Plant Physiological Ecology - Field methods and instrumentation. Chapman & Hall 5th. 301-325.
- Norman JM & JM Welles (1983) Radiative transfer in an array of canopies. Agronomy Journal 75: 481-488.
- Norman JM, EE Miller & CB Tanner (1971) Light intensities and sunfleck-size distribution in plants canopies. Agronomy Journal 63: 743-748.
- Norris RF & MJ Bukovac (1968) Structure of the pear leaf cuticle with special reference to cuticular penetration. American Journal of Botany 55(8): 975-983.
- Nöske NM (2005) Effekte anthropogener Störung auf die Diversität kryptogamischer Epiphyten (Flechten, Moose) in einem Bergregenwald in Südecuador. Dissertation an der Universität zu Göttingen pp 137.
- Nöske NM & HJM Sipman (2004) Cryptogams of the Reserva Biologica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador) II. Lichens. Cryptogamie, Mycologie 25: 91-100.
- Nöske NM, SR Gradstein, H Kürschner, G Parolly & S Torracchi (2003) Cryptogams of the Reserva Biologica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador) I Bryophytes. Cryptogamie, Bryologie 24: 15-32.
- Nultsch W (1991) Allgemeine Botanik. 9. Auflage, Thieme Verlag, Stuttgart & New York pp 560.
- Oberbauer SF, DB Clark, DA Clark, PM Rich & G Vega (1993) Light environment, gas exchange, and annual growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 9: 511-523.

- Oesker M, J Homeier & H Dalitz (2009 in press) Spatial heterogeneity of canopy throughfall quantity and quality in a tropical mountain forest in south Ecuador. In: Bruijnzeel LAS, F Scatena & L Hamilton (eds) Mountains in the mist: Science for conserving and managing tropical montane cloud forests. Cambridge University Press.
- Oesker M, H Dalitz, S Günther, J Homeier & S Matezki (2008) Spatial heterogeneity patterns: gorges and crests. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 18 198: 267-274.
- Oesker M (2000) Auswirkungen des Kohlenstoff-Nährstoff-Verhältnisses auf das Ernteverhalten von Blattschneiderameisen -Ein Test der C / N Balance Hypothese an sieben neotropischen Baumarten und *Atta colombica*. Diplomarbeit an der Universität Bielefeld pp 108.
- Ohlemacher C (2001) Untersuchungen zum Lichtklima und zur Struktur eines Bergregenwaldes im Süden von Ecuador. Diplomarbeit an der Universität Hohenheim pp 100.
- Opakunle JS (1989) Throughfall, stemflow and rain interception in a cacao plantation in south western Nigeria. Tropical Ecology 30(2): 244-252.
- Overbeek Van J (1956) Absorption and translocation of plant regulators. Annual Review of Plant Physiology 355-372.
- Parker GG (1983) Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. Advances in Ecological Research 13: 57-125.
- Paulsch A, D Piechowski & K Müller-Hohenstein (2008) Forest vegetation structure along an altitudinal gradient in southern Ecuador. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 10.3 198: 113-121.
- Paulsch A (2002) Development and application of a classification system for undisturbed and disturbed tropical montane forests based on vegetation structure. Dissertation an der Universität Bayreuth pp 158.
- Pearcy RW (1996) Radiation and light measurements. In: Pearcy RW, JR Ehleringer, HA Mooney & PW Rundel (eds) Plant Physiological Ecology 5th Chapman & Hall 97-116.
- Pearcy RW, RL Chazdon, LJ Gross & KA Mott (1994) Photosynthetic utilization of sunflecks: a temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. In: Caldwell MM & RW Pearcy (eds) Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, San Diego, Calif. 6: 175-208.
- Pearcy RW (1983) The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia 58: 19-25.
- Pearson TRH, DFRP Burslem, RE Goeriz & JW Dalling (2003) Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. Journal of Ecology 91: 785-796.
- Poorter L & F Oberbauer (1993) Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environment. Oecologia 96: 193-199.
- Potter CS (1991) Nutrient leaching from *Acer rubrum* leaves by experimental acid rainfall. Canadian Journal of Forest Research 21(2): 222-229.
- Potter CS & HL Ragsdale (1991) Dry deposition washoff from forest tree leaves by experimental acid rainfall. Atmospheric Environment 25A (2): 341-349.
- Potter CS, HL Ragsdale & WT Swank (1991) Atmospheric deposition and foliar leaching in a regenerating southern Appalachian forest canopy. Journal of Ecology 79: 97-115.
- Poulson TL & WJ Platt (1989) Gap light regimes influence canopy tree diversity. Ecology 70(3): 553-555.

- Powers JS, MH Kalicin & ME Newman (2004) Tree species do not influence local soil chemistry in a species-rich Costa Rica rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 20: 587-590.
- Prebble RE & GB Stirk (1980) Throughfall and stemflow on silverleaf ironbark (*Eucalyptus melanophloia*) trees. *Australian Journal of Ecology* 5: 419-427.
- Pringle RM, JK Webb & R Shine (2003) Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* 84(10): 2668-2679.
- Puckett LJ (1990) Time- and pH-dependent leaching of ions from deciduous and coniferous foliage. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1779-1785.
- Rasche G (2003) Untersuchungen zu Elementverlusten aus Blättern (Leaching) verschiedener Baumarten eines montanen afrikanischen Regenwald. Staatsexamen an der Universität Bielefeld pp 121.
- Rea AW, SE Lindberg & GJ Keeler (2001) Dry deposition and foliar leaching of mercury and selected trace elements in deciduous forest throughfall. *Atmospheric Environment* 35: 3453-3462.
- Reifsnyder JH, GM Furnival & JL Horowitz (1971) Spatial and temporal distribution of solar radiation beneath forest canopies. *Agricultural Meteorology* 9: 21-37.
- Reiners WA, RK Olson, L Howard & DA Schaefer (1986) Ion migration from interiors to outer surfaces of balsam fir needles during dry, interstorm periods. *Environmental and Experimental Botany* 26(3): 227-231.
- Reiners WA & RK Olson (1984) Effects of canopy components on throughfall chemistry: An experimental analysis. *Oecologia* 63: 320-330.
- Rich PM, DB Clark, DA Clark & SF Oberbauer (1993) Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensor and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65: 107-127.
- Rich PM (1990) Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews* 5(1): 13-29.
- Rich PM (1989) A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Los Alamos National Laboratory Technical Report LA-11733-M pp 80.
- Richter M (2003) Using epiphytes and soil temperatures for eco-climatic interpretations in southern Ecuador. *Erdkunde* 57(3): 161-181.
- Riederer M (1998) The cuticles of conifers: Structure, composition and transport properties. In: Schulze E-D, OL Lange & R Oren (eds) *Forest decline and air pollution*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 77:157-192.
- Rogerson TL (1967) Throughfall in pole-size loblolly pine as affected by stand density. In Sopper WE & HW Lull (eds) *Forest Hydrology*. Pergamon Press, Oxford 187-190.
- Rollenbeck R, P Fabian & J Bendix (2008) Temporal Heterogeneities - Matter deposition from remote areas. In: Beck E, J Bendix, I Kottke, F Makeschin & R Mosandl (eds) *Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Kap. 22 198: 303-309.
- Rollenbeck R, J Bendix, P Fabian, J Boy, H Dalitz, P Emck, M Oesker & W Wilcke (2007) Intercomparison of different techniques for the measurements of precipitation in tropical montane rain forest regions. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*. 24(2): 156-168.
- Sachs J (1882) *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Sachs J (1862) Über alkalische und saure Reaktionen der Säfte lebender Pflanzenzellen. *Botanische Zeitung* 257.

- Samper CK (1992) Natural disturbance and plant establishment in an andean cloud forest. PhD-Thesis an der Harvard University, Cambridge pp 217.
- Sattelmacher B (2001) The appoplast and its significance for plant mineral nutrition. Tansley review no. 22. *New Phytologist* 149(2): 167-192.
- Sauer W (1971) Geologie von Ecuador. Beiträge zur regionalen Geologie der Erde (11). Bornträger, Berlin pp 316.
- Scatena FN (1990) Watershed scale rainfall interception on two forest watersheds in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Hydrology* 113: 89-102.
- Schaefer DA & WA Reiners (1990) Throughfall chemistry and canopy processing mechanisms. In: Lindberg SE, AL Page & SA Norton (eds) *Acidic Precipitation Vol. 3 Sources, Deposition, and Canopy Interaction.*, Advances in Environmental Science. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 241-284.
- Schellekens J, FN Scatena, LAS Bruijnzeel & AJ Wickel (1999) Modelling rainfall interception by a lowland tropical rain forest in north-eastern Puerto Rico. *Journal of Hydrology* 225(3-4): 168-184.
- Schellekens J, LAS Bruijnzeel, AJ Wickel, FN Scatena & WL Silver (1998) Interception of horizontal precipitation by elfin cloud forest in the luquillo mountains, east Puerto Rico. In: Schemerauer RS & HA Bridgman (eds) *First International Conference on Fog and Fog Collection*. International Development Research Centre, Ottawa 29-32.
- Schemerauer RS & HA Bridgman (1998) *First International Conference on Fog and Fog Collection*. International Development Research Centre, Ottawa pp 492.
- Schnitzer SA & WP Carson (2001) Treefall gaps and maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82:913-919.
- Schoch K (1955) Quantitative Erfassung der kutikulären Rektion von K und Ca. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 205-250.
- Schönherr J (2000) Calcium chloride penetrates plant cuticles via aqueous pores. *Planta* 212:112-118.
- Schönherr J & M Riederer (1986) Plant cuticles sorb lipophilic compounds during enzymatic isolation. *Plant, Cell and Environment* 9: 459-466.
- Schönherr J & T Mèrida (1981) Water permeability of plant cuticular membranes: the effects of humidity and temperature on permeability of non isolated cuticles of onion bulb scales. *Plant, Cell and Environment* 4: 349-354.
- Schönherr J, K Eckl & H Gruler (1979) Water permeability of plant cuticles: the effect of temperature on diffusion of water. *Planta* 147: 21-26.
- Schönherr J & R Huber (1977) Plant cuticles are polyelectrolytes with isoelectric points around three. *Plant Physiology* 59: 145-150.
- Schönherr J (1976) Water permability of isolated cuticular membranes: the effect of pH and cations on diffusion, hydrodynamic permability and size of polar pores in the cutin matrix. *Planta* 128: 113-126.
- Schönherr J & MJ Bukovac (1973) Ion exchange properties of isolated tomato fruit cuticular membrane: exchange capacity, nature of fixed charges and cation selectivity. *Planta* 109: 73-93.
- Schönherr J & MJ Bukovac (1972) Penetration of stomata by liquids. Dependence on surface tension, wettability, and stomatal morphology. *Plant Physiology* 49: 813-819.
- Schönherr J & MJ Bukovac (1970) Preferential polar pathways in the cuticle and their relationship to ectodesmata. *Planta* 92: 189-201.

- Schreiber L & J Schönherr (1993) Contact areas between waxy leaf surfaces and aqueous solutions: Quantitative determination of specific leaf surface contact areas. *Journal of Experimental Botany* 44(268): 1653-1661.
- Seiler J & E Matzner (1995) Spatial variability of throughfall chemistry and selected soil properties as influenced by stem distance in a mature Norway spruce (*Picea abies*, Karst.) stand. *Plant and Soil* 176(1): 139-147.
- Shanley RB (1989) Field measurement of dry deposition to spruce foliage and petri dishes in the black forest, FRG. *Atmospheric Environment* 23(2): 403-414.
- Silver WL, S Brown & AE Lugo (1996) Biodiversity and biogeochemical cycles. In: Orians GH, R Dirzo & JH Cushman (eds) *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests Ecological Studies*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York Kap. 4 122: 49-67.
- Skau CM (1964) Interception, Throughfall, and stemflow in Utah and Alligator Juniper cover types of Northern Arizona. *Forest Science* 10(3): 283-287.
- Skeffington RA (1983) Soil properties under three species of tree in southern England in relation to acid deposition in throughfall. In: Ulrich B & J Pankrath (eds) *Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. D Reidel Publishing Company, Dordrecht 219-231.
- Smart RE (1976) Implications of the radiation microclimate for productivity of vineyards. Dissertation an der Cornell University pp174.
- Smith AP, KP Hogan & JR Idol (1992) Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24(4): 503-511.
- Sollins P (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland forest: Does soil matter? *Ecology* 79(1), 23-30.
- Stadtmüller T & N Agudelo (1990) Amount and variability of cloud moisture input in a tropical cloud forest. *International Association of Hydrology Science Publication* 193: 25-32.
- Staelens J, AD Schrijver, K Verheyen & NEC Verhoest (2006) Spatial variability and temporal stability of throughfall deposition under beech (*Fagus sylvatica* L.) in relation to canopy structure. *Environmental Pollution* 142(2): 254-263.
- Stark JM (1994) Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. In: Caldwell MM & RW Pearcy (eds) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, Calif. 9: 255-284.
- Stegemann J, HC Timm & M Küppers (1996) Light environment and photosynthesis of an understorey and a pioneer species from a premontane rainforest of Costa Rica. *Revista Pensamiento Actual* 2: 61-68.
- Steinhardt U (1979) Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 56: 1-185.
- Stenlid G (1958) Salt losses and redistribution of salt in higher plants. *Encyclopedia of plant physiology* 4: 615-637.
- Stout B & R McMahon (1961) Throughfall variation under tree crowns. *Journal of Geophysical Research* 66(6): 1839-1843.
- Stoyan R (2000) Aktivität, Ursachen und Klassifikation der Rutschungen in San Francisco/ Südecuador. Diplomarbeit am Institut für Geographie der Friedrich-Alexander Universität Erlangen- Nürnberg pp 120.
- Sutter EG (1985) Morphological, physical, and chemical characteristics of epicuticular wax on ornamental plant regenerated in vitro. *Annals of Botany* 55: 321-330.
- Svenning J-C (2000) Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understorey. *Biotropica* 32(2): 252-261.

- Swaine MD & TC Whitmore (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Takyu M, S-I Aiba & K Kitayama (2002) Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 159: 35-49.
- Tanner EVJ (1977) Four montane rain forests of Jamaica: A quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology* 65: 883-918.
- Teubner FG, SH Wittwer, WG Long & HB Tukey (1957) Some factors affecting absorption and transport of foliar-applied nutrients as revealed by radioactive isotopes. *Agricultural and Experimental Studies* 39: 398-415.
- Thery M (2001) Forest light and its influence on habitat selection. *Plant Ecology* 153: 251-261.
- Timm HC, M Küppers & J Stegemann (2005) Non-destructive analysis of architectural growth, dry matter increment and assimilate allocation in pioneer, mid- and late successional tropical tree saplings: consequences of using steady-state and dynamic photosynthesis models. In: Veste M, W Wucherer & J Homeier (eds) *Ökologische Forschungen im globalen Kontext, Festschrift für Prof. Dr. S-W Breckle*. Cuvillier, Göttingen 187-212.
- Timm HC, M Küppers & J Stegemann (2004) Non-destructive analysis of architectural growth, dry matter increment and assimilate allocation in pioneer, mid- and late successional tropical tree saplings: consequences of using steady-state and dynamic photosynthesis models. *Ecotropica* 10(2): 101-121.
- Timm HC, J Stegemann & M Küppers (2002) Photosynthetic induction strongly affects the light compensation point of net photosynthesis and coincidentally the apparent quantum yield. *Trees* 16: 47-62.
- Trichon V, J-MN Walter & Y Laurionier (1998) Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137: 227-244.
- Tukey HB (1971) The leaching of substances from plants. In: Preece TF & LH Dickinson (eds) *Ecology of leaf surface micro-organisms*. Academic Press London New York. 67-80. Auch erschienen als: Tukey HB (1970) *Annual Review of Plant Physiology* 21: 305-324.
- Tukey HB & JV Morgan (1963) Injury to foliage and its effect upon the leaching of nutrients from above-ground plant parts. *Physiologia Plantarum* 16: 557-564.
- Tukey HB jr., HB Tukey & SH Wittwer (1958) Loss of nutrients by foliar leaching as determined by radioisotopes. *American Society for Horticultural Science* 71: 496-506.
- Tukey HB, SH Wittwer & HB Tukey (1957) Leaching of carbohydrates from plant foliage as related to light intensity. *Science* 126: 120-121.
- Tukey HB, SH Wittwer, FG Teubner & WG Long (1956) Utilization of radioactive isotopes in resolving the effectiveness of foliar absorption of plant nutrients. *Proceedings of the International Conference of Peaceful Uses of Atomic Energy* 138-143.
- Turner DP & DT Tingey (1990) Foliar leaching and root uptake of Ca, Mg and K in relation of acid fog effects on Douglas-fir. *Water, Air and Soil Pollution* 49: 205-214.
- Ulrich B, E Ahrens & M Ulrich (1971) Soil chemical differences between Beech and Spruce sites. An example of the methods used. In: Ellenberg H (ed) *Ecological studies. Integrated experimental ecology*. Springer Verlag, Berlin 2: 171-196.
- Ustin SL, RA Woodward, MG Barbour & JL Hatfield (1984) Relationships between sunfleck dynamics and red fir seedling distribution. *Ecology* 65(5): 1420-1428.

- Valencia R, C Cerón, W Palacios & R Sierra (1999) Las formaciones naturales de la sierra del Ecuador. In: Sierra R (ed) Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF Quito 79-108.
- Valladares F, MT Allen & RW Pearcy (1997) Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- Vance ED & NM Nadkarni (1990) Microbial biomass and activity in canopy organic matter and the forest floor of tropical cloud forest. *Soil Biology and Biochemistry* 22(5): 677-684.
- VanDerMeer PJ & F Bongers (2001) Tree-falls and canopy gaps: patterns of natural disturbance. In: Bongers F, P Charles-Dominique, P-M Forget & M Thery (eds) *Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht Netherlands 243-250.
- Veneklaas EJ (1990) Nutrient fluxes in bulk precipitation and throughfall in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Ecology* 78: 974-992.
- Vitousek PM & RL Sanford (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- Wallace T (1930) Experiments on the effect of leaching with cold water on foliage of fruit trees. I. The course of leaching of dry matter, ash and potash from leaves of apple, pear, plum, black curant and gooseberry. *Journal of Pomology and Horticultural Science* 8: 44-60.
- Walter H & S-W Breckle (2004) *Ökologie der Erde, Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen, Band 2*. Spektrum Akademischer Verlag Elsevier, Auflage 3 pp 764.
- Wanek W & K Pörtl (2005) Phyllosphere nitrogen relations: reciprocal transfer of nitrogen between epiphyllous liverworts and host plants in the understory of a lowland tropical wet forest in Costa Rica. *New Phytologist* 166: 577-588.
- Wania R, P Hietz & W Wanek (2002) Natural ^{15}N abundance of epiphytes depends on the position within the forest canopy: source signals isotope fractionation. *Plant, Cell and Environment* 25: 581-589.
- Weiss ST, PM Rich, DD Murphy, WH Clavert & PR Ehrlich (1991) Forest canopy structure at overwintering monarch butterfly sites: measurements with hemispherical photography. *Conservation Biology* 5(2): 165-175.
- Welles JM (1990) Some indirect methods of estimating canopy structure. *Remote Sensing Reviews* 5(1): 31-43.
- Weltalmanach 2006, Zahlen - Daten - Fakten. Fischer Taschenbuch Verlag, Frankfurt pp 799.
- Westman WE (1978) Inputs and cycling of mineral nutrients in an eucalypt forest. *Journal of Ecology* 66: 513-531.
- Whitford KR, IJ Colquhoun, ARG Lang & BM Harper (1995) Measuring leaf area index in a sparse eucalypt forest: a comparison of estimates from direct measurement, hemispherical photography, sunlight transmittance and allometric regression. *Agricultural and Forest Meteorology* 74: 237-249.
- Whitmore TC, DN Brown, MD Swain, D Kennedy, CI Goodwin-Bailey & K-W Gong (1993) Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 131-151.
- Whitmore TC (1989a) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Whitmore TC (1989b) Tropical forest nutrients, where do we stand? A tour de horizon. In: Proctor J (ed) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, London 1-13.
- Whitmore TC (1978) Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson PB & MH Zimmerman (eds) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press Cambridge 639-655.

- Wijesinghe DK, EA John & MJ Hutchings (2005) Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology* 93: 99-112.
- Wilcke W, S Yasin, C Valarezo & W Zech (2001) Change in water quality during the passage through a tropical montane rain forest in Ecuador. *Biochemistry* 55: 45-72.
- Will GM (1959) Nutrient returns in litter and rainfall under some exotic conifer stands in New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 2: 719-734.
- Will GM (1955) Removal of mineral nutrients from tree canopies by rain. *Nature* 176: p 1180.
- Wilm HG (1943) Determining net rainfall under a conifer forest. *Journal of Agricultural Research* 67: 501-513.
- Wilson SD & HR Kleb (1996) The influence of prairie and forest vegetation on soil moisture and available nitrogen. *American Midland Naturalist* 136: 222-231.
- Wirth R, B Weber & RJ Ryel (2001) Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22: 235-244.
- Wirth R (1996) Der Einfluß von Blattschneideameisen der Gattung *Atta* auf einen tropischen halbhimmergrünen Regenwald in Panama. Dissertation an der J.-M. Universität Würzburg pp 244.
- Wittwer SH (1955) Nutrient uptake, with special reference to foliar absorption. AAAS Symposium on Atomic Energy and Agriculture Atlanta Georgia 27-28.
- Wittwer SH & WS Lundahl (1951) Autoradiography as an aid in determining the gross absorption and utilization of foliar applied nutrients. *Plant Physiology* 26: 792-797.
- Wittwer SH & FG Teubner (1959) Foliar absorption of mineral nutrients. *Annual Review of Plant Physiology* 10: 13-32.
- Wolter A (2002) Variabilität der Kronentraufe eines Bergregenwaldes in Costa Rica. Staatsexamen an der Universität Bielefeld pp 101.
- Zech W & G Hintermaier-Erhard (2002) *Böden der Welt*. Spektrum Verlag Heidelberg, Berlin pp 120
- Zimmermann A, W Wilcke & H Elsenbeer (2007) Spatial and temporal pattern of throughfall quantity and quality in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Hydrology* 343: 80-96.