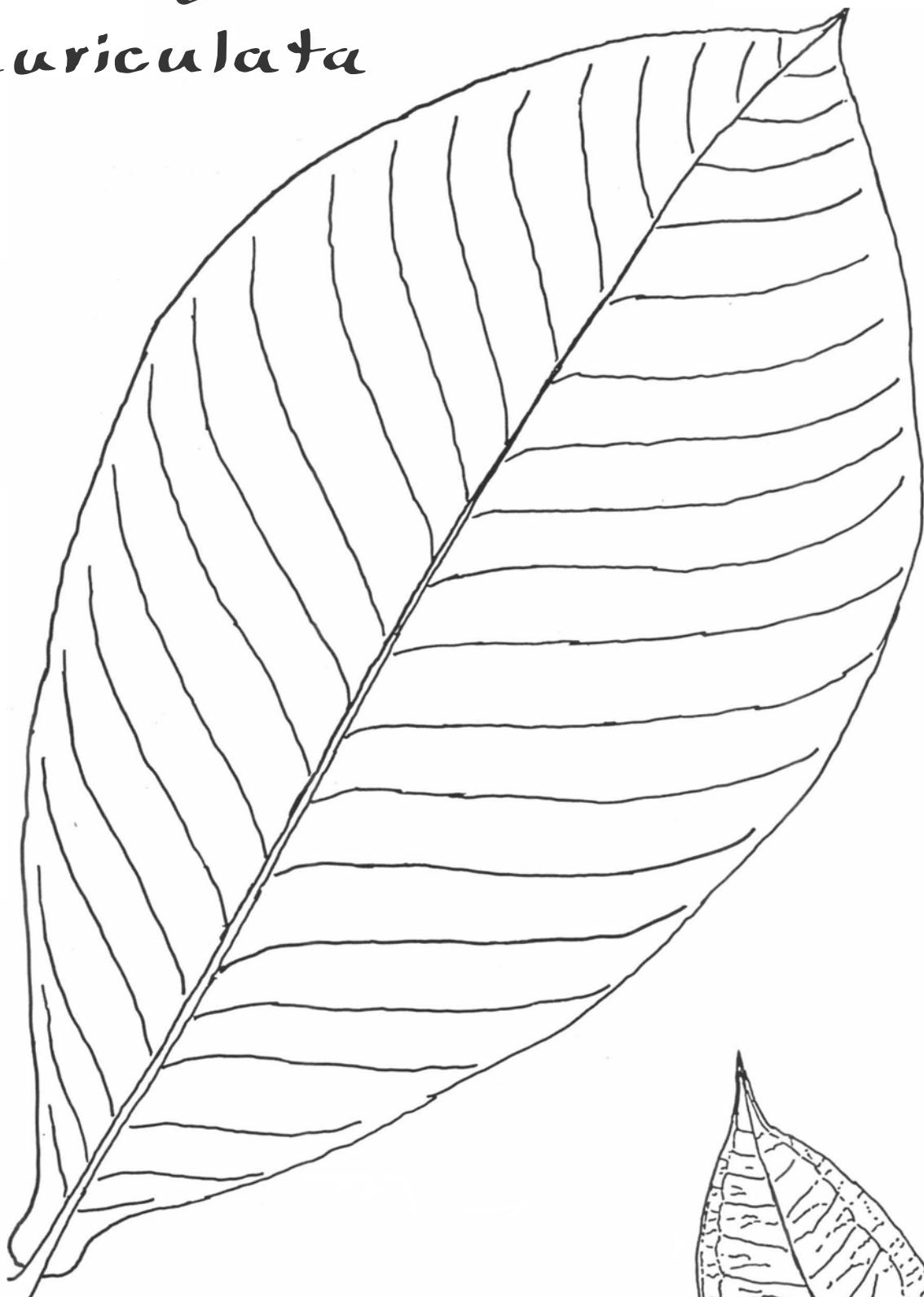


CIO
333.75
B933n

*Elaeagia
auriculata*



[1 cm]

*Plinia
salticola*



Nährstoffgehalte in den Blättern von
Plinia salticola L. (Myrtaceae)
und
Elaeagia auriculata Hemsl. (Rubiaceae)
sowie im Boden
eines prämontanen Regenwaldes in Costa Rica

Contenido de los elementos nutritivos en las hojas de *Plinia salticola* (Myrtaceae) y de *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae) como en el suelo en un bosque lluvioso premontano en Costa Rica

Diplomarbeit

von

Žaklina Buljovčić

Universität Bielefeld

Abteilung Ökologie

Mai 1994

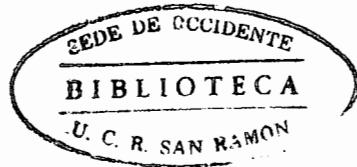
CIO
333.75
B933m

SEDE DE OCCIDENTE	
"BIBLIOTECA"	
- PROCESOS TECNICOS -	
No. Registro	113245/
Procedencia:	Olvera
Precio	€ 3.000 -
Fecha Ingreso:	4.1 FEB 1996

BIBLIOTECA OCCIDENTE - UCR



0113245



Inhaltsverzeichnis

	Seite
1 Einleitung	1
1.1 Fragestellung	2
2 Allgemeine Einführung	4
2.1 Untersuchungsgebiet: Geographie, Klima, Geologie	4
2.2 Baumarten	5
2.3 Nährstoffelemente	7
2.3.1 Calcium (Ca)	7
2.3.2 Kalium (K)	8
2.3.3 Magnesium (Mg)	10
2.3.4 Mangan (Mn)	11
2.3.5 Phosphor (P)	13
2.3.6 Zink (Zn)	14
2.4 Verwitterungsvorgänge unter Berücksichtigung des tropischen Klimas	16
3 Methoden	18
3.1 Artenauswahl	18
3.2 Versuchsflächen	18
3.3 Sammelzeiten und Stichprobenumfänge	19
3.4 Bodenproben	19
3.4.1 Sammelmethoden	19
3.4.2 Aufarbeitung der Bodenproben, Messung von pH-Wert und Bodendichte	19
3.4.3 Trocknen	19
3.5 Blattproben	20
3.5.1 Sammelmethoden	20
3.5.2 Blattverarbeitung	20
3.5.3 Trocknen	20
3.6 Transport und Lagerung	21
3.7 Analytik	21
3.7.1 Aufbereitung der Bodenproben	21
3.7.2 Aufbereitung der Blattproben	21
3.7.3 Kationenmessung	22
3.7.4 Photometrische Phosphatmessung	23
3.8 Auswertung	24
3.9 Statistik	24

4	Ergebnisse	
4.1	Elementkonzentrationen in Blatt und Boden	26
4.2	Auswertung der Bodenproben	31
4.2.1	Vergleich der Standorte <i>E. auriculata</i> und <i>P. salticola</i>	31
4.2.2	Konzentrationsverlauf in der Tiefe	32
4.2.3	Vergleich der Reliefstandorte	36
4.2.4	Vergleich zwischen den Jahreszeiten	41
4.2.5	pH-Werte	42
4.2.6	Bodendichte und Frischgewicht	45
4.3	Auswertung der Blattproben	46
4.3.1	Vergleich der Baumarten	46
4.3.2	Vergleich des Blattalters	48
4.3.3	Vergleich der Reliefstandorte	50
4.3.4	Vergleich zwischen den Jahreszeiten	51
4.3.5	Zusammenhang zwischen Elementkonzentrationen in Blatt und Boden	52
5	Diskussion	56
5.1	Interpretation der Elementkonzentrationen in den Bodenproben	56
5.1.1	Kurze allgemeine Betrachtung von Nährstoffzyklen in tropischen Regenwäldern	62
5.2	Warum nehmen die Gehalte der austauschbaren Elemente in den Bodenproben mit der Tiefe des Bodens ab?	63
5.3	Interpretation der Elementkonzentrationen in den Blattproben	65
5.4	Wie lassen sich die Konzentrationsunterschiede der Elemente zwischen den beiden Arten erklären?	70
5.5	Wie kommen die Konzentrationsunterschiede zwischen alten und jungen Blättern zustande, und welche Rückschlüsse lassen die Ergebnisse auf die Nährstoffversorgung der Bäume zu?	73
5.6	Sind Auswaschungen von Ionen aus Boden und Blatt nachweisbar?	76
5.7	Besteht die Gefahr toxischer Konzentrationen von H^+ , Al^{3+} und Fe^{2+} für die Pflanzen?	79
5.8	Zusammenfassung einiger wichtiger Befunde getrennt nach Elementen	81
6	Zusammenfassung	83
7	Literaturverzeichnis	85
8	Anhang	
	Danksagung	
	Erklärung	

1 Einleitung

Tropische Wälder mit ihrer Fülle von Lebensformen faszinieren Menschen schon seit langer Zeit. Dennoch sind diese Wälder noch wenig erforscht. Sie geben Anlaß zu zahlreichen Hypothesen über Entstehung und Aufrechterhaltung ihres komplexen Gefüges mit hoher Artenvielfalt. Ein möglicher Ansatz, die Entstehung und Aufrechterhaltung dieses Systems zu beschreiben und dadurch besser zu verstehen, ist die Untersuchung der Nährstoffkreisläufe in tropischen Wäldern.

Bäume sind für viele Lebewesen (z. B. Epiphyten, baumbewohnende Tiere und Pilze) von essentieller Bedeutung: Sie bieten Nahrung, Schutz und Lebensraum. Für ihre Entwicklung benötigen die Bäume zahlreiche Nährstoffe, darunter die Makronährrelemente N, P, Ca, K, und Mg sowie die Spurenelemente Fe, Mn, Mo, Zn, Cu, Cl und B. Größtenteils werden Nährstoffe über die Wurzeln aus dem Boden aufgenommen. Das setzt natürlich voraus, daß diese Nährstoffe im Boden für die Pflanzen verfügbar sind.

Man könnte nun erwarten, daß tropische Wälder nährstoffreiche Böden besitzen. Inzwischen hat sich aber herausgestellt, daß dies keineswegs der Fall sein muß. Ein extremes Beispiel ist der Wald in Zentralamazonien mit großem Artenreichtum und großer Biomasse auf nährstoffarmem Boden (Herrera et al. 1978). Im Zusammenhang mit diesem Befund steht auch die Beobachtung von Hermann (1977), daß auf nährstoffarmen Böden relativ hohe Biomassen zu finden sind. Richards (1957) und Walter (1971) versuchten, Nährstoffkreisläufe in den Tropen mit der "Hypothese des direkten Nährstoffzyklus" (*direct cycling hypothesis*) zu beschreiben. Diese Hypothese besagt, daß eine direkte Übertragung der Nährstoffe aus verrottender Bio-masse auf der Bodenoberfläche zu den Wurzeln stattfindet. Jordan & Herrera (1981) fanden die höchste Wurzelkonzentration auf oder nahe der Bodenoberfläche. Der Weg der Nährstoffe durch den Boden ist dadurch extrem kurz, und der Auswaschungsverlust wird gering gehalten (Jordan 1985). In extrem nährstoffarmen Gebieten wie in Zentralamazonien sind die Wurzelmatten auf der Bodenoberfläche daher bis zu 30 cm dick (Herrera et al. 1978). Mykorrhiza können eine direkte Verbindung zwischen verrottendem Material und den Wurzeln der Pflanze herstellen (Went & Stark 1968).

Ziel dieser Arbeit ist es, Beziehungen zwischen Nährstoffangebot im Boden und dem Nährstoffgehalt in Bäumen eines prämontanen Regenwaldes Costa Ricas anhand der sechs Elemente Ca, K, Mg, Mn, P und Zn zu untersuchen. Die Makronährrelemente Ca, K, Mg und P wurden ausgewählt, weil sie allgemeine Aussagen über die Nährstoffversorgung der Pflanzen ermöglichen. P ist in Hinblick auf die Tropen ein besonders interessantes Element, da es zwar von essentieller Bedeutung ist, aber häufig einen Mangelfaktor für die Pflanzenernährung darstellt. Die Spurenelemente Mn und Zn sind ebenfalls von essentieller Bedeutung für die Pflanzenernährung. Vor allem Mn kann in sauren Böden auch in toxischen Konzentrationen auftreten und damit das Pflanzenwachstum beeinträchtigen. Zur Untersuchung des

Nährstoffangebots und -gehalts wurden zwei im Untersuchungsgebiet häufige Baumarten aus verschiedenen Familien ausgewählt. Da in vielen Fällen Blätter als Indikator für den Ernährungszustand der Pflanzen angesehen werden können (Van Den Driessche 1974), wurden sie für diese Untersuchung anderen Pflanzenteilen vorgezogen. Die Sammlung von Blättern schädigt den Baum nicht, solange nicht zu viele Blätter entnommen werden. Dagegen können Bohrkernentnahmen zu Pilzinfektionen im Holz führen, und das Sammeln von Wurzeln ist aufgrund ihrer starken Verflechtungen mit Wurzeln benachbarter Bäume praktisch nicht möglich.

1.1 Fragestellung

Im einzelnen werden bei der Untersuchung des Nährstoffangebots und -gehalts folgende Fragen bearbeitet:

Bodenuntersuchung

1. Unterscheiden sich die Konzentrationen der Elemente in Bodenproben von *Elaeagia-auriculata*- und *Plinia-salticola*-Standorten?
2. Nehmen die Gehalte der austauschbaren Elemente in den Bodenproben mit der Tiefe des Bodens ab?
3. Gibt es bei den Bodenproben verschiedener Reliefstandorte Unterschiede in den Gehalten der austauschbaren Elemente?
4. Sind zwischen Trockenzeit und Regenzeit bei den Bodenproben deutliche Unterschiede in den Gehalten der austauschbaren Elemente erkennbar?
5. Wie verhält sich der pH-Wert an den Baum- und Reliefstandorten sowie bei zunehmender Tiefe und verschiedener Jahreszeit?

Blattuntersuchung

1. Unterscheiden sich die beiden Arten *Plinia salticola* und *Elaeagia auriculata* hinsichtlich der Konzentrationen der Elemente in ihren Blättern?
2. Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Konzentration der Elemente und dem Blattalter?

3. Hängen die Konzentrationen der Elemente in den Blättern von *Plinia salticola* und *Elaeagia auriculata* vom Reliefstandort ab?
4. Unterscheiden sich die Elementkonzentrationen in den Blättern zwischen Trockenzeit und Regenzeit?
5. Hängen die absoluten Konzentrationen der Elemente in den Blättern vom Gehalt der austauschbaren Elemente in den Böden ab?

2 Allgemeine Einführung

2.1 Untersuchungsgebiet: Geographie, Klima, Geologie

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in der Reserva Forestal de San Ramón, Provinz Alajuela, gelegen in der Cordillera de Tilarán von Costa Rica. Die wissenschaftliche Station liegt in etwa 895 m Höhe über NN am Rio San Lorencito.

Die jährliche Niederschlagsmenge in der Reserva beträgt nach Messungen von Bittner und Wattenberg (pers. Mitt.) etwa 5000 mm und nach Cruz (1989) 5500 mm. Die Trockenzeit dauert von Dezember bis April. Die Regenzeit beginnt normalerweise Ende April und endet im Dezember. Manchmal tritt während dieser Zeit noch eine kurze Trockenzeit ("veranillo") auf. Gerade 1992 war jedoch ein ungewöhnlich trockenes Jahr, denn die Regenzeit setzte erst in der zweiten Juni-Woche ein. Auch während der Trockenzeit kommt es zu Niederschlägen, die monatlich noch 100 mm übersteigen. In der Regenzeit sind Niederschlagsmaxima von bis zu 1000 mm in einem Monat möglich (November 1991). Die Durchschnittstemperaturen liegen zwischen 19 und 23 °C. Die maximale Temperatur beträgt etwa 28 °C und die minimale etwa 17 °C. Die Tagesschwankungen sind vor allem in der Regenzeit sehr gering. Die relative Luftfeuchtigkeit liegt nahe 100% (Bittner pers. Mitt.), und die potentielle Evapotranspiration in der Cordillera de Tilarán beträgt zwischen 1565 und 1710 mm im Jahr (Gómez 1986).

Im überwiegenden Teil des Jahres ist die Hauptwindrichtung Nord-Ost (NO-Passat), dadurch werden im Dezember kalte Luftmassen antransportiert, die auf der karibischen Seite Costa Ricas zu Regengüssen führen. Die innertropische Konvergenzzone bewegt sich zu dieser Zeit nach Süden und führt vor allem auf der pazifischen Seite zu Trockenperioden. Im Juli führt die inzwischen wieder nach Norden gewanderte innertropische Konvergenzzone zu Regenfällen in ganz Costa Rica (Herrera 1985).

Die Geomorphologie der Cordillera de Tilarán einschließlich der Reserva wurde während des Vulkanismus im Tertiär (Miozän/Pleistozän) geprägt. Die tertiären Ablagerungen werden als Formation Aguacate bezeichnet (Madrigal 1972). Ein Großteil der Vulkankrater ist jedoch im Verlauf der Zeit infolge von Erosion abgetragen worden. Basalte und Andesite bestimmen die Gesteinsgrundlage (Bergoeing et al. 1983). Beispiele für Vulkane, die in jüngerer Zeit die Geomorphologie der Reserva beeinflusst haben, sind der *Poas*, der etwa vor 60 Jahren das letzte Mal ausbrach, und der *Torro amarillo* mit einer Eruption vor etwa 70 Jahren (Bornemisza, pers. Mitt.).

Die Böden in der Reserva Forestal San Ramón werden nach der US-Nomenklatur ("Taxonomía de suelos", SMSS 1982) allgemein als "Inceptisole" bezeichnet. Inceptisole sind schwach entwickelte Böden mit erkennbaren Horizonten (Scheffer & Schachtschabel 1992). Nach FAO-Klassifizierung werden die Böden als "Ferralsic Cambisole" bezeichnet, was in deutscher Systematik "eisenreiche Braunerden" bedeutet (Scheffer & Schachtschabel 1992). Die dominierende Bodenart ("suelo principal") wird nach US-Nomenklatur als "Typic Humitro-

pept" bezeichnet, assoziierte Bodenarten sind "Typic Dystropept, Andic Humitropept" und "Typic Haplohumult". Das Präfix "Humi-" kennzeichnet Böden mit hohen Gehalten an organischer Masse, "Dystropept-" und "-ult" (für Ultisole) kennzeichnen Böden mit geringem Basengehalt (Gómez 1986) und "andic" Böden mit niedriger Bodendichte sowie hohem P-Fixierungsvermögen ($> 85\%$; Scheffer & Schachtschabel 1992). Die Böden besitzen eine feine Textur, sind braun bis dunkelbraun und in der Tiefe gelblich bis braun. Sie besitzen eine gute Dränage und eine mittlere Durchlässigkeit. Vom landwirtschaftlichen Standpunkt aus sind sie nur mäßig fruchtbar ("Taxonomía de suelos", SMSS 1982). Diese montanen Böden sind mit 15 - 22 °C isotherm (Gómez 1986).

Das Landschaftsrelief ist bergig, charakterisiert durch Hänge mit Neigungen von 25° bis 30° (Ortíz 1991), schmale Kämme und Täler mit Höhenunterschieden von 150 m und mehr. Der dort vorhandene primäre Regenwald wird als prämontaner Feuchtwald ("premontane wet forest", Holdridge-Klassifikation modifiziert von Tosi 1969) oder als tropischer prämontaner immergrüner Regenwald ("bosque lluvioso tropical submontano siempreverde", Gómez 1986) klassifiziert. Der Wald besitzt natürlicherweise viele Wurfflächen ("gaps"). In dieser Untersuchung wird er als Primärwaldfläche bezeichnet.

Etwa 2 km östlich von der Station beginnt ein Wald, der im folgenden als Bergkammwald (S) bezeichnet wird. Dieser Wald erstreckt sich entlang eines Kamms in einer Höhe von ca. 970 m bis 1030 m NN von Nordost nach Südwest. In dieser Ausrichtung ist er stark wind- und regenexponiert.

2.2 Baumarten

Plinia salticola L. gehört zur Familie der Myrtaceae (Mc Vaugh 1963) und ist im Untersuchungsgebiet endemisch (Sprenger 1992). Der Baum wird höchstens 12 m groß. Seine kleinen, kaulifloren Blüten sind weiß und duften aromatisch. Die ebenso duftenden Früchte können fast faustgroß werden.

Die gegenständigen Blätter sind einfach gebaut und besitzen eine 8-10 mm lange "Ablaufspitze" (*drip-tip*). Im ausgereiften Zustand haben sie eine glatte Oberfläche und sind dunkelgrün. Vor allem die älteren Blätter sind mit Epiphyllen bewachsen. Sie haben eine Blattoberfläche zwischen 21 und 62 cm² und gehören damit in die Kategorie der Mesophylle. Junge Blätter treiben in Vierer- oder Sechsergruppen aus den endständigen Knospen. Frisch sind sie hellgrün, zart und weich behaart.

Charakteristisch ist für diesen Baum der ständige Verlust der Rinde. Das Holz ist elastisch.

E. auriculata Hemsl. gehört zur weit verbreiteten Familie der Rubiaceae. Dieser Baum kann über 15 m groß werden. Im Untersuchungsgebiet gab es jedoch nur wenige Individuen, die größer als 15 m waren.

E. auriculata kommt in montanen Regenwäldern im Höhenbereich von 600 bis 1500 m NN vor. Außer in San Ramón ist *E. auriculata* in Costa Rica auch in Monteverde sowie in Honduras und Panama bekannt (Woodson et al. 1980). Die Blüten sind weiß, und die Früchte duften aromatisch. Die Blätter haben eine leicht ovale Form und sind mit Oberflächen von 125 bis 893 cm² Makrophylle.

Die Gestalt dieses Baumes erinnert an einen Kronleuchter, da die kreuzgegenständigen Blätter nur am Ende der Äste stehen. Oft sind es nur drei Knoten mit je zwei Blättern an einem Ast. Alle Blätter sind stark behaart und besitzen "Öhrchen", daher der Artnamen *auriculata*. Sehr junge, kleine Blätter sind hellgrün und weich, sie werden später rötlich und im ausgewachsenen Zustand dunkelgrün. Während der Alterung werden sie gelb und fallen schließlich herab. Alternende Blätter sind meist stark mit Epiphyllen, hauptsächlich Moosen, bewachsen.

Das Holz ist vergleichsweise spröde.

Da beide Arten verhältnismäßig klein sind, werden sie von höheren Bäumen überschattet und stehen deshalb nicht unter ständiger Sonneneinstrahlung.

2.3 Nährstoffelemente

2.3.1 Calcium (Ca)

Vorkommen im Boden

Die Erdkruste enthält ca. 2,8 Gew.% Ca (Breuer 1981). Ca-Minerale sind Plagioglas, Pyroxen, Amphibol, Epidot, Calcit, Dolomit und Gips. Diese Minerale verwittern leicht, und Ca ist darin leicht löslich (Scheffer & Schachtschabel 1992). Der Ca-Gesamtgehalt im Boden schwankt zwischen 0,1% und 1,2% TG. Da Ca-Ionen von Kationenaustauschern im Boden, vor allem von Tonmineralen und organischer Substanz, stark gebunden werden, liegt ein großer Anteil des Ca-Gesamtgehalts in austauschbarer Form vor (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Aufnahme und Transport in der Pflanze

Aus der austauschbaren Ca-Fraktion des Bodens wird Ca als zweiwertiges Ion in das Apoplasma aufgenommen und ist hauptsächlich dort aktiv. Der Transport innerhalb der Pflanze findet im Xylem statt. Aufgrund der fehlenden Phloemmobilität reichert sich Ca in alten Blättern an (Marschner 1990).

Vorkommen und Funktion in der Pflanze

Der Gesamtgehalt an Ca bei Pflanzen variiert je nach Art, Wachstumsstadium und Organ (Marschner 1990). In Blättern schwankt der Gesamtgehalt zwischen 0,1 und 5,0% TG.

Ca wird austauschbar an dissozierte Säuren der Zellwände und Membranen gebunden, vor allem an Pectate der Mittellamellen. Außerdem ist es als Calciumphosphat und -oxalat in den Vakuolen zu finden (Marschner 1990). Die Ca-Konzentration im Cytosol muß immer niedrig bleiben, um eine Phosphatausfällung, die Inaktivierung einiger Enzyme und eine Mg-Verdrängung zu verhindern (Marschner 1990). Da Ca-Ionen verglichen mit Mg-Ionen kleinere Hydrathüllen besitzen (Hydratationsenergie 1577 J/mol; Mengel 1991), kann Ca leicht Mg von den Bindungsstellen verdrängen. Die Regulierung der zellinternen Konzentration wird über Calmodulin (Marmé 1983), Efflux-Pumpen (Marschner 1990) und eventuell Auxin (Hertel 1983) gesichert.

Wichtigste Funktionen sind:

- 1) **Zellwandstabilisierung** - Ca kann Komplexe bis zur Koordinationszahl 8 bilden (Cheung 1982);
- 2) **Membransstabilisierung und selektive Ionenaufnahme;**
- 3) **Regulation der Phytohormone;**
- 4) **Aktivierung einiger Enzyme** (z. B. Phospholipasen, ATPasen);
- 5) **Stimulierung membrangebundener Enzyme** (Rensing & Cornelius 1980);

6) **Hemmung von Enzymen** im Cytoplasma wie der PEP-Carboxylase (Gavalas & Manetas 1980) und der Hexodiphosphatase (Baier & Latzko 1976).

Mangelsymptome, eventuelle toxische Wirkungen

Ca ist ungiftig und kann bei hoher Konzentrationen die Aufnahme anderer Elemente hemmen (Marschner 1990). Toxische Kationen können so von den Membranbindungsstellen verdrängt werden, und die Membranselektivität wird dabei aufrechterhalten (Mengel 1991). Aus diesem Grund erhöht sich der Ca-Bedarf bei fallendem pH-Wert (Lund 1970; Munns 1970) und bei hoher Schwermetallkonzentration im Außenmedium (Wallace et al. 1966; Hagemeyer 1991). Ca-Mangel zeigt sich zuerst in jungen Blättern, weil Ca in alten Blättern oder anderen Organen nicht wieder mobilisiert werden kann.

Besonderheiten

In tropischen Böden, vor allem in Ferralsolen, sind die Ca-Gehalte meist sehr niedrig (Scheffer & Schachtschabel 1992). Die Gründe dafür sind folgende:

- 1) Je humider das Klima, desto höher ist die Gefahr der Auswaschung und Versauerung (Mengel 1991), Ca-Bindungsstellen werden dann mit Protonen besetzt.
- 2) Hohe mikrobiologische Aktivität bei hoher Temperatur erhöht den CO_2 -Partialdruck im Boden, und als Folge davon nimmt die CaCO_3 -Löslichkeit zu (Scheffer & Schachtschabel 1992). Für die Pflanzen hat das den Nachteil, daß Ca in tiefere Bodenschichten ausgewaschen wird, wo sie es nicht mehr aufnehmen können.
- 3) Ca kann mit P und Mo festgelegt werden und ist damit für Pflanzen nicht mehr verfügbar.
- 4) Der Ca-Bedarf der Pflanzen steigt bei hoher Schwermetall(Mn, Al)-Konzentration (Bergmann 1988), die in sauren Böden häufig auftritt.

2.3.2 Kalium (K)

Vorkommen im Boden

K ist mit 2,6 Gew.% in der Erdkruste vertreten. K-Mineralien sind primäre und sekundäre Tonminerale, Illit, Kalifeldspat und Glimmer (Scheffer & Schachtschabel 1992). Die K-Gesamtfaktion des Bodens (0,2% - 3,3% TG) kann mit Hilfe chemischer Extraktionsverfahren unterteilt werden: Austauschbares K wird mit Ammoniumacetat (pH 7) extrahiert, der übrige Teil wird als nichtaustauschbares K bezeichnet. Wenn K in Zwischenschichten von Tonmineralen (z. B. Vermiculit) nichtaustauschbar festgelegt wird, spricht man von K-Fixierung (Mengel 1991). Für Pflanzen sind der wasserlösliche, austauschbare Teil und ein Teil des an Schichtsilikate gebundenen, nichtaustauschbaren K (sogenanntes Zwischenschicht-Kalium) verfügbar. Unter den Schichtsilikaten haben Dreischichtminerale gute Kationenaustauschkapazitäten und bilden damit auch Depots mit fixiertem Kalium, während Zweischichtminerale wie

Kaolinit an K verarmt sind, nachdem große Mengen K durch saure Reaktionen ausgewaschen und weitgehend durch Al-Hydroxide ersetzt wurden (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Aufnahme und Transport in der Pflanze

Aus der Bodenlösung wird K über Diffusion und Massenfluß von Pflanzen aufgenommen. Durch aktive K-Aufnahme verringern Pflanzen die K-Konzentration in der Bodenlösung um den Wurzelraum, so daß ein K-Konzentrationsgradient entsteht. Dabei wird dem Boden nahe an der Wurzeloberfläche durch Kationenaustausch (Ausscheidung von Protonen aus der Wurzel) nicht-austauschbares K entzogen. K ist sehr phloemmobil (Bergmann 1988) und wird von alten in junge Blätter verlagert (= remobilisiert; Marschner 1990).

Vorkommen und Funktion in der Pflanze

K weist von allen Nährstoffen den höchsten Gehalt im Pflanzenmaterial auf. Der K-Gehalt der Blätter schwankt zwischen 0,5 und 5,5% TG (Marschner 1990). Es ist das einzige monovalente essentielle Kation der Pflanze (Straßburger 1978). Außerdem bildet K nur lockere Komplexe und ist leicht austauschbar (Wyn Jones et al. 1979).

Die Funktionen:

- 1) Über **60 Enzyme** werden durch K stimuliert (Bergmann 1988), meist über Konformationsänderungen am Enzym (z. B. Pyruvatkinase, Phosphofruktokinase; Läuchli & Pflüger 1978). Damit ist K an Kohlenhydrat- und Proteinsynthesen beteiligt (Wyn Jones et al. 1979).
- 2) K beeinflußt die **Photosynthese**. Es wirkt als Antagonist zum H⁺ und stimuliert die **CO₂-Fixierung** (Läuchli & Pflüger 1978).
- 3) K **aktiviert ATPasen** und damit die ATP-Bildung (Fischer & Hodges 1969), womit auch die Stickstoffaufnahme gefördert wird (Bergmann 1988).
- 4) Es ist das wichtigste Element für die **Regulation von Osmose und Zellquellung**. K wirkt mit seiner quellenden Wirkung der Zellwandstabilisierung durch Ca entgegen (Bergmann 1988). In Schließzellen führt eine Akkumulation von K über Wassereinstrom und Turgorzunahme zur Öffnung der Stomata. Beim K-Efflux schließen sich die Stomata wieder (Mittelheuser & Van Steveninck 1971). Aufgrund dessen kommt es bei K-Mangel auch zu Wasserstreß (Bergmann 1988).
- 5) K ist ein wichtiges Kation für den **Ladungsausgleich** von Anionen in den Vakuolen oder auch im Phloem und Xylem. K-Transport ohne anorganische Anionen (vor allem Nitrat) führt zur Akkumulation organischer Säuren (z. B. Malat) in den Geweben. Mit Hilfe dieser organischen Säuren stabilisiert K den **pH-Wert** (Clarkson & Hanson 1980).

Mangelsymptome, eventuelle toxische Wirkungen

Mangelscheinungen zeigen sich durch Nekrosen an alten Blättern (Bergmann 1988).

Besonderheiten

Die K-Verfügbarkeit für Pflanzen in tropischen Böden ist abhängig von den vorhandenen Tonmineralen (Scheffer & Schachtschabel 1992).

2.3.3 Magnesium (Mg)

Vorkommen im Boden

Die Erdkruste enthält etwa 2,5 Gew. % Mg. Mg findet sich in den Mineralien Magnesit, Dolomit, Brucit, Carnallit, Amphibol, Pyroxen, Biotit, Olivin und Serpentin. Der Gesamtgehalt im Boden wird auf 0,05% TG in sandigen und bis zu 0,5% TG in tonreichen Böden geschätzt (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Aufnahme und Transport in der Pflanze

Neben wasserlöslichem und austauschbarem Mg ist auch nichtaustauschbares Mg im Boden für Pflanzen verfügbar. Nichtaustauschbares Mg ist in oberflächennahen Tonmineralen und Glimmern festgelegt.

Mg ist phloemmobilität und gut aus alten Blättern remobilisierbar (Marschner 1990). Die Mg-Aufnahme selbst wird von hohen K/Mg- und Ca/Mg-Verhältnissen beeinträchtigt. Ideal sind Verhältnisse von K/Mg = 0,5 bzw. Ca/Mg = 6 im Boden (Bergmann 1988). Außerdem wirkt sich ein niedriger pH-Wert aufgrund von Ionenantagonismen ungünstig auf die Mg-Aufnahme aus (Bergmann 1988). Denn bei niedrigem pH-Wert stehen die Mg-Ionen in Konkurrenz mit K-, NH₄⁺, Ca-, Mn-Ionen sowie mit Protonen (Heenan & Campbell 1981). Dabei ist die Hemmung der Nährstoffaufnahme durch Al³⁺ von größerer Bedeutung als diejenige durch H⁺ (Scheffer & Schachtschabel 1992). Geringe Kationenaustauschkapazität auf sauren Böden wirkt sich ebenfalls negativ auf die Mg-Aufnahme aus. Die Mg-Aufnahme ist bei NO₃⁻-Ernährung besser als bei NH₄⁺-Ernährung (Mengel 1991).

Vorkommen und Funktion in der Pflanze

Mg ist ein zellmobiles Element, das durch Ionenbindung in Phosphorylgruppen und Komplexbildung, z. B. in Chlorophyll, charakterisiert ist.

Der Mg-Gesamtgehalt der Blätter beträgt 0,1% - 0,7% TG (Marschner 1990). Im Stadium optimalen Zellwachstums befinden sich 10% - 20% des gesamten Mg der Blätter (ähnlich wie bei K) in den Chloroplasten (5% des Zellvolumens), doch weniger als die Hälfte davon ist an Chlorophyll gebunden (Mix & Marschner 1974). Weitere 10% - 20% des Mg befinden sich im Cytosol, von dort werden die Ionen bei hohem Angebot in Vakuolen verlagert.

Seine Funktionen sind folgende:

- 1) Die Mechanismen, mit denen Mg bis zu **300 Enzymreaktionen** (Bergmann 1988) fördert, lassen sich überwiegend auf **Phosphorylierung** (z. B. mit Phosphatasen, ATPasen) und (De-)

Carboxylierung zurückführen. Bei der Ribulosebisphosphat-Carboxylase wird die Affinität zum Substrat CO_2 erhöht (Bergmann 1988).

2) Mg neutralisiert organische Säuren.

3) Mg ist notwendig für die **Carotinoid-Synthese** (Bergmann 1988), die **Protein-Synthese** (Cammarano et al. 1972) und für die **RNA-Polymerase**.

Mangelsymptome, eventuelle toxische Wirkungen

Bei Mg-Mangel wird Mg aus alten Blättern in junge transportiert, Symptome werden dann bei alten Blättern sichtbar (Bergmann 1988).

Besonderheiten

Da Mg bei der Sorption an Bodenkolloide seine relativ dicke Hydrathülle (Hydratationsenergie: 1908 J/mol) behält, bindet es nur unspezifisch und wird daher leicht ausgewaschen (Mengel 1991). Die Auswaschung hängt außerdem von der Sickerwassermenge, der Konzentration in der Bodenlösung, der Mg-Sättigung des Bodens sowie von den Konzentrationen anderer Salze ab. Tropische Böden zeigen meist geringe Konzentrationen an wasserlöslichem und austauschbarem Mg (Scheffer & Schachtschabel 1992).

2.3.4 Mangan (Mn)

Vorkommen im Boden

Die Erdkruste enthält ca. 0,064 Gew.% Mn. Mineralien mit Mn-Verbindungen sind Braunit, Hausmannit, Manganit, Manganspat, -kies und Pyrolusit (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Mn gleicht in seinen Eigenschaften dem Eisen. In natürlichen Salzen liegt Mn meist in der Oxidationsstufe II vor, im Braунstein (MnO_2) in der Oxidationsstufe IV. Im Boden findet man vor allem Manganoxide und an Silikate und Carbonate gebundenes Mn. Es kann auch an organische Komplexe gebunden sein oder in austauschbarer löslicher Form als Mn^{2+} auftreten. Der Gesamtgehalt im Boden beträgt ca. 20 - 800 mg/kg TG. Mn-Oxide treten oft mit Fe-Oxiden zusammen auf. An Mn-Oxiden akkumulieren viele Schwermetalle. Bei sinkendem pH-Wert (< 6) sowie niedrigem Redoxpotential, was durch Nässe, organische Substanz und Ton begünstigt wird, nimmt der Anteil von löslichem Mn zu (Scheffer & Schachtschabel 1992). Mn ist als Ion im Boden sehr beweglich und wird daher auch leicht ausgewaschen (Bergmann 1988).

Aufnahme und Transport in der Pflanze

Für Pflanzen verfügbar ist gelöstes sowie z. B. durch Malat und Citrat reduzierbares Mn. Die Mn-Verfügbarkeit für Pflanzen hängt stark vom pH-Wert und außerdem von der Wasserversorgung und den aktiven Mikroorganismen im Boden ab (Mengel 1991). Die Aufnahme wird vor allem durch Ca- (Amberger 1983), Mg-, Fe-, Zn- und Ammoniumionen behindert

(Mengel 1991) und durch Nitrat gefördert. Mn gilt als wenig phloemmobiles Element (Hill 1980).

Vorkommen und Funktion in der Pflanze

Der Mn-Gehalt in Pflanzen schwankt je nach Organ, Art und Standort aufgrund unterschiedlicher Redoxpotentiale der Wurzeln und unterschiedlicher pH-Werte im Boden (Römhild et al. 1982; Marschner & Römhild 1983; Marschner 1985; Römhild 1986; Schaller 1986). In den Blättern findet man zwischen 10 und 20 mg/kg TG, aber auch bis zu 500 mg/kg TG (Marschner 1990). Mn bildet verglichen mit anderen Übergangsmetallen in der Pflanze nur instabile Komplexe (Clarkson & Hanson 1980) und kann in einigen enzymaktivierenden Reaktionen Mg ersetzen.

Wichtige Funktionen:

- 1) Seine herausragende Rolle hat Mn im Reaktionszentrum des Photosystem-II-Komplexes bei der **Wasserspaltung** (Cheniae & Martin 1968).
- 2) Ein wichtiges Mn-enthaltendes Enzym ist die **Superoxid-Dismutase** (Sevilla 1980).
- 3) Mn ist als Strukturkomponente der Ribosomen bekannt (Lyttleton 1960), aktiviert die **RNA-Polymerase** und ist am **Kohlenhydrat- und Fettsäurestoffwechsel** beteiligt (Wilson et al. 1982).
- 4) Durch die Aktivierung von Peptidasen spielt Mn auch eine Rolle im Eiweißstoffwechsel (Bergmann 1988).

Mangelerscheinungen, eventuelle toxische Wirkungen

Mn wird leicht ausgewaschen - leichter als Fe -, daher können saure Böden extrem arm an Mn sein (Scheffer & Schachtschabel 1992). Mn-Mangel in Pflanzen äußert sich bei weniger als ca. 10 mg/kg TG im Blatt vor allem in Blättern mittleren Alters (Bergmann 1988). Inwieweit Mn überhaupt aus alten Blättern remobilisiert werden kann, ist unklar (Bergmann 1988; Hill 1980).

Mn-Gehalte > 1000 mg/kg in der Pflanze können zu toxischen Reaktionen führen. Diese können mit toxischen Al-Konzentrationen einhergehen. Solche Reaktionen treten vor allem in stark sauren (pH < 4,5) tropischen Waldböden auf (Bergmann 1988). Mn-Toxizität wird vor allem durch Hemmung der Aufnahme anderer essentieller Kationen hervorgerufen. Zum Beispiel hemmt Mn die Mg-Aufnahme (Heenan & Campbell 1981) und die Verlagerung von Ca in die Sproßachse (Horst & Marschner 1978c). Die Mn-Toxizität wird durch Al verstärkt. Toxizitätssymptome wie z. B. braune Flecken zeigen sich an älteren Blättern (Bergmann 1988).

Besonderheiten

Schon bei der Verringerung des pH-Wertes um eine Einheit erhöht sich die Mn-Konzentration in der Bodenlösung um das 100fache (Scheffer & Schachtschabel 1992).

2.3.5 Phosphor (P)

Vorkommen im Boden

Der P-Gehalt der Erdkruste liegt bei 0,12% - 0,07 Gew.% (Breuer 1981). Minerale, die P enthalten, sind Fluorapatit, Phosphorit, Pyromorphit, Vivianit und Türkis (Scheffer & Schachtschabel 1992). Der P-Gesamtgehalt im Boden beträgt 500 - 800 mg/kg TG.

Es gibt verschiedene P-Bindungsformen, z. B.:

- a) definierte anorganische Phosphate (Orthophosphate),
- b) organische Verbindungen (z. B. Phytate) und
- c) adsorbiertes Phosphat (Phosphat an Hydroxide und Oxide von Fe und Al sowie an bestimmte Tonmineralien, insbesondere an Allophane und organische Substanz mit Fe^{3+} oder Al^{3+} gebunden).

Adsorbiertes Phosphat ist auf sauren Böden die wichtigste Phosphatquelle für Pflanzen. Im Bereich $pH > 4,5$ liegt Orthophosphat hauptsächlich in Form von $H_2PO_4^-$ vor (Scheffer & Schachtschabel 1992). Die Phosphatauswaschung aus dem Boden ist eher gering, abgesehen von Sandböden mit geringer Adsorption und mit wasserlöslichen Phosphaten (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Aufnahme und Transport in der Pflanze

P wird von Pflanzen nicht über den Massenfluß aufgenommen und kann wegen seines geringen Diffusionsvermögens nur bis etwa 2 mm von der Wurzeloberfläche entfernt absorbiert werden. Gelöstes P wird aufgenommen und schnell der Bodenlösung entzogen (Marschner 1990). Der P-Pool der Bodenlösung wird von adsorbiertem P und durch Mineralisation von organischem P nachgefüllt (Koide 1991). Anorganisches Phosphat (P_a) wird dann vornehmlich in junge oberirdische Pflanzenorgane transportiert (Mengel 1991). P ist gut phloemmobil. Zum Beispiel zeigte Morard (1970) an *Fagopyrum esculentum*, daß organisches P aus den jungen in alte Blätter verlagert werden kann. Umgekehrt kann P bei Unterversorgung aus alten Blättern in junge transportiert werden (Bouma 1967). Das von den Pflanzen aufgenommene P_a verbleibt in der Oxidationsstufe +5 und wird nicht wie z. B. Nitrat oder Sulfat reduziert. P_a wird entweder mit Carboxylgruppen von Carbonsäuren, Alkoholen oder Zuckern verestert oder mit einem weiteren Phosphation als ATP energiereich gebunden (Marschner 1990). Andererseits kann P_a in der Vakuole gespeichert werden. Diese Fraktion beträgt 85% - 95% des gesamten P_a (Bielecki 1968; Bielecki & Ferguson 1983). So besteht bei P-Mangel die Möglichkeit, P_a aus den Vakuolen ins Cytosol zu entlassen (Rebeille et al. 1984).

Vorkommen und Funktion in der Pflanze

Phosphat ist in vielen organischen Verbindungen zu finden: in Nukleinsäuren und Proteinen, in Phospholipiden der Membranen (z. B. Phosphatidylcholin) sowie in energiereichen Zuckern und Coenzymen (ATP). Diese Verbindungen kennzeichnen auch die Funktionen:

- 1) **Informations- und Replikationseinheiten,**
 - 2) **Stabilisierung, Struktur und Flexibilität der Zellmembranen,**
 - 3) **Energietransfer.**
- 4) P_a kontrolliert auch Enzymreaktionen, z. B. die Phosphofruktokinase (Woodrow & Rowan 1979), hemmt die Stärkesynthese und in höheren Konzentrationen auch die CO₂-Fixierung (Heldt et al. 1977).

Mangelerscheinungen, eventuelle toxische Wirkungen

P-Mangel führt zum Wachstumsstillstand der Pflanze und wird zuerst an alten Blättern sichtbar (Bergmann 1988). Hohe P-Konzentrationen können physiologischen Zn-Mangel hervorrufen (Burleson & Page 1967; Trier & Bergmann 1974).

Besonderheiten

Die P-Aufnahme hängt direkt mit der Absorptionsfläche im Boden zusammen (Koide 1991). Um die Absorptionsfläche zu vergrößern, gibt es für die Pflanzen vor allem zwei Möglichkeiten: Entweder verfügt die Pflanze über ein weitverbreitetes Feinwurzelwerk, oder aber die Nährstoffe werden über die Hyphen von bestimmten Endo-Mykorrhizen ("vesicular-arbuscular-mycorrhiza" = VA-Mykorrhiza) antransportiert, falls die Pflanze damit infiziert ist. Die große Oberfläche und die Fähigkeit, schwerlösliche Phosphate aus dem Boden zu lösen (Graustein et al. 1977, Sollins et al. 1981), ermöglichen den Mykorrhizen, P und andere Elemente wie Zn und Cu aufzunehmen (Lambert et al. 1979). Die vom Pilz aufgebrachte Energie für den Transport wird durch Photosynthese-Produkte der Wirtspflanze ausgeglichen (Snellgrove et al. 1982). VA-Mykorrhizen spielen eine wichtige Rolle in der Nährstoffzirkulation tropischer Wälder (Went & Stark 1968, "direct-cycling-hypothesis", vgl. Kapitel 1).

VA-Mykorrhiza-Infektionen hängen sehr stark von der P-Konzentration in der Pflanze ab. Hohe und extrem niedrige Konzentrationen können die Infektionsrate herabsetzen (Bolan et al. 1984). Es gibt aber auch Beispiele, bei denen die Infektionsrate nicht von hohen P-Gaben beeinflusst wird (Abbott & Robson 1991). Die Grenzen für die Pilzinfektion variieren je nach Pilzart und Wirtspflanze (Davis et al. 1984).

2.3.6 Zink (Zn)

Vorkommen im Boden

Der Zn-Gehalt der Erdkruste beträgt etwa 60 mg/kg TG (Breuer 1981). Zn-Mineralen sind Zinkblende, Zinksulfid, Zinkspat und Willemit (Scheffer & Schachtschabel 1992). Zn liegt in allen Verbindungen als zweiwertiges Ion vor. Im Boden ist Zn vor allem an Silikate und organische Substanzen gebunden. Der Gesamtgehalt in Böden schwankt zwischen 10 und 80 mg/kg TG (Scheffer & Schachtschabel 1992). Besonders niedrige Zn-Gehalte finden sich z. B. in Quarz

(Merian 1984). Mit abnehmendem pH-Wert (< 6) nimmt der Gehalt an austauschbarem Zn deutlich zu. Bei pH 5 macht die austauschbare Zn-Fraktion 10-30% des Gesamt- bzw. EDTA-extrahierbaren Anteils aus. Auch die Zn-Gehalte der Bodenlösung steigen mit fallendem pH-Wert (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Aufnahme und Transport in der Pflanze

Für die Versorgung der Pflanze ist die Zn-Konzentration in der Bodenlösung ausschlaggebend. Die Pflanzen nehmen Zn als divalentes (Zn^{2+}) oder bei höherem pH-Wert (> 6,5) als monovalentes Kation ($ZnOH^+$) sowie aus organischen Verbindungen auf. Hohe Konzentrationen anderer divalenter Kationen (z. B. Ca^{2+}) beeinträchtigen dabei die Aufnahme (Scheffer & Schachtschabel 1992). Der Zn-Gehalt der Blätter beträgt 10 - 100 mg/kg TG (Marschner 1990). Der Langstreckentransport erfolgt im Xylem, hauptsächlich als divalentes Kation oder an organische Säuren gebunden (White et al. 1981a, 1981b). Es wird angenommen, daß Zn auch im Phloem transportiert wird (Loué 1986). Zn kann während der Seneszenz des Blattes remobilisiert werden (Nable & Loneragan 1984; Hill 1980).

Vorkommen und Funktion in der Pflanze

- 1) Zn kann von Pflanzen im Stoffwechsel nicht weiter oxidiert oder reduziert werden, sondern fungiert als **Komplexbildner** (Clarkson & Hanson 1980).
- 2) Zn enthaltende Enzyme sind die **Alkohol-Dehydrogenase**, die **Superoxid-Dismutase** (Vaughan et al. 1982) und die **Kohlensäure-Anhydrase** (Sandmann & Böger 1983).
- 3) Zink aktiviert eine breite Palette von Enzym-Reaktionen, darunter die **CO₂-Fixierung**, die **Stärkesynthese** (Marschner 1990), die **Protein-Synthese** (Falchuk et al. 1977) sowie die **Tryptophan- und Indolessigsäure-Synthese** (Tsui 1948; Salami & Kenefick 1970).

Mangelerscheinungen, eventuelle toxische Wirkungen

Zn-Mangel ist auf carbonathaltigen Böden verbreitet (Forno et al. 1975; Dogar & van Hai 1980). Mangelsymptome können aber unter reduzierenden Bedingungen, in Ionenkonkurrenz mit Mn und Fe (Scheffer & Schachtschabel 1992), in stark verwitterten, sauren sowie sandigen Böden auftreten (Bergmann 1988; Marschner 1990). Mangelsymptome äußern sich in verkürzten Internodien und verkleinerten Blättern bei Konzentrationen unter ca. 20 mg/kg TG im Blatt (Bergmann 1988). Zn-Mangel macht sich durch Chlorosen und Nekrosen bemerkbar (Bergmann 1988). Die Zn-Festlegung in der Wurzel ist eine Form physiologischen Zn-Mangels, der durch P-Toxizität hervorgerufen werden kann (Burleson & Page 1967; Trier & Bergmann 1974).

Toxische Wirkungen treten bei > 400 mg/kg TG im Blatt auf, z. B. in Form von Chlorosen bei jungen Blättern (Woolhouse 1983).

Besonderheiten

Bei Infektion durch VA-Mykorrhiza wird eine bessere Zn-Aufnahme beobachtet (Pairunan et al. 1980; Lambert et al. 1979).

2.4 Verwitterungsvorgänge unter Berücksichtigung des tropischen Klimas

Nach Scheffer & Schachtschabel (1992) lässt sich physikalische, chemische und biochemische Verwitterung unterscheiden:

- 1) Unter physikalischer Verwitterung versteht man Einwirkungen wie Druckentlastung, Temperatur, Eis- und Salzsprengung, sowie Wurzeldruck, Quellung, Schrumpfung und gegenseitige mechanische Belastung der Gesteine.
- 2) Die chemische Verwitterung umfaßt eine Reihe von chemischen Prozessen an der Oberfläche von Gesteinen und Mineralen, die sich folgendermaßen unterscheiden lassen:
 - a) **Hydratation** (Übergang eines Minerals in seine wäßrige Verwitterungslösung);
 - b) **Hydrolyse bzw. Protolyse** (Die Hydrolyse wird durch niedrigen pH-Wert und höhere Temperatur gesteigert, das heißt, die Auswirkungen sind im Flachlandregenwald stärker als im Bergregenwald);
 - c) **Oxidation** (die positive Ladung der Minerale nimmt zu, und zum Ladungsausgleich verlassen Kationen das Mineral und werden als schwerlösliche Oxide ausgefällt; z. B. bei Fe^{2+} und Mn^{2+});
 - d) **Komplexbildung** (Metalle werden der Gleichgewichtslösung entzogen und fördern damit die Verwitterung).
- 3) Die biochemische Verwitterung erfolgt durch biologisch produzierte organische Säuren, Kohlensäure sowie Ausscheidungen von Protonen, Chelatbildnern usw. aus der Pflanzenwurzel.

Leaching (= Auswaschung):

Der Begriff "Leaching" wird im Zusammenhang mit Verwitterung gebraucht. Im Prinzip handelt es sich um den Vorgang der Hydrolyse und um biochemische Verwitterung.

Die Kohlensäure, die bei biologischen Prozessen im Boden entsteht, bindet Kationen, die durch Protonen aus den Bindungsplätzen im Boden verdrängt werden, und die Kationen werden so durch hohe Niederschläge aus den oberen Bodenschichten gewaschen (Jordan 1985).

Die Protonen entstehen in verschiedenen chemischen Reaktionen:

- bei der Bildung von Kohlensäure und organischen Säuren während der mikrobiellen Oxidation von Biomasse und bei der Wurzelatmung,
- bei der Abgabe von Protonen durch die Pflanzenwurzel für die Kationenaufnahme,
- bei der Oxidation von NH_4^+ zu NO_3^- ,
- bei der Oxidation von löslichen Fe^{2+} - und Mn^{2+} -Ionen und von Fe-Sulfiden.

Protonen können auch mit sauren Niederschlägen eingetragen werden (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Marschner (1990) bezeichnet "Leaching" auch als "Entfernung von Substanzen aus den oberflächlichen Teilen der Pflanzen durch wässrige Lösungen wie Regen, Bewässerung, Reif und Nebel."

Das kann durch:

- a) aktive Sekretion an die Pflanzenoberfläche (z. B. durch Salzdrüsen),
- b) Sekretion durch Guttation,
- c) Verlust über eine beschädigte Blattoberfläche oder auch durch
- d) Auswaschung aus dem Apoplasma von unbeschädigtem Blattgewebe geschehen.

Vor allem die Punkte c) und d) sind von großer ökologischer Bedeutung in tropischen Wäldern (Marschner 1990).

Leaching kann für die Bäume auch von Nutzen sein. Wenn z. B. schlecht remobilisierbare Elemente wie Ca und Mn aus den Blättern in den Boden ausgewaschen werden, können diese Elemente direkt aus dem Boden über die Wurzeln wieder aufgenommen werden ("direct cycling hypothesis" vgl. Kapitel 1). Außerdem können hohe Konzentrationen toxischer Elemente wie Al und Mn in den Blättern durch Auswaschung vermindert werden (Marschner 1990).

3 Methoden

3.1 Artenauswahl

Untersucht wurden die zwei Baumarten *Plinia salticola* (Myrtaceae) und *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae). Diese zwei Arten zeichnen sich vor allem durch ihre Häufigkeit, die einen großen Stichprobenumfang auf verschiedenen Flächen ermöglicht, und ihre relativ geringe Größe aus. Es wurden Bäume zwischen 7 und 15 m Höhe und einem Stammdurchmesser bis 42 cm ausgewählt.

3.2 Versuchsflächen

Die untersuchten Standorte befinden sich auf der Primärwaldfläche und im Bergkammwald nahe der Biologischen Station. Die Standorte (= Reliefstandorte) sollten repräsentativ die Landschaftsformen wiedergeben (Hang, Tal, Kamm).

Primärwald

Alle Reliefstandorte im Primärwald liegen auf der nördlichen Seite des Rio San Lorencito:

- ein Hang (A) nördlich von der Station, nach Süden exponiert
- ein Kamm (K), der sich von Osten nach Westen auf einer Höhe von etwa 1030 NN erstreckt und Hang A mit B verbindet
- ein Hang (B), der sich an K anschließt, ebenfalls südexponiert
- ein Tal (T) westlich von der Station

Bergkammwald

Dieser Wald liegt auf der südlichen Seite des Rio San Lorencito. Die Versuchsfläche im Bergkammwald (S) beginnt ab 970 m Höhe nordöstlich von der Station und erstreckt sich von Nordost nach Südwest.

Auf jeder Versuchsfläche wurden zwischen 3 und 6 Individuen je untersuchter Baumart ausgewählt.

3.3 Sammelzeiten und Stichprobenumfänge

Von Februar bis Juli 1992 wurden in zwei Zeitabschnitten Proben gesammelt, bei denen jeweils Blattproben, Bodenproben und auf jeder Versuchsfläche ein Bodenprofil entnommen wurden. Ein Zeitabschnitt lag in der Trockenzeit (TZ) von März bis Mai, der andere zu Beginn der Regenzeit (RZ) im Juni/Juli. In der Sammelperiode während der Trockenzeit wurden 22 Individuen der Art *E. auriculata* (n_E) und 24 Individuen der Art *P. salticola* (n_P) gesammelt. Die Sammelperiode in der Regenzeit umfaßte etwa die Hälfte der Individuen, von denen bereits in der Trockenzeit Proben gesammelt wurden ($n_E = 10$, $n_P = 12$). An jedem Individuum wurden Bodenproben genommen.

3.4 Bodenproben

3.4.1 Sammelmethoden

Für die Bodenproben wurden, soweit möglich, zwei kleine Gräben um die betreffenden Bäume ausgehoben und dann aus 10 cm, 20 cm und während der zweiten Sammelperiode zusätzlich aus 5 cm Tiefe Proben mit einer Plastikschaufel entnommen. Proben aus gleichen Tiefen wurden je Baumstandort zu Mischproben zusammengefaßt. Zusätzlich wurde auf jedem Reliefstandort in beiden Sammelperioden ein Profil gegraben und Proben aus den einzelnen Horizonten genommen. Von jeder Bodenprobe wurde ein Teil für die pH-Wert-Messung abgezweigt. Das Frischgewicht wurde im Gelände mit einer transportablen Waage (Max. 1000 g) ermittelt. Die Bodenproben wurden dann in Plastiktüten verpackt.

3.4.2 Aufarbeitung der Bodenproben, Messung von pH-Wert und Bodendichte

Die Bodenproben wurden auf Transparentpapier im Trockenraum über Nacht ausgebreitet und am Morgen wieder in Plastiktüten verpackt. Die pH-Wert-Messung wurde an lufttrockenen Proben im Gewichtsverhältnis 1 : 2,5 Erde zu Lösungsmittel durchgeführt. Der pH-Wert wurde parallel in destilliertem Wasser und in 0,1 M KCl-Lösung gemessen. Für die Pflanzen ist der in H_2O gemessene pH-Wert relevant. Der in KCl gemessene pH-Wert ist interessant, um die Versauerung des Bodens beurteilen zu können. Zur groben Bestimmung der Bodendichte wurde 120 ml Bodenprobe in einem Glasbecher abgemessen und anschließend gewogen.

3.4.3 Trocknen

Die Bodenproben wurden eine Woche lang bei 40 °C getrocknet. Nach dem Trocknen wurden die Bodenproben gewogen, gesiebt (≤ 2 mm Korngröße) und vakuumverpackt.

3.5 Blattproben

3.5.1 Sammelmethoden

Wenn die Blätter nicht mit der Hand erreichbar waren, wurde ein selbstgebauter Pflückstab zur Hilfe genommen. Um noch entferntere Blätter zu pflücken, wurden mit Hilfe von Maurerschnur, Steinschleuder und Bleikugeln Äste abgebrochen. Da es keine Möglichkeit gab, im vorhinein die optimale Stichprobengröße zu ermitteln, wurden von *P. salticola* beliebige 30 junge und 30 alte Blätter gesammelt. *E. auriculata* besitzt wenige große Blätter, von denen je 10 entnommen wurden. Junge und alte Blätter bildeten je eine Fraktion. Als junge Blätter wurden endständig austreibende, hellgrüne Blätter bezeichnet. Alte Blätter hingegen waren reife dunkelgrüne Blätter, die sich aber noch nicht im Stadium der Seneszenz befanden. Die Blätter wurden an den Petiolen abgezwickt, die Fraktionen vor Ort auf tragbaren Waagen (Max. 100 bzw. 1000 g) zur Frischgewichtbestimmung gewogen und dann in Plastiktüten verpackt.

3.5.2 Blattverarbeitung

Auf der Station wurden alle Blätter in ionenarmem Quellwasser mit Hilfe einer Zahnbürste gewaschen, um Epiphylle und Staub von den Blattoberflächen zu lösen. Der Epiphyllbewuchs war sehr unterschiedlich, junge Blätter waren im Gegensatz zu den alten meist frei von Epiphyllen. Trotzdem wurden alle Blätter gewaschen, da nicht bekannt war, inwieweit Nährlemente durch diese Behandlung ausgewaschen würden. Die feuchten Blätter wurden zum Trocknen auf Transparentpapier über kleine Heizkästen gelegt. Danach wurden sie luftarm in Plastiktüten verpackt. Während aller Zwischenschritte lagerten sie kühl. Alle verpackten Blätter wurden zum Sterilisieren etwa eine Minute in den geschlossenen Tüten gekocht.

3.5.3 Trocknen

Die Blattproben wurden im Forschungszentrum der Agronomischen Fakultät (Centro de Investigaciones Agronómicas, CIA) in San José bei 70 °C 5 Tage bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Danach wurden das Trockengewicht (TG) auf einer Analysenwaage bestimmt, die Blätter kurz wieder in den Trockenschrank gelegt und die warmen Proben in Plastiktüten vakuumverpackt.

3.6 Transport und Lagerung

Bis zur Abreise nach Deutschland wurden alle Proben trocken gelagert. An der Universität Bielefeld wurden sie dann bei -20 °C eingefroren und kurz vor der Aufarbeitung aufgetaut.

3.7 Analytik

3.7.1 Aufbereitung der Bodenproben

Die Bodenproben wurden direkt in Papiertüten umgefüllt und im Trockenschrank aufbewahrt. Vor der Einwaage wurden die Proben in einem Exsikkator an die Zimmertemperatur angeglichen. Anschließend wurden sie mit 1 M Ammoniumacetat p. a. pH-Wert 7 extrahiert (Perkin-Elmer 1982), um die austauschbaren Kationen zu bestimmen (FAO-Unesco 1990, US-Soil-Taxonomy 1990, Jackson 1962). 5 g TG Boden wurden eingewogen und 50 ml 1 M Ammoniumacetat hinzugegeben (Verhältnis 1:10). Diese Mischung wurde 2 Stunden geschüttelt. Anschließend wurde mit Whatman-Filtern filtriert. Die ersten Milliliter wurden verworfen, um Verunreinigungen durch den Filter zu vermeiden. Das Filtrat wurde bis zur Messung eingefroren.

Extrahierbares Phosphat wurde mit der Calcium-Lactat-Methode (CAL-Methode; Steubing & Fangmeier 1992) extrahiert, ebenfalls mit Whatman-Filtern filtriert und sofort gemessen.

3.7.2 Aufbereitung der Blattproben

In den verfügbaren Schlag- und Kugelmühlen war eine effektive Zerkleinerung der großen Probenmengen nicht möglich. Die Blattproben wurden deshalb in einem großen Porzellanmörser mit Zusatz von flüssigem Stickstoff zermahlen. Das Pulver wurde in Papiertüten verpackt und im Trockenschrank > 20 °C aufbewahrt.

Um den Gesamtgehalt der Elemente zu bestimmen, wurden alle Blattproben mit Hilfe des Teflon-Druckaufschlußverfahrens nach Heinrichs et al. (1986) aufgeschlossen. Dazu wurden ca. 150 mg TG der jeweiligen Fraktion mit einer Analysenwaage eingewogen. Das Blattmaterial wurde mit 2 ml 65%iger HNO₃ p. a. 7 Std. bei 140 °C im Ofen aufgeschlossen. Der Aufschluß wurde anschließend in 13 ml H₂O dest. aufgenommen. Nach jedem Arbeitsschritt wurden die Proben gewogen, damit nach dem Aufschluß die genaue Einwaage des Blattmaterials und das Volumen, in dem das Blattmaterial aufgenommen wurde, errechnet werden konnte. Die Aufschlüsse wurden bis zur Messung eingefroren.

3.7.3 Kationenmessung

Alle Messungen der Kationengehalte in Blättern und Böden wurden mit dem Flammen-Atomabsorptionsspektrometer durchgeführt. Die absoluten Kationengehalte der Blattproben wurden mit Ausnahme der Ca-Messungen mit dem Gerät "Perkin-Elmer 380" bestimmt. Die austauschbaren Kationen im Boden sowie der Ca-Gehalt der Blätter wurden mit dem "Perkin-Elmer 5100" gemessen. Dazu wurden die von Perkin-Elmer empfohlenen Einstellungen (Wellenlänge, Spaltbreite, Gasverhältnisse usw.) verwendet (Tabelle 3.1).

Tabelle 3.1: Empfohlene Einstellungen von Perkin-Elmer (1977)

Element	λ [nm]	Spalt [Å]	Oxidans	Brenngas
Ca	422,7	20	N_2O	C_2H_2
K	767	20	Luft	C_2H_2
Mg	285	7	Luft	C_2H_2
Mn	279	2	Luft	C_2H_2
Zn	214	7	Luft	C_2H_2

Da die Mg- und K-Konzentrationen der Blätter den linearen Konzentrationsbereich weit überschritten, wären mit der herkömmlichen Meßmethode Verdünnungen größer 1:100 notwendig gewesen, wobei Ionisationseffekte und Verdünnungsfehler auftreten könnten. Um solche Fehler zu verringern, wurde statt dessen der Brennerkopf 45° zur Achse des Lichtwegs verstellt. Für diese Meßmethode mußte eine eigene Eichkurve bestimmt werden, um den linearen Bereich zwischen Konzentration und Absorption zu ermitteln. Bei Mg war die Eichkurve bis mindestens 3 mg/l linear und bei K bis mindestens 10 mg/l. In diesem Bereich konnte dann nach Eichung auf einen Standard eine übliche Meßreihe durchgeführt werden.

Nullproben, Verdünnungen und Standardlösungen wurden mit 2%iger Salpetersäure bei den Blattproben bzw. 1 M Ammoniumacetat bei den Bodenproben angesetzt. Alle Standards wurden im linearen Bereich gemessen und die Proben gegebenenfalls verdünnt (Tabelle 3.2). Alle Proben innerhalb einer Meßreihe wurden mit der gleichen Verdünnung gemessen. So ist trotz eventueller Ionisationseffekte und Verdünnungsfehler ein direkter Vergleich der Meßwerte möglich. Außerdem wurden alle Messungen für ein Element an einem Tag durchgeführt.

Die Zn-Konzentrationen der Bodenproben lagen alle nahe der Nachweisgrenze.

Tabelle 3.2: Konzentration der Standardlösungen und Probenverdünnungen mit Brennerkopf in 45°-Position gemessen

Element	Blattproben Standard [mg/l]	Verdünnung	Bodenproben Standard [mg/l]	Verdünnung
Ca	5	1:50	6	1:11
K	4*	1:50	4	1:11
Mg	2*	1:25	0,4	1:11
Mn	2	1:5	2	1:11
Zn	1	-	1	-

3.7.4 Photometrische Phosphatmessung

Bodenproben

Das verfügbare Phosphat in den Bodenproben wurde mit der Calcium-Lactat-(CAL)-Methode bestimmt (Steubing & Fangmeier 1992). Als Eichlösung wurde KH_2PO_4 (240 mg/l) benutzt. Die Einwirkungsdauer des Färbereagenzes betrug genau 5 min, eine längere Einwirkungsdauer führte zu Absorptionsverringerungen. Die Nullprobe bestand aus Extraktionslösung und Färbereagenz. Die Nullprobe besaß schon eine gelbe Farbe und somit Eigenabsorption.

Blattproben

Für die Phosphatmessung wurden die Aufschlüsse aus 3.7.2 verwendet.

Zur Messung des anorganischen Gesamtphosphats (P_a) in den aufgeschlossenen Blattproben wurde ein Test auf anorganisches Phosphat (Taussky & Shorr 1953, von Pistorius modifiziert, pers. Mitt.) benutzt, indem das vorhandene Phosphat mit Ammoniummolybdat blau angefärbt wurde. Eine Verdünnung war nicht notwendig. Die Absorption wurde bei 623 nm gemessen, und als Standard wurde 1 mM K_2HPO_4 -Lösung verwendet. Das Färbereagenz besteht aus je einem Teil der folgenden Lösungen und sieben Teilen $\text{H}_2\text{O}_{\text{dest.}}$:

$$\text{Lsg.1} = 163 \text{ ml } \text{H}_2\text{SO}_4 \text{ konz.} + 837 \text{ ml } \text{H}_2\text{O}_{\text{dest.}} = 3 \text{ M } \text{H}_2\text{SO}_4$$

$$\text{Lsg.2} = 33 \text{ g Ammoniummolybdat} + 490 \text{ ml } 3 \text{ M } \text{H}_2\text{SO}_4$$

$$\text{Lsg.3} = 8 \text{ g } \text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{ H}_2\text{O} + 98 \text{ ml } \text{H}_2\text{O dest.} + 2 \text{ ml } 3 \text{ M } \text{H}_2\text{SO}_4$$

Alle Proben wurden 10 min mit dem Färbereagenz inkubiert. Anschließend konnte die Intensität der blauen Färbung gemessen werden. Der Nullwert war in diesem Falle $\text{H}_2\text{O}_{\text{dest.}}$.

Für die Phosphatmessungen wurde an jedem Meßtag eine neue Eichgerade bestimmt.

Alle Proben wurden wieder eingefroren, wenn sie nicht am folgenden Tag verwendet wurden (ca. -20 °C), und sonst kühl (± 0 °C) aufbewahrt.

3.8 Auswertung

Alle Proben wurden dreimal hintereinander gemessen. Nur P wurde je zweimal pro Probe gemessen. Bei jeder Probe wurde der arithmetische Mittelwert dieser Messungen errechnet. Um die Reproduzierbarkeit der Messungen zu prüfen, wurden zufällig je 10% der Blatt- und Bodenproben ausgewählt und erneut aufgeschlossen bzw. extrahiert. Diese Parallelansätze wurden ebenfalls drei- bzw. bei P zweimal gemessen und anschließend der arithmetische Mittelwert berechnet. Die Parallelansätze wichen weniger als 5% von den vorherigen Ansätzen ab. Für die Auswertung wurden nur Mittelwerte verwendet, deren relative Standardabweichung (RSD) bei Ca, K, Mg, Mn und P $\leq 5\%$ und bei Zn $\leq 10\%$ war (Tabelle 3.3). Die Konzentrationen aller Elemente werden in mg/kg TG angegeben.

Tabelle 3.3: Gesamtanzahl der gemessenen Proben und Anzahl der Proben mit Meßwerten $> 5\%$ bzw. 10% RSD.

Element	Gesamtanzahl der gemessenen Proben		Anzahl der Proben mit Meßwerten $> 5\%$ RSD bzw. bei Zn $> 10\%$ RSD	
	Blätter	Boden	Blätter	Boden
Ca	392	235	2	1
K	389	247	3	4
Mg	390	243	0	0
Mn	389	255	32	1
P	390	218	47	3
Zn	389	253	0	80

3.9 Statistik

Alle Datengruppen wurden zunächst nach Kolmogorov-Smirnov auf Normalverteilung geprüft. Da in keinem Fall Normalverteilung vorlag, wurden ausschließlich die folgenden parameterfreien Tests verwendet (Sachs 1984):

- U-Test von Mann & Whitney,
- H-Test von Kruskall & Wallis,
- Wilcoxon-Test für Paardifferenzen,
- Friedman-Test und
- Spearman-Rangkorrelation.

Sobald mehrere Tests basierend auf dem gleichen Datenmaterial durchgeführt werden, besteht eine erhöhte Wahrscheinlichkeit, daß die Nullhypothese unberechtigt abgelehnt wird (Fehler 1. Art; Sachs 1984). Um solche zufällig signifikanten Ergebnisse zu vermeiden, wurde die sequentielle Bonferroni-Holm-Korrektur (Holm 1978; Rice 1989) durchgeführt. Die Bonferroni-Holm-Korrektur berücksichtigt die Zahl der durchgeführten Tests. Sie ist vor allem dann anzuwenden, wenn mehrere Tests innerhalb einer Fragestellung angewendet werden.

Die nach Bonferroni-Holm zu korrigierenden Irrtumswahrscheinlichkeiten mehrerer Tests werden ihrer Rangfolge nach aufgelistet, die kleinsten Werte zuerst. Sie sind auf dem vorgegebenen Signifikanzniveau α signifikant, wenn

$$p_i \leq \alpha / (1 + k - i)$$

p_i : Irrtumswahrscheinlichkeit des Testergebnisses i in der Rangfolge

α : vorgegebenes Signifikanzniveau, z. B. $\leq 0,05$

k : Anzahl der Tests

i : Rangnummer

Im folgenden wurde α auf $\leq 0,05$ bzw. 5% festgesetzt.

Die Anzahl der Tests k wird im Ergebnisteil an jeder korrigierten Tabelle angegeben.

Ein Beispiel soll das Bonferroni-Holm-Verfahren verdeutlichen:

Frage: Unterscheiden sich die Elementkonzentrationen alter und junger Blätter der beiden Baumarten voneinander?

Die Elementkonzentrationen alter und junger Blätter von je einer Art werden mit dem Wilcoxon-Test für Paardifferenzen miteinander verglichen. Die Frage wird für die zwei Arten und sechs Elemente untersucht. In diesem Fall ist $k = 2*6 = 12$. Das heißt, die kleinste ermittelte Irrtumswahrscheinlichkeit p_1 muß kleiner oder gleich $\alpha/k = 0,05/12 = 0,004$ sein. Die nächstgrößere Irrtumswahrscheinlichkeit p_2 muß dann kleiner sein als $\alpha/(k-1) = 0,05/11 = 0,005$. Wäre $p_2 = 0,006$, so ist p_2 nach Bonferroni-Holm-Korrektur nicht mehr signifikant und damit auch keine der nachfolgenden größeren Irrtumswahrscheinlichkeiten (p_3, p_4, \dots).

4 Ergebnisse

4.1 Elementkonzentrationen in Blatt und Boden

In den Tabellen 4.1 bis 4.5 sind die mittleren Konzentrationen der untersuchten Elemente in den Blatt- und Bodenproben dargestellt. Diese Tabellen bilden die Grundlage für die nachfolgende Auswertung der Meßergebnisse hinsichtlich der Fragestellungen.

Blattproben

Tabelle 4.1: Elementkonzentrationen bei alten und jungen Blättern von *Elaeagia auriculata*: Stichprobengrößen n sowie Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG.

	n_{alt}	n_{jung}	\bar{x}_{alt}	s_{alt}	\bar{x}_{jung}	s_{jung}
Calcium						
Trockenzeit	21	22	6640	2430	4200	1770
Regenzeit	9	10	6720	1970	4500	1860
Kalium						
Trockenzeit	20	22	9760	2950	13070	3670
Regenzeit	10	10	8010	2940	10410	4390
Magnesium						
Trockenzeit	20	22	2660	700	2020	500
Regenzeit	10	10	2930	1030	2080	470
Mangan						
Trockenzeit	19	19	281	107	205	131
Regenzeit	10	10	354	186	232	129
Phosphor						
Trockenzeit	20	22	576	96	750	176
Regenzeit	10	10	525	75	653	205
Zink						
Trockenzeit	20	22	34	8	30	9
Regenzeit	10	10	44	8	22	7

Tabelle 4.2: Elementkonzentrationen bei alten und jungen Blättern von *Plinia salticola*: Stichprobengrößen n sowie Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG.

	n_{alt}	n_{jung}	\bar{x}_{alt}	s	x_{jung}	s
Calcium						
Trockenzeit	21	23	12120	1950	7490	2500
Regenzeit	13	12	11850	2200	8610	2370
Kalium						
Trockenzeit	21	23	5590	1690	9770	2910
Regenzeit	13	12	5200	1830	7510	2970
Magnesium						
Trockenzeit	21	23	2660	440	1880	410
Regenzeit	13	12	2750	750	2130	400
Mangan						
Trockenzeit	21	21	713	252	367	168
Regenzeit	13	12	797	289	452	226
Phosphor						
Trockenzeit	21	23	438	53	617	112
Regenzeit	13	12	430	52	544	115
Zink						
Trockenzeit	19	23	18	3	20	6
Regenzeit	13	12	13	3	15	3

Bodenproben

Tabelle 4.3: Elementkonzentrationen in den Bodenproben aus 5, 10 und 20 cm Tiefe an den Standorten von *Elaeagia auriculata*: Stichprobengrößen n sowie Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG.

	n ₅	n ₁₀	n ₂₀	\bar{x}_5	s	\bar{x}_{10}	s	\bar{x}_{20}	s
Calcium									
Trockenzeit		21	21			190	195	120	86
Regenzeit	10	10	10	373	253	182	166	99	89
Kalium									
Trockenzeit		20	21			67	85	43	57
Regenzeit	10	10	10	127	126	88	90	50	62
Magnesium									
Trockenzeit		20	21			46,6	45,7	26,3	18,9
Regenzeit	10	10	10	100,9	57,6	51,6	37,4	26,3	22,3
Mangan									
Trockenzeit		21	21			12,2	8,2	8,2	5,5
Regenzeit	10	10	10	17,2	10,9	9,6	7,6	5,9	4,4
Phosphor									
Trockenzeit		17	14			26,0	10,6	13,9	4,9
Regenzeit	10	7	7	38,9	12,1	29,5	10,7	19,6	9,8
Zink									
Trockenzeit		12	11			0,40	0,34	0,27	0,20
Regenzeit	10	7	8	0,44	0,31	0,32	0,24	0,21	0,17

Tabelle 4.4: Elementkonzentrationen in den Bodenproben aus 5, 10 und 20 cm Tiefe an den Standorten von *Plinia salticola*: Stichprobengrößen n sowie Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG.

	n ₅	n ₁₀	n ₂₀	\bar{x}_5	s	\bar{x}_{10}	s	\bar{x}_{20}	s
Calcium									
Trockenzeit	-	23	23	-	-	246	450	223	469
Regenzeit	13	13	13	584	807	421	735	317	643
Kalium									
Trockenzeit	-	22	22	-	-	55	42	40	41
Regenzeit	13	12	13	123	104	87	72	58	62
Magnesium									
Trockenzeit	-	23	23	-	-	50,6	69,2	42,8	74,1
Regenzeit	13	13	13	117,4	110,1	82,1	113,7	57,1	99,6
Mangan									
Trockenzeit	-	23	23	-	-	8,9	5,6	6,7	3,8
Regenzeit	13	13	13	5,4	3,6	8,6	5,8	5,4	3,6
Phosphor									
Trockenzeit	-	18	22	-	-	27,9	18,7	15,2	7,7
Regenzeit	13	13	14	36,1	17,3	34,2	18,0	21,3	9,7
Zink									
Trockenzeit	-	19	18	-	-	0,34	0,28	0,27	0,15
Regenzeit	12	12	11	0,40	0,27	0,34	0,25	0,20	0,14

Tabelle 4.5: Elementkonzentrationen in den Bodenhorizonten H1 bis H5, ermittelt in der Trockenzeit: Stichprobengrößen n sowie Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG. Die einzelnen Meßwerte (außer Zn) sind in den Abbildungen 4.1, 4.3, 4.5, 4.7 und 4.9 dargestellt.

	n _{H1}	x _{H1}	s	n _{H2}	x _{H2}	s	n _{H3}	x _{H3}	s	n _{H4}	x _{H4}	s	n _{H5}	x _{H5}	s
Calcium	5	1000	399	5	384	498	5	80	58	5	13	28			35
Kalium	4	272	218	5	118	158	5	56	70	4	39	49			21
Magnesium	5	190	74	5	85	98	5	22	18	5	15	8			13
Mangan	5	28	6	5	11	6	5	7	5	5	4	2			3
Phosphor	4	37	15	5	25	7	2	16	8	5	8	2			8
Zink	5	0,46	0,21	5	0,23	0,12	2	0,50	0,35	2	0,38	0,16			

4.2 Auswertung der Bodenproben

4.2.1 Vergleich der Standorte von *E. auriculata* und *P. salticola*

Da zu erwarten ist, daß die Pflanzenwurzeln hauptsächlich aus den obersten Bodenschichten Nährstoffe aufnehmen (Kap. 1), wurden zur Beantwortung dieser Frage nur die Bodenproben aus 10 cm (Trocken- und Regenzeit) und 5 cm (Regenzeit) Tiefe herangezogen. Die Ergebnisse zeigen, daß sich die Böden der Standorte von *P. salticola* und *E. auriculata* im Hinblick auf die Konzentrationen der untersuchten Elemente nicht unterscheiden (Tabelle 4.6). Für die weitere Auswertung (Abschnitt 4.2.2 bis 4.2.4) wurden deshalb die Ergebnisse von beiden Standorten zusammengefaßt.

Tabelle 4.6: Vergleich der Elementkonzentrationen im Boden zwischen den Baumstandorten *P. salticola* und *E. auriculata* in der Trocken- und Regenzeit. Irrtumswahrscheinlichkeit p im U-Test nach Mann & Whitney; $k = 18$; ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 4.3 und 4.4).

	10 cm Tiefe	5 cm Tiefe ¹
Calcium		
Trockenzeit	$p = 0,934$ ns	
Regenzeit	$p = 0,926$ ns	$p = 0,852$ ns
Kalium		
Trockenzeit	$p = 0,242$ ns	
Regenzeit	$p = 0,742$ ns	$p = 0,901$ ns
Magnesium		
Trockenzeit	$p = 0,981$ ns	
Regenzeit	$p = 0,852$ ns	$p = 0,804$ ns
Mangan		
Trockenzeit	$p = 0,093$ ns	
Regenzeit	$p = 0,756$ ns	$p = 0,385$ ns
Phosphor		
Trockenzeit	$p = 0,843$ ns	
Regenzeit	$p = 0,721$ ns	$p = 0,620$ ns
Zink		
Trockenzeit	$p = 0,746$ ns	
Regenzeit	$p = 0,642$ ns	$p = 0,742$ ns

¹In der Trockenzeit wurden keine Bodenproben aus 5 cm Tiefe gesammelt.

4.2.2 Konzentrationsverlauf in der Tiefe

Diese Frage wurde sowohl bei den Böden der Baumstandorte als auch bei den Bodenprofilen untersucht. In den Böden der Baumstandorte nimmt die Konzentration aller gemessener Elemente deutlich von 5 über 10 nach 20 cm Tiefe ab (Tabelle 4.7).

Tabelle 4.7: Konzentration der 6 Elemente in verschiedenen Bodentiefen, Standorte beider Baumarten zusammengefaßt. Irrtumswahrscheinlichkeit p im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen für die Trockenzeit (10 und 20 cm Tiefe) und im Friedman-Test für die Regenzeit (5, 10 und 20 cm Tiefe); $k = 12$; * = signifikant ($p \leq 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 8.1a, b und c im Anhang).

Elemente	10 bis 20 cm Tiefe, Trockenzeit	5 bis 20 cm Tiefe, Regenzeit
Ca	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
K	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Mg	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Mn	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
P	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Zn	$p = 0,008$ *	$p < 0,001$ *

In den Bodenprofilen (Tabelle 4.5) ist eine Konzentrationsabnahme von Horizont 1 bis 4 bzw. 5 zu beobachten, was mit dem Befund bei den Bodenproben der Baumstandorte in Einklang steht. Signifikant sind die Konzentrationsabnahmen der Elemente Ca, K, Mg und Mn (Tabelle 4.8, Abb. 4.1 bis 4.8 im Abschnitt 4.2.3). Bei P ist ein ähnlicher Trend zu sehen (Abb. 4.9 und 4.10 im Abschnitt 4.2.3), allerdings ist hier die Konzentrationsabnahme nicht signifikant, was vermutlich auf eine zu kleine Stichprobe zurückzuführen ist. Wie in Tabelle 4.8 zu sehen ist, sind die statistisch signifikanten Stichproben für die K- und P-Konzentrationen in den Bodenprofilen kleiner als bei den anderen Elementen, da einige Horizonte aufgrund der hohen Streuung bei der Messung ($> 5\% \text{ RSD}$) für diese Elemente nicht berücksichtigt werden konnten. Die Stichprobe von Zn wurde dadurch sogar zu klein für eine statistische Auswertung. Die hohe Streuung der Zn-Meßwerte ($> 10\% \text{ RSD}$) ist auf die Messung an der Nachweisgrenze für Zn zurückzuführen.

Die Konzentrationen der Elemente in den Bodenprofilen bewegen sich in den gleichen Größenordnungen wie bei den Baumstandorten (vgl. Tabelle 4.5 mit Tabelle 8.1a, b und c im Anhang). Die Bodenproben aus 5 cm Tiefe entsprechen dem Übergang zwischen Horizont 1 und 2, die Bodenproben aus 10 cm Tiefe dem Übergang zwischen Horizont 2 und 3 und die Bodenproben aus 20 cm Tiefe dem Horizont 3. Die Beschreibung der Horizonte einschließlich der Tiefenangabe und Textur sind im Anschluß an diese Frage im Abschnitt "Profilbeschreibung" in den Tabellen 4.9a-e zu finden.

Tabelle 4.8: Untersuchung der Konzentrationsabnahme der 6 Elemente in den Horizonten der Bodenprofile. Irrtumswahrscheinlichkeit p im Friedman-Test für die Trockenzeit; $k = 10$; * = signifikant ($p \leq 0,05$) und ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 4.5).

Elemente	berücksichtigte Horizonte	n Profile	
Ca	1, 2, 3, 4	5	0,003 *
K	1, 2, 3, 4	4	0,007 *
Mg	1, 2, 3, 4	5	0,004 *
Mn	1, 2, 3, 4	5	0,003 *
P	1, 2, 4	4	0,018 ns
Zn			

Profilbeschreibung

In den Tabelle 4.9a-e werden die untersuchten Bodenprofile beschrieben. Von drei Profilen (A, B und S) wurden vom Agronomieinstitut (CIA) der Universität von Costa Rica (UCR) Texturanalysen nach der US-amerikanischen Nomenklatur (US-Soil-Taxonomy) durchgeführt. Da die Korngrößenfraktionen der in Deutschland gebräuchlichen Nomenklatur (DIN 4220) mit der US-amerikanischen Nomenklatur vergleichbar sind (vgl. Kasten), konnte anhand der prozentualen Angaben der Sand-, Schluff- und Tonfraktionen die Bezeichnung nach DIN 4220 beigefügt werden (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Gegenüberstellung der deutschen und amerikanischen Nomenklatur (in Klammern ist die spanische Bezeichnung beigefügt):

DIN 4220:	US-Soil-Taxonomy:
Sand 63-2000 μm ,	sand (<i>arena</i>) 50-2000 μm ,
Schluff 2-63 μm	silt (<i>limo</i>) 2-50 μm ,
Ton < 2 μm	clay (<i>arcilla</i>) < 2 μm

Tabelle 4.9:

Die Bodenfraktionen < 2 mm Korngröße, nämlich Sand, Schluff und Ton, werden nach der US-Nomenklatur in % und darunter in der Bezeichnung nach DIN 4220 angegeben (Scheffer & Schachtschabel 1992). Teilweise weichen die Befunde in der Trockenzeit (TZ) und Regenzeit (RZ) leicht voneinander ab, da die zweite Probenentnahme nicht an exakt denselben Stellen durchgeführt werden konnte. Die punktierte Linie stellt die Bodenoberfläche dar.

a) Profil A (mit Texturanalyse)

Horizont	Tiefe TZ	Tiefe RZ	Sand	Schluff	Ton [%]	Beschreibung
			DIN 4220			
0	1,5-2	1-2	-			verrottende Blätter, Äste, feines weitverbreitetes Wurzelgeflecht
1	1,5	3	84	14	2	fast schwarz, locker, viele Feinwurzeln
2	7-9	15	82	26	2	dunkel, locker, viele Feinwurzeln, (RZ: klebrig, feucht)
3	17-19	29-33	89	9	2	etwas heller, geringere Feinwurzeldichte, auch dicke Wurzeln
4	>19	45-46	89	9	2	braun, wenige Steine, kräftige Wurzeln
5	-	>46	67	11	22	hellbraun, Klumpen, lehmig, auch größere Steine

b) Profil B (mit Texturanalyse)

Horizont	Tiefe TZ [cm]	Tiefe RZ [cm]	Sand	Schluff	Ton [%]	Beschreibung
			DIN 4220			
0	1,5-2	1-2	-			verrottende Blätter, Äste, feines Wurzelgeflecht
1	1,5-2	3	86	11	3	fast schwarz, locker, viele Feinwurzeln
2	7-9	10	87	11	2	dunkel, feuchter, Feinwurzeln, (RZ: klebrig, feucht)
3	20-23	23-25	79	19	2	etwas heller, feucht, klebriger, geringere Feinwurzeldichte, auch dicke Wurzeln
4	60	62-65	78	19	3	braun, lehmig, keine Steine
5	-	>65	74	18	8	hellbraun, Klumpen, lehmig, auch größere Steine

c) Profil K

Horizont	Tiefe TZ [cm]	Tiefe RZ [cm]	Beschreibung
0	1-1,5	2	verrottende Blätter, Äste, Laub, feines Wurzelgeflecht
1	2	3-4	fast schwarz, locker, viele Feinwurzeln, (RZ: feucht)
2	14-15	11-13	fast schwarz, feuchter, viele Feinwurzeln, (RZ: klebrig, feucht)
3	24-26	22-26	braun, feucht, klebriger, geringere Feinwurzeldichte, weniger Wurzeln
4	>26	42-46	braun, lehmig, keine Steine, dicke Wurzeln (RZ: körnig, weniger fest wie H5)
5	-	>46	hellbraun, Klumpen, lehmig, auch größere Steine (RZ: klumpig, dicht, feucht)

d) Profil S (mit Texturanalyse)

Horizont	Tiefe TZ [cm]	Tiefe RZ [cm]	Sand	Schluff	Ton [%]	DIN 4220	Beschreibung
0	0,5-1	2	-	-	-	-	verrottende Blätter, Äste, Laub, feines Wurzelgeflecht
1	2,5	3-4	78	20	2	schluffiger Sand	fast schwarz, locker, viele Feinwurzeln
2	7-9	9-10	89	8	3	sandig	dunkelbraun, viele Feinwurzeln
3	18-20	19-20	87	12	1	sandig	braun, lehmig, geringere Feinwurzeldichte, weniger Wurzeln
4	50	33-34	65	17	18	lehmiger Sand	braun, lockerer, keine Steine, dicke Wurzeln
5	>50	>34	57	20	23	lehmiger Sand	hellbraun, Klumpen, klebrig, größere Steine, weniger Wurzeln als bei H4

e) Profil T

Horizont	Tiefe TZ [cm]	Tiefe RZ [cm]	Beschreibung
0	1-2	2	verrottende Blätter, Äste, Laub, feines Wurzelgeflecht
1	1-2	3-4	fast schwarz, klebrig (RZ: naß), locker, viele Feinwurzeln
2	6-9	6-7	locker, kleine Steine, (RZ: klebrig, naß), dunkelbraun, auch rötlich, dicke und feine Wurzeln
3	22-26	22-24	braun, klebrig, (RZ: naß), dickere Steine, geringere Feinwurzeldichte,
4	>26	>24	hell, locker, viele Kieselsteinchen

4.2.3. Vergleich der Reliefstandorte

Im Vergleich der Reliefstandorte ist die höchste Konzentration von Ca, K, Mg und Mn in Bodenproben aus dem Tal (T) zu finden (Tabelle 4.10a-d). Es folgen mit deutlichem Abstand die Konzentrationen an den Hängen A, B und auf der Fläche S, und die geringsten Konzentrationen finden sich schließlich auf dem Kamm der Primärwaldfläche (K). Bei den P-Konzentrationen ist die Situation genau umgekehrt (Tabelle 4.10e), auf dem Kamm sind die höchsten und im Tal die niedrigsten Werte gemessen worden. Die Unterschiede zwischen den Standorten sind bei diesen Elementen überwiegend statistisch signifikant (Tabelle 4.11). Bei Zn gibt es keinen einheitlichen Trend. Daher lassen sich hier auch keine statistischen Unterschiede feststellen; vermutlich, weil die gemessenen Werte stark streuen.

Tabelle 4.10: Elementkonzentration in mg/kg TG an den verschiedenen Reliefstandorten in der Trockenzeit (10 cm) und Regenzeit (5 und 10 cm). Angegeben sind Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n.

a) Ca

Standort	TZ n	\bar{x} 10 cm	s	RZ n	\bar{x} 10 cm	s	RZ n	\bar{x} 5 cm	s
A	14	122	81	8	153	99	8	251	126
B	10	172	164	-	-	-	-	-	-
K	4	44	21	4	44	16	4	132	95
S	11	111	46	6	123	60	6	339	160
T	5	896	733	5	1032	958	5	1350	945

b) K

Standort	TZ n	\bar{x} 10 cm	s	RZ n	\bar{x} 10 cm	s	RZ n	\bar{x} 5 cm	s
A	13	44	41	7	63	58	8	82	35
B	9	48	21	-	-	-	-	-	-
K	4	31	8	4	35	4	4	56	11
S	11	42	8	6	54	14	6	81	24
T	5	194	112	5	204	73	5	300	124

c) Mg

Standort	TZ n	\bar{x} 10 cm	s	RZ n	\bar{x} 10 cm	s	RZ n	\bar{x} 5 cm	s
A	14	36	30	8	41	28	8	74	34
B	9	25	9	-	-	-	-	-	-
K	4	20	8	4	21	6	4	49	26
S	11	41	22	6	43	12	6	100	43
T	5	167	107	5	182	145	5	229	124

d) Mn

Standort	TZ	10 cm		RZ	10 cm		RZ	5 cm	
	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s
A	14	8,9	3,6	8	8,7	5,6	8	13,99	5,19
B	10	8,9	5,0	-	-	-	-	-	-
K	4	3,3	0,6	4	2,9	0,5	4	5,07	2,46
S	11	10,4	3,4	6	6,9	1,9	6	13,32	6,24
T	5	23,7	11,31	5	16,94	7,1	5	23,83	11,54

e) P

Standort	TZ	10 cm		RZ	10 cm		RZ	5 cm	
	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s
A	10	20,4	6,2	6	25,0	3,8	8	29,3	8,2
B	7	24,6	11,9	-	-	-	-	-	-
K	4	50,3	25,8	4	53,4	16,1	4	57,1	11,1
S	10	31,3	10,3	6	36,6	10,7	6	46,7	6,6
T	4	13,4	4,4	4	16,8	5,0	5	23,1	8,0

f) Zn

Standort	TZ	10 cm		RZ	10 cm		RZ	5 cm	
	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s
A	8	0,29	0,34	7	0,20	0,08	8	0,43	0,32
B	7	0,52	0,38	-	-	-	-	-	-
K	3	0,21	0,24	3	0,76	0,32	4	0,64	0,35
S	9	0,27	0,16	6	0,31	0,12	6	0,37	0,24
T	4	0,57	0,18	3	0,26	0,09	4	0,26	0,07

Tabelle 4.11: Reliefstandortvergleich der Elementkonzentrationen in den Bodenproben, getrennt nach Tiefe und Jahreszeit. Irrtumswahrscheinlichkeit p im H-Test nach Kruskall & Wallis; $k = 18$; * = signifikant ($p \leq 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 4.10a-f).

Element	10 cm Tiefe, Trockenzeit	10 cm Tiefe, Regenzeit	5 cm Tiefe, Regenzeit
Ca	$p = 0,005$ *	$p = 0,003$ *	$p = 0,004$ *
K	$p = 0,002$ *	$p = 0,007$ *	$p = 0,003$ *
Mg	$p = 0,004$ *	$p = 0,019$ ns	$p = 0,016$ ns
Mn	$p = 0,002$ *	$p = 0,004$ *	$p = 0,014$ ns
P	$p = 0,002$ *	$p = 0,002$ *	$p < 0,001$ *
Zn	$p = 0,123$ ns	$p = 0,030$ ns	$p = 0,166$ ns

Was die Bodenprofile betrifft, so hebt sich bei Ca, K und Mg das Profil aus dem Tal mit den höchsten Elementkonzentrationen in den Horizonten 1 bis 4 von den Profilen der anderen Reliefstandorte ab (Abb. 4.1 bis 4.6). Zusammenfassend kann man sagen, daß die Konzentrationen dieser Elemente deutlich von Horizont 1 an zu den tieferen Horizonten hin abnehmen (vgl. Abschnitt 4.2.2) und außerdem die Konzentrationen in der Regenzeit etwas niedriger sind als in der Trockenzeit. Bei Mn zeigt sich der gleiche Trend (Abb. 4.7 und 4.8). Nur liegen hier die einzelnen Werte so dicht beieinander, daß es nicht möglich ist, eine klare Aussage über Konzentrationsunterschiede zwischen den Reliefstandorten zu treffen. Außerdem deutet sich in der Regenzeit eine etwas höhere Mn-Konzentration als in der Trockenzeit an. Im Gegensatz zu den genannten Kationen ist die höchste P-Konzentration auf dem Kamm zu finden (Abb. 4.9 und 4.10). Die Ergebnisse dieser fünf Elemente von den Bodenproben der Profile bestätigen die Befunde von den Bodenproben der Baumstandorte. Der Verlauf der Zn-Konzentration ist nicht abgebildet, da die Streuung aufgrund der Messung an der Nachweisgrenze für Zn zu groß ist und daher eine zuverlässige Aussage nicht möglich ist.

Bei den Abbildungen 4.1 bis 4.10 ist zu berücksichtigen, daß die Konzentrationen in den Horizonten durch Einzelwerte repräsentiert werden. Eine Standardabweichung läßt sich daher nicht angeben.

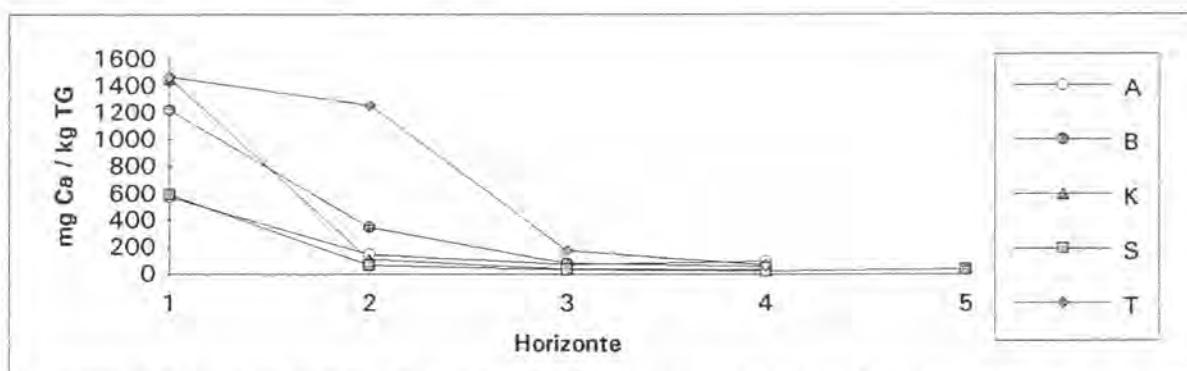


Abb. 4.1: Ca-Konzentration in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Trockenzeit

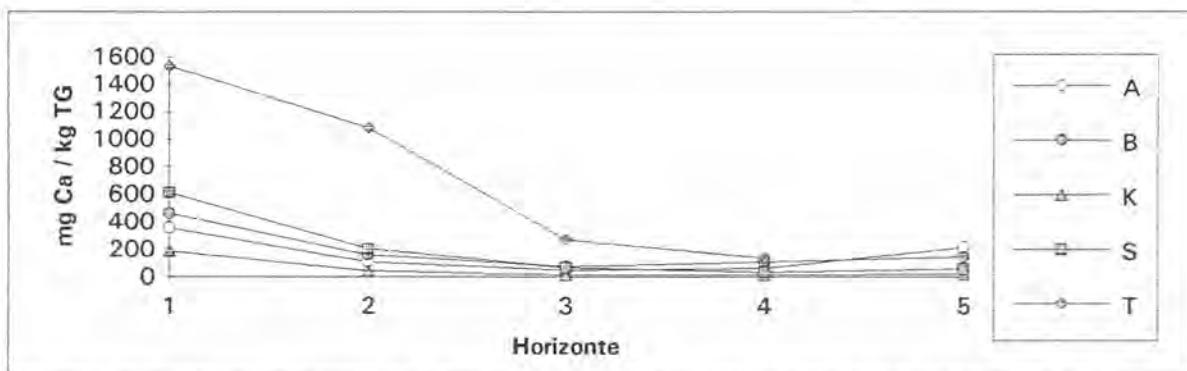


Abb. 4.2: Ca-Konzentrationen in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Regenzeit

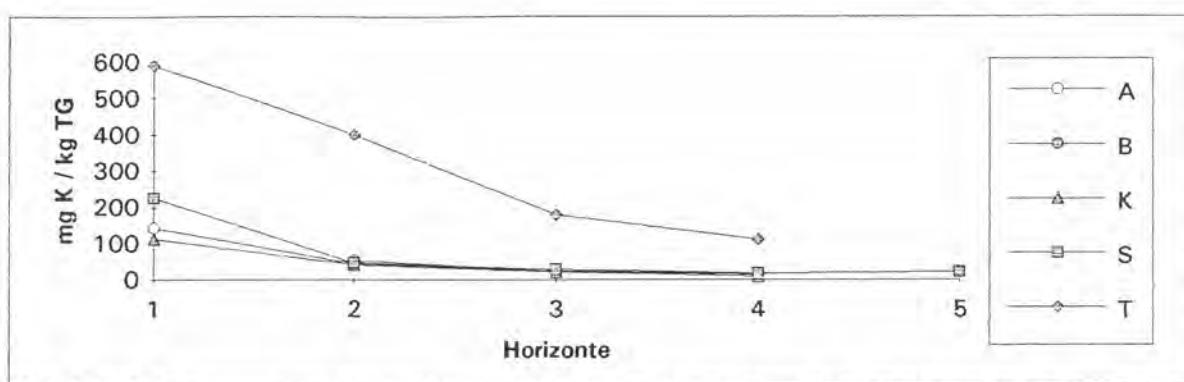


Abb. 4.3: K-Konzentrationen in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Trockenzeit

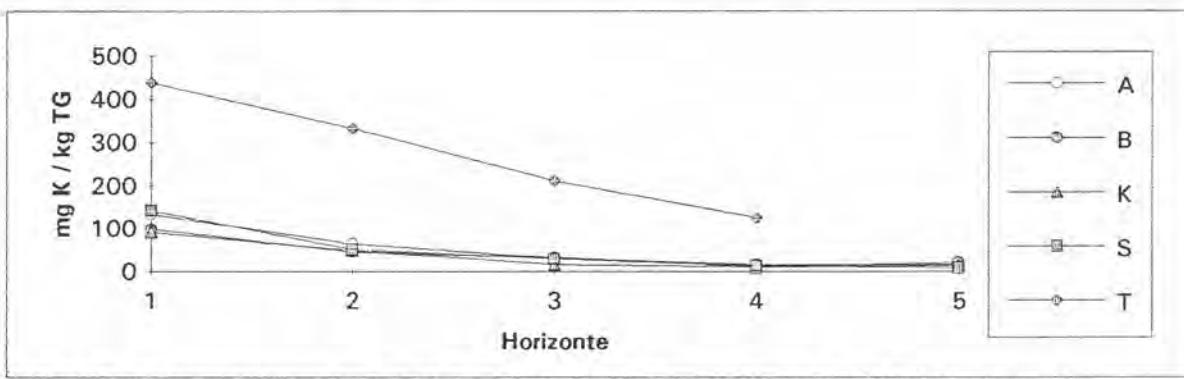


Abb. 4.4: K-Konzentrationen in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Regenzeit

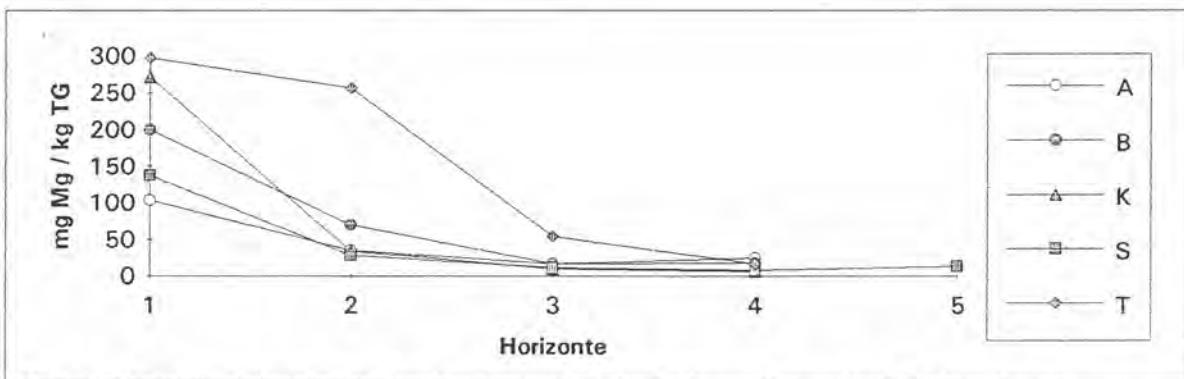


Abb. 4.5: Mg-Konzentrationen in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Trockenzeit

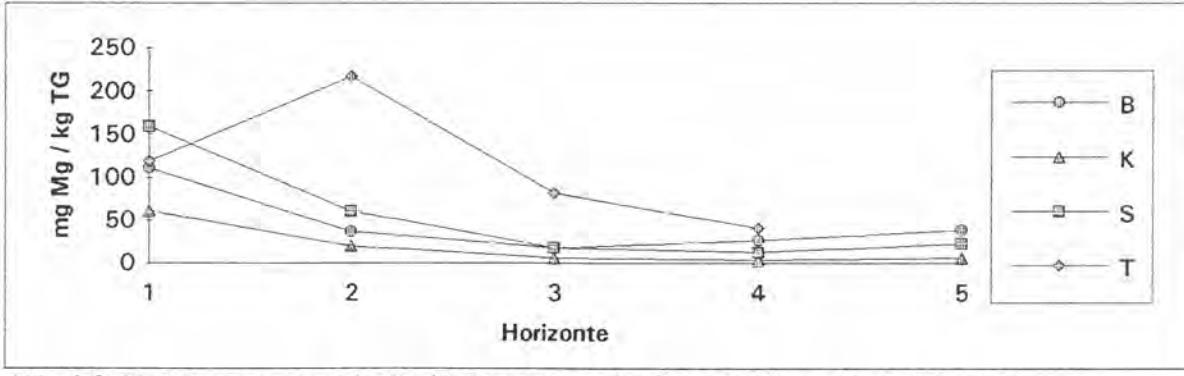


Abb. 4.6: Mg-Konzentrationen in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Regenzeit

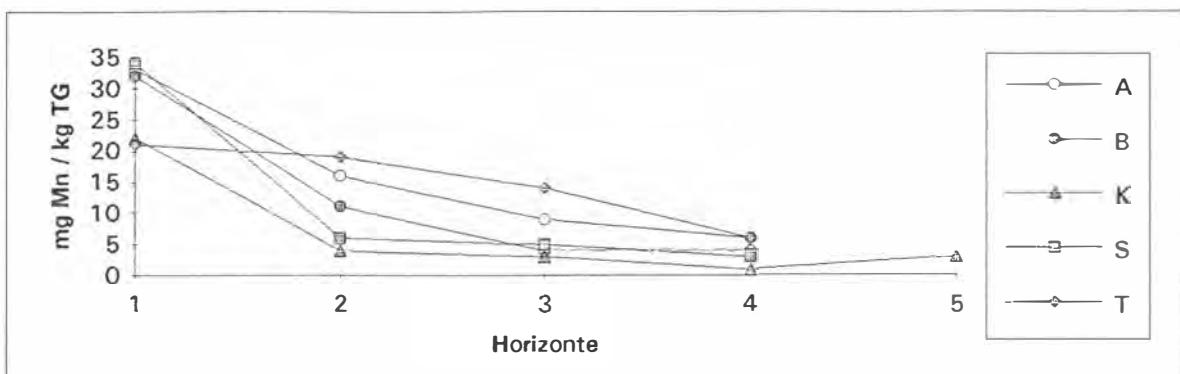


Abb. 4.7: Mn-Konzentrationen in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Trockenzeit

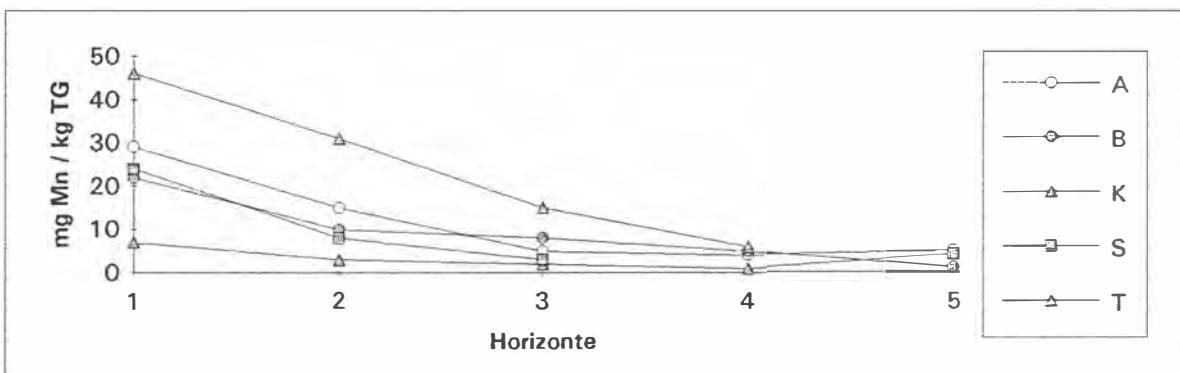


Abb. 4.8: Mn-Konzentrationen in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Regenzeit

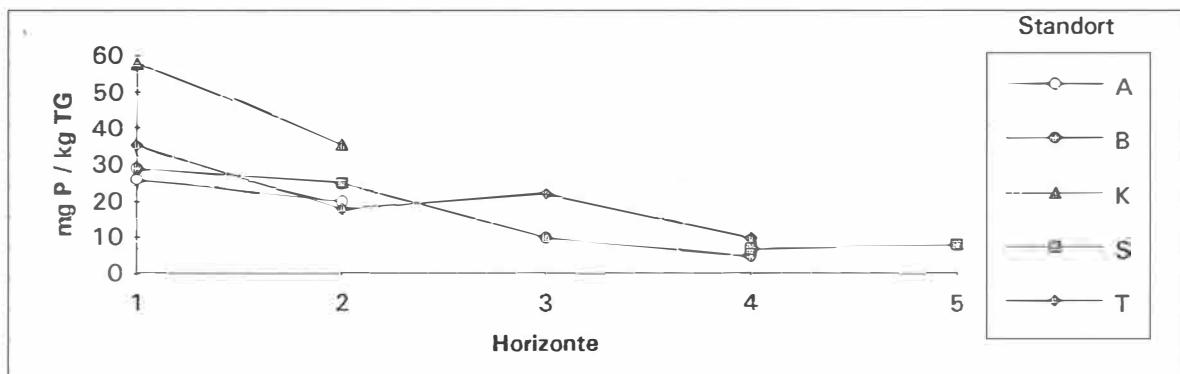


Abb. 4.9: P-Konzentration in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Trockenzeit

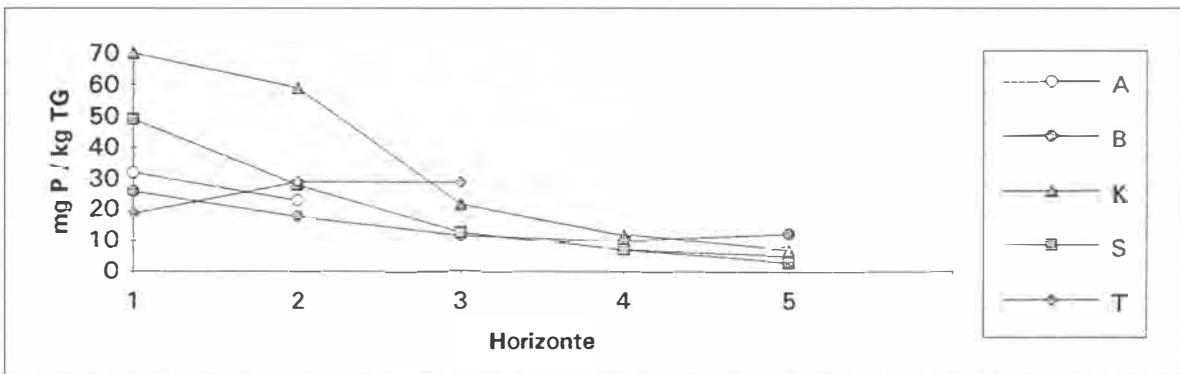


Abb. 4.10: P-Konzentration in den Horizonten 1-5 der Bodenprofile an den Reliefstandorten A, B, K, S und T in der Regenzeit

4.2.4 Vergleich zwischen den Jahreszeiten

Konzentrationsunterschiede zwischen Trocken- und Regenzeit waren bei keinem Element so deutlich wie bei Mn zu sehen (Tabelle 4.12). Die Mn-Konzentrationen sind in der Trockenzeit etwas höher als in der Regenzeit.

Tabelle 4.12: Vergleich der Konzentrationen der untersuchten Elemente zwischen Trocken- und Regenzeit in 10 und 20 cm Tiefe. Irrtumswahrscheinlichkeit p im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen; $k = 12$; * = signifikant ($p \leq 0,05$) und ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 8.2 im Anhang).

Element	10 cm Tiefe	20 cm Tiefe
Ca	$p = 0,073$ ns	$p = 0,378$ ns
K	$p = 0,011$ ns	$p = 0,322$ ns
Mg	$p = 0,323$ ns	$p = 0,761$ ns
Mn	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
P	$p = 0,322$ ns	$p = 0,006$ ns
Zn	$p = 0,312$ ns	$p = 0,091$ ns

4.2.5 pH-Werte

In den folgenden Tabellen sind die arithmetischen Mittelwerte der pH-Werte getrennt nach den Baumstandorten von *Elaeagia auriculata* und *Plinia salticola* sowie verwendeten Reagenzien H₂O und 0,1 M KCl aufgelistet.

Tabelle 4.13: pH-Werte gemessen in Wasser an Standorten von *Elaeagia auriculata* in der Trockenzeit (TZ) und Regenzeit (RZ): Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n.

Tiefe	n _{TZ}	$\bar{x}_{TZ} \pm s$	n _{RZ}	$\bar{x}_{RZ} \pm s$
5 cm	-	-	10	5,2 ± 0,1
10 cm	23	5,2 ± 0,2	10	5,1 ± 0,1
20 cm	23	5,2 ± 0,2	10	5,1 ± 0,1

Tabelle 4.14: pH-Werte gemessen in 0,1 M KCl an Standorten von *Elaeagia auriculata* in der Trockenzeit (TZ) und Regenzeit (RZ): Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n.

Tiefe	n _{TZ}	$\bar{x}_{TZ} \pm s$	n _{RZ}	$\bar{x}_{RZ} \pm s$
5 cm	-	-	10	4,3 ± 0,1
10 cm	23	4,5 ± 0,2	10	4,4 ± 0,2
20 cm	23	4,5 ± 0,3	10	4,5 ± 0,4

Tabelle 4.15: pH-Werte gemessen in Wasser an Standorten von *Plinia salticola* in der Trockenzeit (TZ) und Regenzeit (RZ): Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n.

Tiefe	n _{TZ}	$\bar{x}_{TZ} \pm s$	n _{RZ}	$\bar{x}_{RZ} \pm s$
5 cm	-	-	12	5,2 ± 0,3
10 cm	24	5,2 ± 0,3	12	5,2 ± 0,3
20 cm	24	5,2 ± 0,3	12	5,2 ± 0,3

Tabelle 4.16: pH-Werte gemessen in 0,1 M KCl an Standorten von *Plinia salticola* in der Trockenzeit (TZ) und Regenzeit (RZ): Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n.

Tiefe	n _{TZ}	$\bar{x}_{TZ} \pm s$	n _{RZ}	$\bar{x}_{RZ} \pm s$
5 cm	-	-	12	4,3 ± 0,2
10 cm	24	4,4 ± 0,2	12	4,4 ± 0,2
20 cm	24	4,6 ± 0,3	12	4,6 ± 0,2

Baumstandorte

Im folgenden werden die pH-Werte der Bodenproben getrennt nach verwendeten Reagenz untersucht und die Ergebnisse mit "H₂O" und "KCl" in den Tabellen kenntlich gemacht.

a) Die pH-Werte von *P.-salticola*- und *E.-auriculata*-Standorten unterscheiden sich nicht von einander (Tabellen 4.17 und 4.18). In der weiteren Auswertung werden sie daher zusammengefaßt.

Tabelle 4.17: Vergleich der pH-Werte zwischen den *P.-salticola*- und den *E.-auriculata*-Standorten in der Trockenzeit, Irrtumswahrscheinlichkeit p im U-Test nach Mann & Whitney; k = 10; ns = nicht signifikant (p > 0,05) nach Bonferroni-Holm (pH-Werte in Tabelle 4.13 bis 4.16).

Tiefe	n _{H₂O}	H ₂ O	n _{KCl}	KCl
10 cm	23	p = 0,949 ns	24	p = 0,425 ns
20 cm	23	p = 0,966 ns	24	p = 0,469 ns

Tabelle 4.18: Vergleich der pH-Werte zwischen den *P.-salticola*- und den *E.-auriculata*-Standorten in der Regenzeit, Irrtumswahrscheinlichkeit p im U-Test nach Mann & Whitney; k = 10; ns = nicht signifikant (p > 0,05) nach Bonferroni-Holm (pH-Werte in Tabelle 4.13 bis 4.16).

Tiefe	n _{H₂O}	H ₂ O	n _{KCl}	KCl
5 cm	10	p = 0,692 ns	12	p = 0,921 ns
10 cm	10	p = 0,843 ns	12	p = 0,843 ns
20 cm	10	p = 0,921 ns	12	p = 0,817 ns

b) Die in Wasser gemessenen pH-Werte ergeben keine eindeutigen Hinweise auf Zu- oder Abnahme mit der Tiefe (Tabelle 4.19). Der Vergleich zwischen 5, 10 und 20 cm liefert zwar signifikante Unterschiede, jedoch liegen die pH-Werte alle bei pH 5,2, das heißt, die Abweichungen sind sehr gering. Eine biologische Relevanz ist also fraglich.

Die pH-Werte, gemessen in 0,1 M KCl, unterscheiden sich signifikant zwischen 10 cm und 20 cm Tiefe (Trockenzeit) und zwischen 5, 10 und 20 cm Tiefe (Regenzeit; Tabelle 4.19). In beiden Jahreszeiten beträgt der Unterschied der pH-Werte zwischen den aufeinander folgenden Tiefen im Mittel 0,1, bei einigen Wertepaaren beträgt er zwischen 5 und 20 cm Tiefe jedoch bis zu 0,4.

Tabelle 4.19: Vergleich der pH-Werte zwischen den Bodentiefen 10 und 20 cm in der Trockenzeit und den Bodentiefen 5, 10 und 20 cm in der Regenzeit. Irrtumswahrscheinlichkeit p im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen für die Trockenzeit und im Friedman-Test für die Regenzeit; $k = 4$; * = signifikant ($p \leq 0,05$), ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (pH-Werte in Tabelle 8.3 im Anhang).

Jahreszeit	n_{H_2O}	in H_2O		n_{KCl}	in 0,1 M KCl	
Trockenzeit	46	$p = 0,080$	ns	46	$p < 0,001$	*
Regenzeit	23	$p = 0,008$	*	23	$p < 0,001$	*

c) Die pH-Werte unterscheiden sich nicht zwischen Trocken- und Regenzeit (Tabelle 4.20).

Tabelle 4.20: Vergleich der pH-Werte zwischen den Jahreszeiten, Irrtumswahrscheinlichkeit p im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen; $k = 4$; ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (pH-Werte in Tabelle 8.4 im Anhang).

Reagenz	n_{10}	n_{20}	10 cm		20 cm	
H_2O	22	22	$p = 0,658$	ns	$p = 0,227$	ns
KCl	22	22	$p = 0,207$	ns	$p = 0,862$	ns

d) Die pH-Werte zwischen den Reliefstandorten unterscheiden sich voneinander (Tabelle 4.21). Die ermittelten Unterschiede der pH-Werte, gemessen in Wasser und in 0,1 M KCl widersprechen sich (Tabelle 4.22). Denn mit Wasser als Reagenz wurde im Mittel der höchste pH-Wert (5,5) im Tal ermittelt, mit KCl als Reagenz war er dort jedoch am niedrigsten (pH 4,3).

Tabelle 4.21: Vergleich der pH-Werte zwischen den Reliefstandorten A, B, K, S und T in 10 cm Tiefe in der Trockenzeit. Irrtumswahrscheinlichkeit p im H-Test nach Kruskall & Wallis, $k = 2$; * = signifikant ($p \leq 0,05$) nach Bonferroni-Holm (pH-Werte in Tabelle 4.22).

n	H_2O		KCl	
94	$p < 0,001$	*	$p = 0,005$	*

Tabelle 4.22: pH-Werte für die verschiedenen Reliefstandorte: Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n .

Reliefstandorte	n_{H_2O}	\bar{x}_{H_2O}	s_{H_2O}	n_{KCl}	\bar{x}_{KCl}	s_{KCl}
A	28	5,2	0,1	28	4,4	0,2
B	22	5,3	0,2	22	4,6	0,2
K	10	5,0	0,2	10	4,6	0,2
S	24	5,1	0,2	24	4,5	0,2
T	10	5,5	0,3	10	4,3	0,2

Zusammengefaßte pH-Meßwerte

Zur besseren Übersicht werden im folgenden die pH-Werte der Baumstandorte entsprechend der vorangegangenen Auswertung zusammengefaßt.

Tabelle 4.23: pH-Werte des Bodens in der Trockenzeit: Mittelwerte \bar{x} , Minimum- und Maximumwerte, Standardabweichungen s und Stichprobengröße n. Zusammengefaßt sind die beiden Baumstandorte sowie die Tiefen 10 und 20 cm.

verwendete Reagenzien	n	Min	Max	\bar{x}	s
$\text{H}_2\text{O}_{\text{dest}}$	94	4,7	6,1	5,2	0,3
0,1 M KCl	94	4,0	5,1	4,5	0,2

Tabelle 4.24: pH-Werte des Bodens in der Regenzeit: Mittelwerte \bar{x} , Minimum- und Maximumwerte, Standardabweichungen s und Stichprobengröße n. Zusammengefaßt sind die beiden Baumstandorte sowie die Tiefen 10 und 20 cm.

verwendete Reagenzien	n	Min	Max	\bar{x}	s
$\text{H}_2\text{O}_{\text{dest}}$	47	4,7	6,0	5,2	0,3
0,1 M KCl	47	4,0	4,8	4,4	0,2

4.2.6 Bodendichte und Frischgewicht

Die Bodendichte beträgt grob im Durchschnitt 0,8 g/ml für alle Böden. Diese niedrige Dichte ist auf die (andischen) Eigenschaften des vulkanischen Bodens zurückzuführen. Der Gewichtsverlust der Bodenproben zwischen Frischgewicht (FG) und Trockengewicht (TG) beträgt ca. 50%. Daher kann man als Näherungswert $1 \text{ kg TG} = 2 \text{ kg FG}$ angeben.

4.3 Auswertung der Blattproben

4.3.1 Vergleich der Baumarten

Bei Betrachtung der Abbildungen 4.11 und 4.12 fällt auf, daß zwischen den beiden Arten bei allen untersuchten Elementen abgesehen von Mg Konzentrationsunterschiede bestehen. In der Trocken- und Regenzeit sowie bei alten und jungen Blättern sind die Konzentrationen von Ca und Mn in *P.-salticola*-Blättern höher als in *E.-auriculata*-Blättern. Bei den Konzentrationen von K, P und Zn ist es genau umgekehrt. Abgesehen von wenigen Ausnahmen in der Regenzeit sind alle diese Unterschiede signifikant (Tabelle 4.25). Die drei Ausnahmen sind vermutlich auf die kleinere Stichprobengröße in der Regenzeit zurückzuführen. Die Ergebnisse zeigen jedoch den gleichen Trend wie in der Trockenzeit.

Tabelle 4.25: Vergleich der Elementkonzentrationen in Blättern von *E. auriculata* und *P. salticola*. Irrtumswahrscheinlichkeit p im U-Test nach Mann & Whitney; $k = 24$; * = signifikant ($p \leq 0,05$), ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 4.1 und 4.2 unter Abschnitt 4.1).

	alte Blätter	junge Blätter
Calcium		
Trockenzeit	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Kalium		
Trockenzeit	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p = 0,013$ ns	$p = 0,035$ ns
Magnesium		
Trockenzeit	$p = 0,774$ ns	$p = 0,266$ ns
Regenzeit	$p = 0,535$ ns	$p = 0,234$ ns
Mangan		
Trockenzeit	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p < 0,001$ *	$p = 0,002$ *
Phosphor		
Trockenzeit	$p < 0,001$ *	$p = 0,003$ *
Regenzeit	$p = 0,004$ *	$p = 0,041$ ns
Zink		
Trockenzeit	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p < 0,001$ *	$p = 0,003$ *

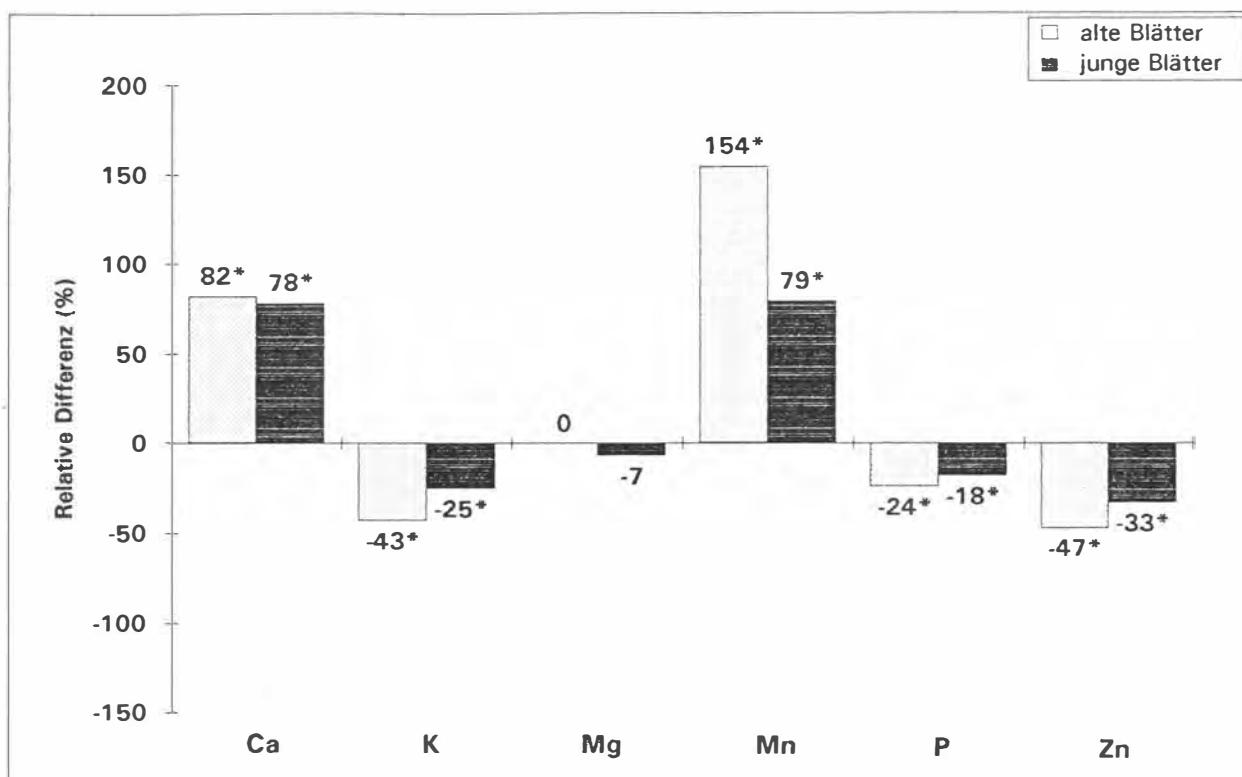


Abb. 4.11: Relative Differenz (%) der Elementkonzentrationen von *Plinia-salticola*-Blättern (jung bzw. alt) zu den Elementkonzentrationen von *Elaeagia-auriculata*-Blättern, gemessen in der Trockenzeit.

* = signifikant ($p \leq 0,05$) nach Bonferroni-Holm im U-Test von Mann & Whitney (vgl. Tabelle 4.25; Konzentrationen in Tabelle 4.1 und 4.2).

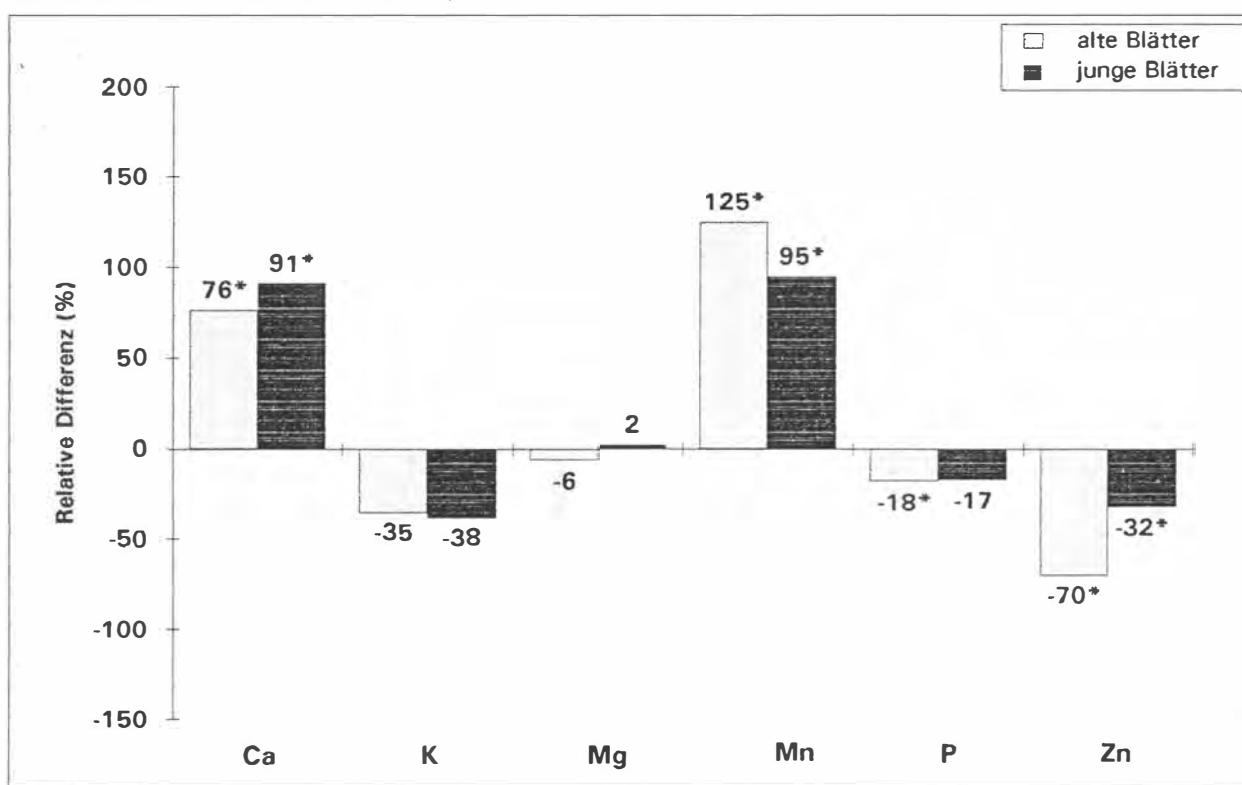


Abb. 4.12: Relative Differenz (%) der Elementkonzentrationen von *Plinia-salticola*-Blättern (jung bzw. alt) zu den Elementkonzentrationen von *Elaeagia-auriculata*-Blättern, gemessen in der Regenzeit.

* = signifikant ($p \leq 0,05$) nach Bonferroni-Holm im U-Test von Mann & Whitney (vgl. Tabelle 4.25; Konzentrationen in Tabelle 4.1 und 4.2).

4.3.2 Vergleich des Blattalters

In den Abbildungen 4.13 und 4.14 sind klare Trends bezüglich der Konzentrationsverteilung der untersuchten Elemente, mit Ausnahme von Zn, in alten und jungen Blättern zu sehen. Ca, Mg und Mn sind in alten Blättern höher konzentriert, K und P dagegen in jungen Blättern. Die Konzentrationsverteilung zwischen alten und jungen Blättern ist bei beiden Arten ähnlich. Nur bei Zn zeigt sich ein abweichendes Bild. Bei *E. auriculata* ist die Zn-Konzentration in alten Blättern und bei *P. salticola* in jungen Blättern höher. Die Unterschiede in der Konzentrationsverteilung sind bei den verschiedenen Elementen nicht durchgehend signifikant (Tabelle 4.2). Die Unterschiede zwischen alten und jungen Blättern sind am deutlichsten bei *P. salticola* in der Trockenzeit zu sehen. Da sich die nichtsignifikanten Ergebnisse bei Ca, K, Mg, Mn und P nicht widersprechen, ist eine biologische Bedeutung wahrscheinlich.

Tabelle 4.26: Vergleich der Elementgehalte zwischen alten und jungen Blättern der beiden Arten in beiden Jahreszeiten. Irrtumswahrscheinlichkeit p im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen; $k = 24$; * = signifikant ($p \leq 0,05$) und ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 8.5 und 8.6 im Anhang.).

	<i>E. auriculata</i>	<i>P. salticola</i>
Calcium		
Trockenzeit	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p = 0,028$ ns	$p < 0,001$ *
Kalium		
Trockenzeit	$p = 0,012$ ns	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p = 0,047$ ns	$p = 0,008$ ns
Magnesium		
Trockenzeit	$p = 0,023$ ns	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p = 0,013$ ns	$p = 0,023$ ns
Mangan		
Trockenzeit	$p < 0,001$ *	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p = 0,005$ ns	$p = 0,002$ *
Phosphor		
Trockenzeit	$p = 0,008$ ns	$p < 0,001$ *
Regenzeit	$p = 0,074$ ns	$p = 0,006$ ns
Zink		
Trockenzeit	$p = 0,433$ ns	$p = 0,016$ ns
Regenzeit	$p = 0,646$ ns	$p = 0,002$ *

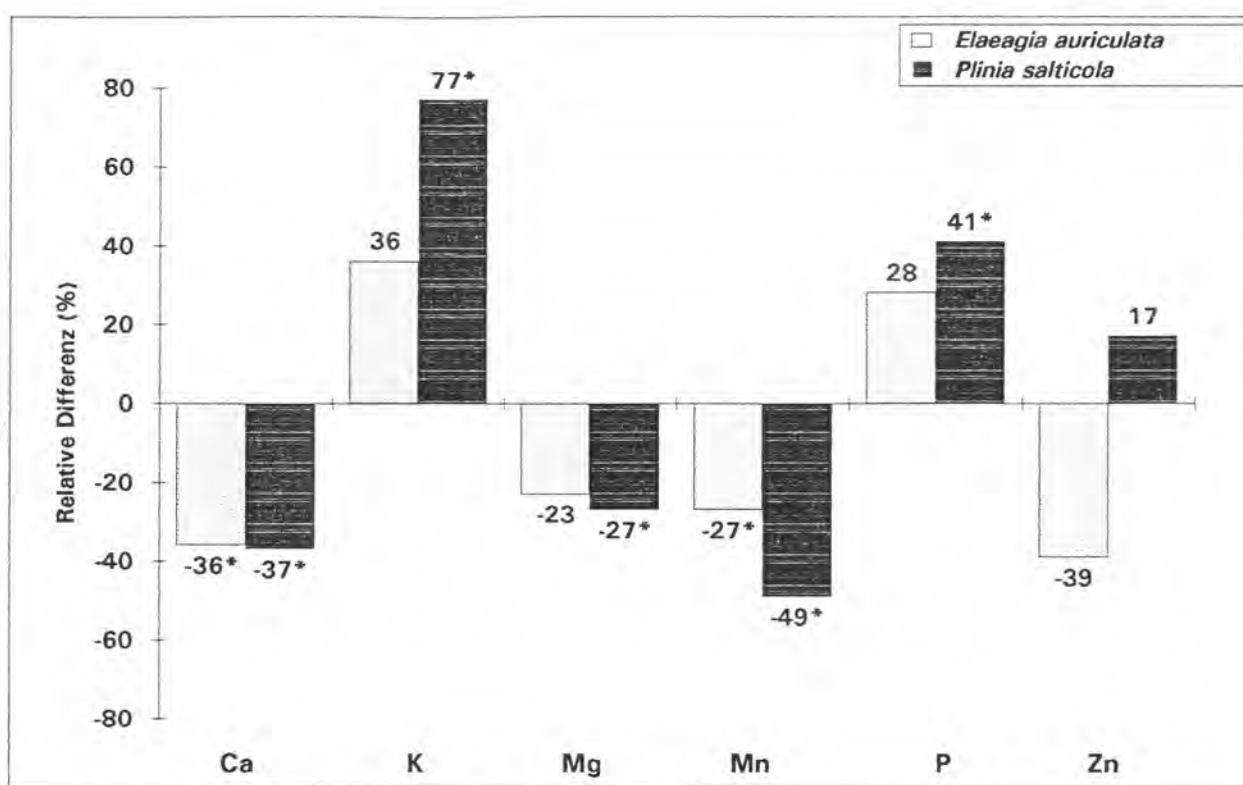


Abb. 4.13: Relative Differenz (%) der Elementkonzentrationen von jungen zu alten Blättern der beiden Arten *Elaeagia auriculata* und *Plinia salticola*, gemessen in der Trockenzeit.

* = signifikant ($p \leq 0,05$) nach Bonferroni-Holm im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen (vgl. Tabelle 4.26; Konzentrationen in Tabelle 8.5 und 8.6 im Anhang).

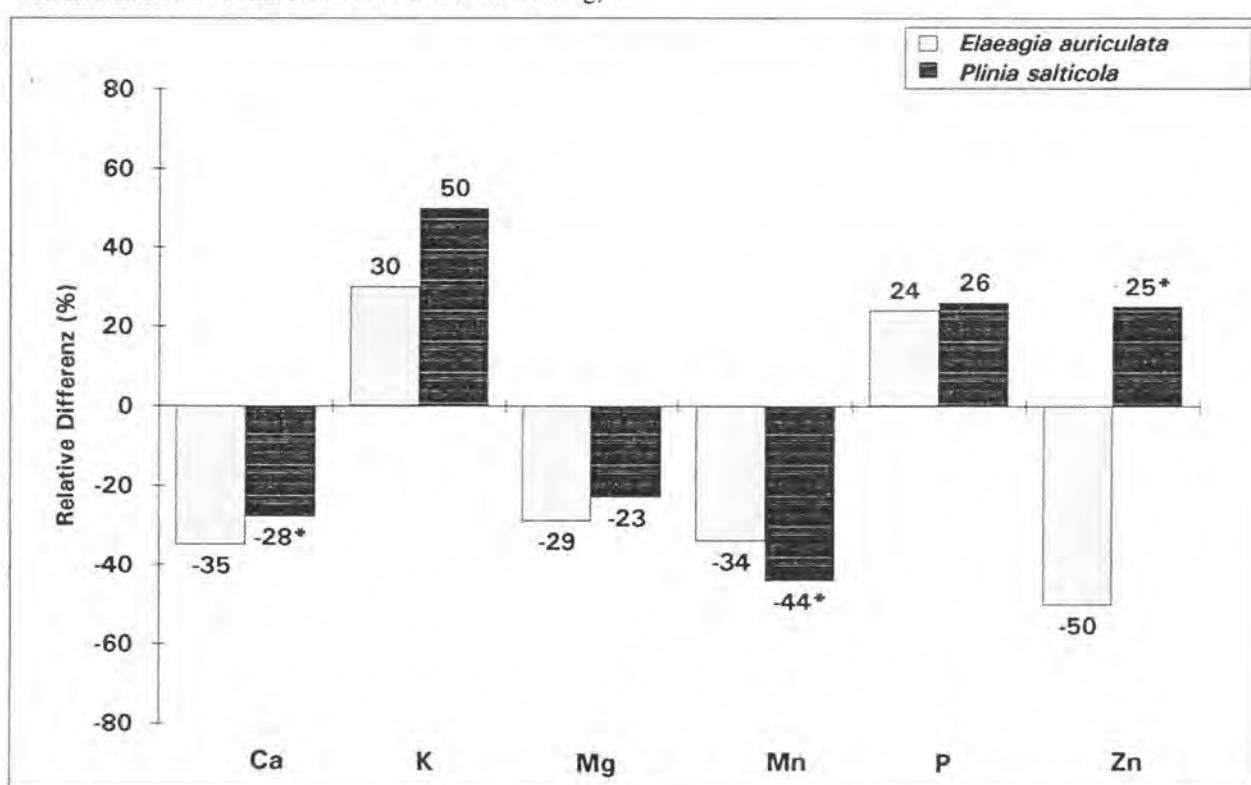


Abb. 4.14: Relative Differenz (%) der Elementkonzentrationen von jungen zu alten Blättern der beiden Arten *Elaeagia auriculata* und *Plinia salticola*, gemessen in der Regenzeit.

* = signifikant ($p \leq 0,05$) nach Bonferroni-Holm im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen (vgl. Tabelle 4.26; Konzentrationen in Tabelle 8.5 und 8.6 im Anhang).

4.3.3 Vergleich der Reliefstandorte

Die Konzentrationen der Elemente in den Blättern sind nicht vom Reliefstandort abhängig (Tabelle 4.27). Ausgewertet wurden wegen der größeren Stichprobenzahl lediglich die Proben aus der Trockenzeit.

Tabelle 4.27: Vergleich der Elementgehalte der alten und jungen Blätter beider Arten zwischen den Reliefstandorten (A; B; K; T; S) in der Trockenzeit; Irrtumswahrscheinlichkeit p im H-Test nach Kruskall & Wallis; $k = 24$; ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabellen 8.7a und b im Anhang).

	<i>E. auriculata</i>	<i>P. salticola</i>
Calcium		
alte Blätter	$p = 0,070$ ns	$p = 0,691$ ns
junge Blätter	$p = 0,269$ ns	$p = 0,107$ ns
Kalium		
alte Blätter	$p = 0,437$ ns	$p = 0,130$ ns
junge Blätter	$p = 0,248$ ns	$p = 0,078$ ns
Magnesium		
alte Blätter	$p = 0,076$ ns	$p = 0,880$ ns
junge Blätter	$p = 0,073$ ns	$p = 0,431$ ns
Mangan		
alte Blätter	$p = 0,325$ ns	$p = 0,021$ ns
junge Blätter	$p = 0,337$ ns	$p = 0,408$ ns
Phosphor		
alte Blätter	$p = 0,388$ ns	$p = 0,067$ ns
junge Blätter	$p = 0,314$ ns	$p = 0,074$ ns
Zink		
alte Blätter	$p = 0,433$ ns	$p = 0,163$ ns
junge Blätter	$p = 0,064$ ns	$p = 0,765$ ns

4.3.4 Vergleich zwischen den Jahreszeiten

Der Vergleich zwischen Trockenzeit und Regenzeit bei alten und jungen Blättern von *P. salticola* und *E. auriculata* ergibt bei keinem der untersuchten Elementen jahreszeitlich bedingte Konzentrationsunterschiede (Tabelle 4.28).

Tabelle 4.28: Vergleich der Elementgehalte der Blätter zwischen Trocken- und Regenzeit. Irrtumswahrscheinlichkeit p im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen; $k = 24$; ns =nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm (Konzentrationen in Tabelle 8.8 und 8.9 im Anhang).

	<i>E. auriculata</i>	<i>P. salticola</i>
Calcium		
alte Blätter	$p = 0,859$ ns	$p = 0,695$ ns
junge Blätter	$p = 0,333$ ns	$p = 0,239$ ns
Kalium		
alte Blätter	$p = 0,445$ ns	$p = 1,000$ ns
junge Blätter	$p = 0,017$ ns	$p = 0,229$ ns
Magnesium		
alte Blätter	$p = 0,241$ ns	$p = 0,814$ ns
junge Blätter	$p = 0,507$ ns	$p = 0,158$ ns
Mangan		
alte Blätter	$p = 0,203$ ns	$p = 0,583$ ns
junge Blätter	$p = 0,878$ ns	$p = 0,034$ ns
Phosphor		
alte Blätter	$p = 0,037$ ns	$p = 0,433$ ns
junge Blätter	$p = 0,285$ ns	$p = 0,041$ ns
Zink		
alte Blätter	$p = 0,005$ ns	$p = 0,022$ ns
junge Blätter	$p = 0,013$ ns	$p = 0,005$ ns



4.3.5 Zusammenhang zwischen Elementkonzentrationen in Blatt und Boden

Die Korrelationen wurden mit den Meßwerten der obersten Bodenschichten (5 und 10 cm) durchgeführt, da sich die meisten Feinwurzeln in der obersten Bodenschicht bis 10 cm Tiefe befanden und deshalb zu erwarten ist, daß die Pflanzen aus diesen obersten humusreichen Schichten die meisten Nährstoffe aufnehmen (vgl. Kap. 1). Möglicherweise vorhandene Korrelationen sollten daher in diesen Schichten am ehesten sichtbar sein.

Es wurden allerdings keine direkten Zusammenhänge zwischen den Elementkonzentrationen in den Blättern und denjenigen im Boden festgestellt (Tabelle 4.29 und 4.30). Es ist offensichtlich, daß bei der hohen Testzahl $k = 72$ die Irrtumswahrscheinlichkeiten extrem niedrig sein müssen, um nach Bonferroni-Holm-Korrektur noch signifikant zu sein. Die überwiegende Zahl der Tests ist aber auch schon ohne diese Korrektur nicht signifikant. Trotzdem soll auf diejenigen Auswertungsergebnisse näher eingegangen werden, deren Irrtumswahrscheinlichkeit p unter 0,01 liegt. Dies ist lediglich in vier Fällen bei Ca, K und P der Fall. Diese sind in den Tabellen mit einem ⁺ gekennzeichnet. Die niedrige Irrtumswahrscheinlichkeit läßt sich in diesen Fällen auf die hohe Konzentration von Ca bzw. K in den Bodenproben aus dem Tal bzw. bei P in den Bodenproben vom Kamm zurückführen (Abb. 4.15 bis 4.18). Sie besitzen unter den Bodenproben der jeweiligen Stichprobe mit Abstand die höchsten Konzentrationen dieser Elemente. Bei P ist in den Abbildungen 4.17 und 4.18 außerdem deutlich zu sehen, daß im Grunde eine Korrelation mit den Reliefstandorten gegeben ist. Wie in Abschnitt 4.2.3 schon nachgewiesen wurde, sieht man die höchste Konzentration im Boden des Reliefstandorts Kamm und die niedrigste im Reliefstandort Tal. Nimmt man die Wertepaare von Ca, K und P der Reliefstandorte Tal bzw. Kamm aus der Stichprobe mit signifikantem Ergebnis heraus, so ist die Irrtumswahrscheinlichkeit der verbleibende Stichprobe sehr viel größer ($p_{Ca} = 0,041$; $p_K = 0,033$ und $p_{Palt} = 0,058$ und $p_{Pjung} = 0,057$). Hinzu kommt, daß bei diesen vier Fällen keine Gesetzmäßigkeit zu erkennen ist. Es handelt sich weder nur um ein Element, um eine Art, ein bestimmtes Blattalter noch um eine bestimmte Bodentiefe. Die vereinzelten Signifikanzen sind daher wahrscheinlich zufällig entstanden.

An dieser Stelle sei erwähnt, daß diese Frage, um voreilige Schlüsse zu vermeiden, an Boden- und Blattproben getrennt nach Standorten untersucht werden sollte. Offensichtlich überdecken in der vorliegenden Untersuchung die Konzentrationsunterschiede in den Bodenproben der Reliefstandorte den eigentlichen Untersuchungsgegenstand.

Tabelle 4.29: Korrelation der Elementkonzentrationen zwischen Blättern und Böden in 10 cm Tiefe. Irrtumswahrscheinlichkeit p in der Spearman-Rangkorrelation; k = 72; ns = nicht signifikant (p > 0,05) nach Bonferroni-Holm; R = Spearman-Korrelationskoeffizient (Konzentrationen in Tabelle 8.10 und 8.11 im Anhang).

	Alter	<i>E. auriculata</i>			<i>P. salticola</i>		
		R	p	R	p		
Calcium							
Trockenzeit	alt	-0,165	0,489	ns	0,039	0,875	ns
Trockenzeit	jung	-0,167	0,468	ns	0,627	0,002 ⁺	ns
Regenzeit	alt	-0,383	0,309	ns	0,121	0,694	ns
Regenzeit	jung	-0,091	0,803	ns	0,028	0,931	ns
Kalium							
Trockenzeit	alt	0,004	0,987	ns	0,070	0,001 ⁺	ns
Trockenzeit	jung	-0,137	0,565	ns	0,301	0,198	ns
Regenzeit	alt	0,213	0,554	ns	0,641	0,025	ns
Regenzeit	jung	0,720	0,019	ns	0,137	0,689	ns
Magnesium							
Trockenzeit	alt	0,133	0,599	ns	-0,277	0,251	ns
Trockenzeit	jung	-0,254	0,278	ns	0,273	0,907	ns
Regenzeit	alt	-0,345	0,328	ns	-0,275	0,364	ns
Regenzeit	jung	-0,127	0,726	ns	0,266	0,404	ns
Mangan							
Trockenzeit	alt	-0,088	0,729	ns	-0,067	0,786	ns
Trockenzeit	jung	0,022	0,932	ns	0,057	0,811	ns
Regenzeit	alt	-0,394	0,260	ns	-0,505	0,078	ns
Regenzeit	jung	-0,139	0,701	ns	-0,098	0,762	ns
Phosphor							
Trockenzeit	alt	-0,261	0,348	ns	-0,343	0,211	ns
Trockenzeit	jung	-0,309	0,228	ns	-0,333	0,191	ns
Regenzeit	alt	-0,821	0,023	ns	-0,140	0,665	ns
Regenzeit	jung	-0,750	0,052	ns	-0,573	0,066	ns
Zink							
Trockenzeit	alt	0,046	0,894	ns	0,178	0,542	ns
Trockenzeit	jung	0,158	0,624	ns	-0,400	0,111	ns
Regenzeit	alt	0,036	0,939	ns	-0,081	0,804	ns
Regenzeit	jung	-0,107	0,819	ns	0,070	0,829	ns

Tabelle 4.30: Korrelation der Elementkonzentrationen zwischen Blättern und Böden in 5 cm Tiefe, gemessen in der Regenzeit. Irrtumswahrscheinlichkeit p in der Spearman-Rangkorrelation; $k = 72$; ns = nicht signifikant ($p > 0,05$) nach Bonferroni-Holm; R = Spearman-Korrelationskoeffizient (Konzentrationen in Tabelle 8.12 und 8.13 im Anhang).

Alter	<i>E. auriculata</i>			<i>P. salticola</i>		
	R	p		R	p	
Calcium						
alt	-0,283	0,460	ns	0,253	0,405	ns
jung	-0,152	0,676	ns	-0,490	0,106	ns
Kalium						
alt	0,358	0,310	ns	0,643	0,018	ns
jung	0,758	0,111	ns	0,671	0,017	ns
Magnesium						
alt	-0,067	0,855	ns	-0,165	0,590	ns
jung	0,139	0,701	ns	0,035	0,914	ns
Mangan						
alt	-0,418	0,229	ns	-0,423	0,150	ns
jung	-0,115	0,751	ns	-0,224	0,484	ns
Phosphor						
alt	-0,754	0,006*	ns	-0,341	0,255	ns
jung	-0,842	0,002*	ns	-0,608	0,036	ns
Zink						
alt	0,189	0,601	ns	0,116	0,721	ns
jung	-0,268	0,545	ns	0,385	0,216	ns

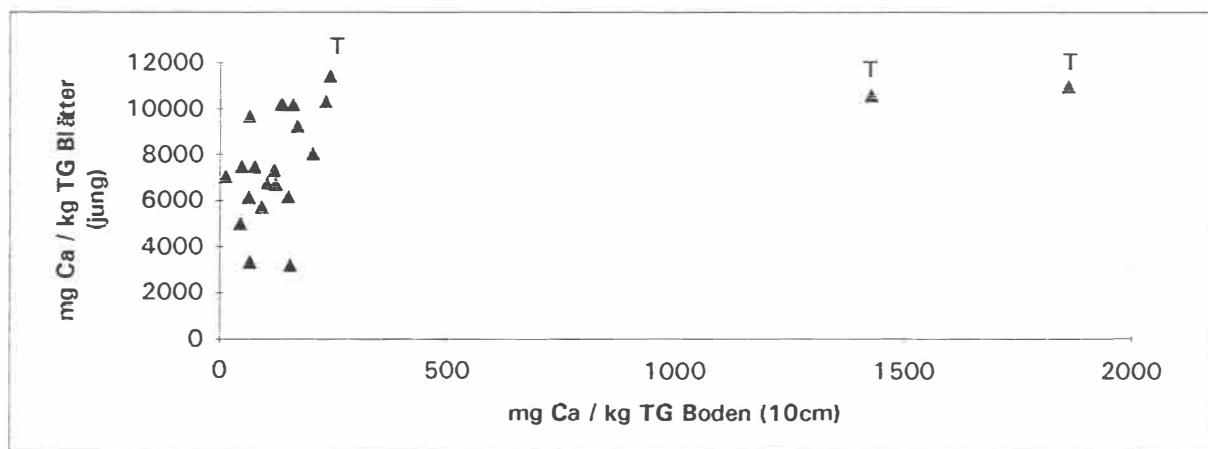


Abb. 4.15: Ca-Konzentration in jungen Blättern von *P. salticola* gegen die Ca-Konzentration des Bodens in 10 cm Tiefe aufgetragen, gemessen in der Trockenzeit. T kennzeichnet den Reliefstandort Tal.

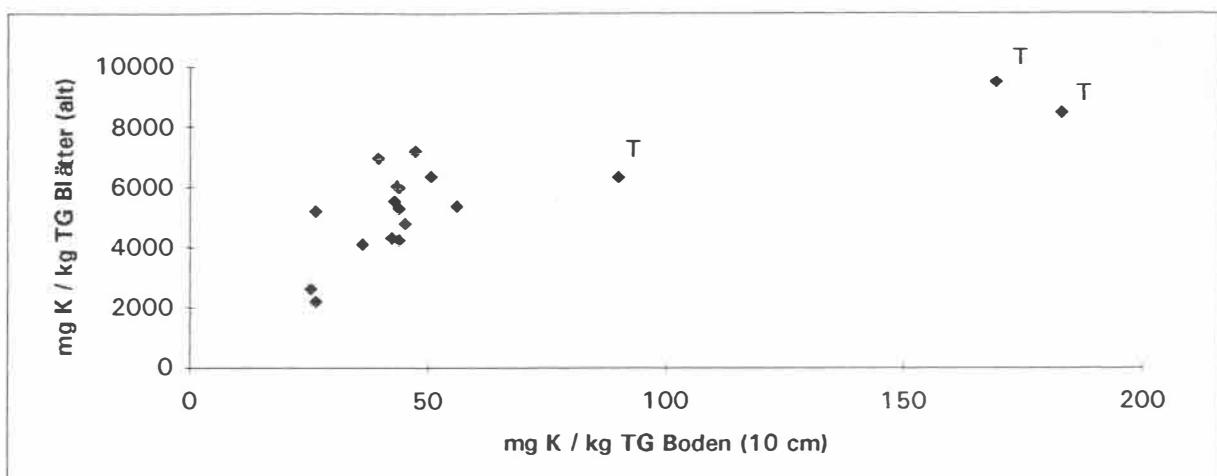


Abb. 4.16: K-Konzentration in alten Blättern von *P. salticola* gegen die K-Konzentration des Bodens in 10 cm Tiefe aufgetragen, gemessen in der Trockenzeit. T kennzeichnet den Reliefstandort Tal.

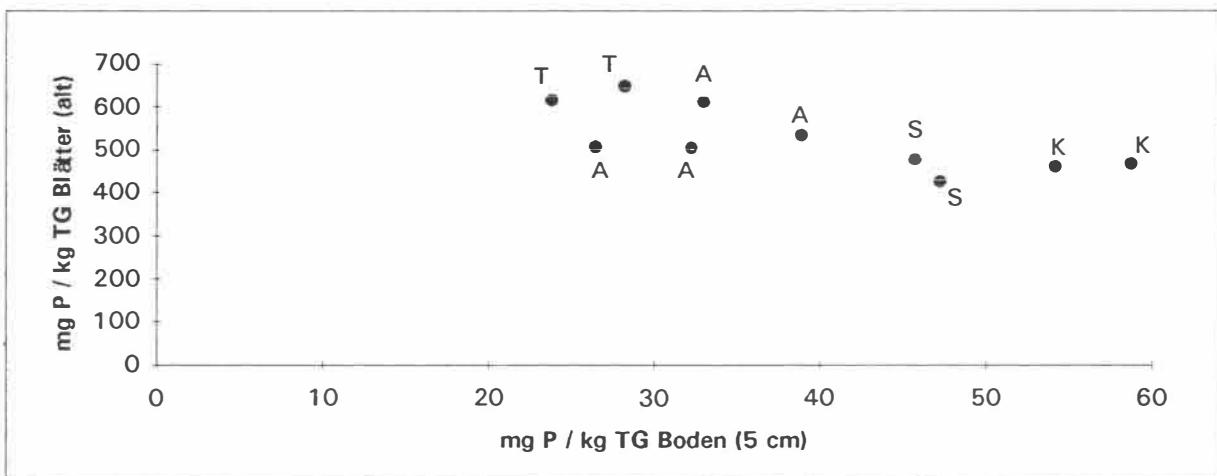


Abb. 4.17: P-Konzentration in alten Blättern von *E. auriculata* gegen die P-Konzentration des Bodens in 5 cm Tiefe aufgetragen, gemessen in der Regenzeit. Die Großbuchstaben kennzeichnen die Reliefstandorte.

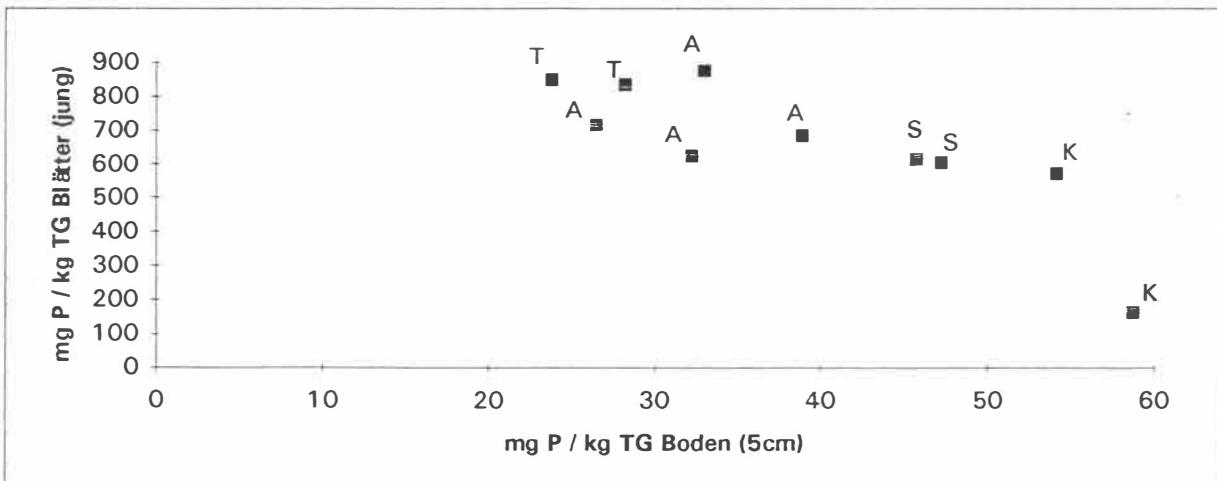


Abb. 4.18: P-Konzentration in jungen Blättern von *E. auriculata* gegen die P-Konzentration des Bodens in 5 cm Tiefe aufgetragen, gemessen in der Regenzeit. Die Großbuchstaben kennzeichnen die Reliefstandorte.

5 Diskussion

5.1 Interpretation der Elementkonzentrationen in den Bodenproben

Um die ermittelten Elementkonzentrationen im Boden in Hinblick auf pflanzliche Ernährung bewerten zu können, müssen Vergleiche herangezogen werden. Naheliegend sind Vergleiche mit landwirtschaftlichen Systemen, da dafür Grenz- und Optimalwerte bekannt sind. Da solche Systeme aber nicht mehr dem nahezu geschlossenen Nährstoffkreislauf wie in einem Primärwald unterliegen, sollen auch Vergleiche zu anderen tropischen Wäldern angestellt werden. In fast allen Fällen sind diese Vergleiche allein schon aus dem Grunde problematisch, weil verschiedene Extraktionsmethoden und Bezugswerte (z. B. Bodenvolumen statt Trockengewicht) verwendet werden. Die im folgenden gegenübergestellten Ergebnisse sollen daher in erster Linie zur ökologischen Beurteilung der Böden dienen und nicht darauf abzielen, ihre Tauglichkeit für die Landwirtschaft zu testen.

Zur Bewertung der Elementkonzentrationen im Boden nach landwirtschaftlichen Maßstäben werden die Richtlinien aus dem Handbuch zur Interpretation der Fruchtbarkeit von Böden in Costa Rica (Bertsch 1987) herangezogen. Diese Richtlinien stellen das Ergebnis einer umfangreichen Studie in ganz Costa Rica dar, für die zahlreiche Bodenproben analysiert wurden. Diese Bodenproben stammen dabei von unterschiedlichen, mehr oder weniger stark genutzten landwirtschaftlichen Flächen. Daher werden die ermittelten Grenzwerte auch nicht für bestimmte Kulturen angegeben (Tabelle 5.1).

Tabelle 5.1: Richtlinien für die Interpretation von Bodenanalysen (aus Bertsch 1987, modifiziert, mit der in Abschnitt 4.2.6 bestimmten Bodendichte von 0,8 g/ml von mÄ/100ml umgerechnet in mg/kg TG). Die genauen Extraktionsmethoden sind nachzulesen bei Diaz-Romeu & Hunter (1978).

	niedrig	optimal	hoch
Ca ¹	≤ 2005	2055 - 10025	> 10025
K ²	≤ 196	205 - 587	> 587
Mg ¹	≤ 304	334 - 1519	> 1519
Mn ²	≤ 13	15 - 125	> 125
P ²	≤ 25	28 - 50	> 50
Zn ²	≤ 5	5 - 25	> 25
pH ³	≤ 5,5	5,6 - 6,5	> 6,5

¹ extrahiert mit 1N KCl, 1 : 10

² extrahiert nach Olson (modifiziert), 1 : 10

³ bestimmt in H₂O, 1 : 25

Als erstes werden die extrahierbaren Kationen Calcium, Kalium und Magnesium mit einigen Arbeiten aus Costa Rica und Neu Guinea verglichen. Alle in diesen Arbeiten untersuchten

Böden sind in allen Fällen vulkanisch beeinflußt. Für austauschbare Kationen stellt der Ammoniumacetat-Extrakt eine Standardmethode nach FAO (1988) und US-Soil-Taxonomy (1990) dar. Die Konzentrationen sind in Tabelle 5.2 nachzulesen. Die pH-Werte werden in die Interpretation miteinbezogen.

Nach den aus Costa Rica vorliegenden Untersuchungen besitzen die Böden in La Selva am Vulkan Barva (Grieve et al. 1990) die niedrigsten Konzentrationen austauschbarer Kationen (Tabelle 5.2). Der etwas tiefere pH-Wert in La Selva gegenüber San Ramón kann auf ein weiter fortgeschrittenes Stadium der Auswaschung und damit Versauerung und Verarmung des Bodens in La Selva hinweisen.

Martini & Suárez (1975) untersuchten zahlreiche Andosole und Latosole in Costa Rica. Die dort untersuchten Standorte sind offensichtlich sehr verschieden voneinander, was den Gehalt an austauschbaren Kationen betrifft. Der pH(H_2O)-Wert ist dagegen von Standort zu Standort relativ konstant. Im Vergleich dazu nehmen die Kationen-Gehalte aus San Ramón einen mittleren Konzentrationsbereich ein.

In der Untersuchung von Martini & Mosquera (1972), ebenfalls in Costa Rica, sind in den obersten 10 bzw. 15 cm die Konzentrationen der drei basischen Kationen vergleichsweise hoch. Die potentielle Kationen-Austausch-Kapazität (KAK) mit 66,0 mÄ/100 g in Profil 8 und 45,3 mÄ/100 g in Profil 10 sowie die pH-Werte sind dabei ähnlich wie in San Ramón. Die hohen Konzentrationen lassen sich dadurch erklären, daß es sich um "alluvialen" Boden handelt. Das heißt, dort werden Sedimente und damit zusätzliche Nährstoffe aus anderen Gebieten abgelagert. Diese Situation ist derjenigen im untersuchten Reliefstandort Tal der Reserva de San Ramón ähnlich.

Die Kationen-Konzentrationen in Neu Guinea (Grubb & Edwards 1982b) sind höher als die in San Ramón. Der Boden ist allerdings ähnlich sauer. Bei diesem Bergregenwald ist zu berücksichtigen, daß der Wald sehr hoch liegt (ca. 2500 m NN). Die höheren Konzentrationen austauschbarer Kationen könnten von der stärkeren Nährstoffakkumulation aus unvollständigen bzw. langsameren Abbauvorgängen unter den kälteren Temperaturen herrühren. Der Bergregenwald in Neu Guinea verfügt vermutlich über gute Nährstoffreserven. Die potentielle KAK ist mit 60 - 80 mÄ/100 g relativ hoch und derjenigen in San Ramón ähnlich. Die eben erwähnte Abhängigkeit der Nährstoffkonzentration im Boden von der Höhe des Waldes wurde in der oben genannten Arbeit von Grieve et al. (1990) und von Marss et al. (1988), beide am Vulkan Barva, näher untersucht. Marss et al. stellten fest, daß die Stickstoff-Nitrifikation mit der Höhe abnimmt, was den niedrigeren Wuchs der Bäume in den Wäldern erklären könnte.

An landwirtschaftlichen Maßstäben (Tabelle 5.1) gemessen, ergeben sich auf den untersuchten Flächen in San Ramón für Calcium, Kalium und Magnesium niedrige Werte für die Pflanzenernährung. Die potentielle KAK ist mit ca. 60 mÄ/100 g relativ hoch, und die effektive KAK liegt bei ca. 17 mÄ/100 g in der obersten Bodenschicht. Dies gilt als mäßig fruchtbar (Bertsch 1987).

Tabelle 5.2: Konzentrationen austauschbarer Kationen und pH-Werte im Oberboden einiger tropischer Standorte in mg/kg TG.

Gebiet	Höhe m NN	Tiefe der Probenentnahme	pH-Wert	Ca [mg/kg]	K [mg/kg]	Mg [mg/kg]
Costa Rica, Vulkan Barva (Grieve et al. 1990) Inceptisole (Humitropept)	500 1000	0 - 15cm	4,0 ± 0,1 ⁴ 4,0 ± 0,4 ⁴	54 ± 34 42 ± 32	39 ± 12 102 ± 55	29 ± 16 40 ± 19
Costa Rica, verschiedene Standorte ¹ (Martini & Suárez 1975) Andosole	1000-1860	A-Horizonte	5,4 - 6,3 ⁵	100 - 1622	70 - 1185	17 - 311
Costa Rica, Turrialba (Martini & Mosquera 1972) Tropept	650					
Profil 8		0 - 10 cm	5,8 ⁵ (5,0 ⁴)	6195	313	1847
Profil 10		0 - 15 cm	5,5 ⁵ (4,5 ⁴)	2627	78	1519
Costa Rica, Reserva de San Ramón (eigene Ergebnisse) ² Inceptisole (Humitropept)	1000	5 cm 10 cm	5,2 ⁵ (4,3 ⁶) 5,2 ⁵ (4,4 ⁶)	400 - 600 200 - 400	ca. 125 ca. 70	ca. 110 ca. 60
Neu Guinea, Bergregenwald (Grubb & Edwards 1982b) ³	2600	0 - 2 cm 5 - 7 cm	6,15 ⁵ 5,65 ⁵	5153 3208	442 321	863 510

¹ Minimum- und Maximumwerte

² Die Standorte der Baumarten wurden zusammengefaßt (aus Tabelle 4.3 und 4.4), ebenso Trocken- und Regenzeit

³ Nur einer von vier Standorten wird hier aufgelistet

⁴ in 0,01 M CaCl₂

⁵ in H₂O

⁶ in 0,1 M KCl

Vergleiche der Mangan-Gehalte waren lediglich mit zwei Arbeiten, einer aus Panama (Snedaker & Gamble 1969) und einer aus Jamaika (Tanner 1977), möglich (Tabelle 5.3). Die Mangan-Gehalte in Jamaika sind etwas höher als in San Ramón, was unter anderem auf den niedrigeren pH-Wert (3,0) zurückzuführen ist. Die Mangan-Werte aus der Sekundärwald-vegetation Panamas (Snedaker & Gamble 1965) liegen dagegen unter denen in San Ramón. Über den Grund der geringeren Konzentration kann man nur spekulieren, z. B. könnte es auf die etwas höheren pH-Werte, auf eine stärkere Auswaschung von Mn²⁺ in Panama oder auf einen manganreichereren Gesteinsuntergrund in San Ramón zurückzuführen sein.

Nach Bertsch (1987) ist in San Ramón die Mangan-Konzentration in der obersten Bodenschicht als optimal für Pflanzenernährung einzustufen. Es ist unwahrscheinlich, daß Mangan in diesen Konzentrationen toxisch auf die Pflanze wirkt. Allerdings ist bei pH 5 im Waldboden eine höhere Mangan-Konzentration in der Bodenlösung zu erwarten als im Extrakt bei pH 7.

Die Konzentration von Zink ist in San Ramón ähnlich wie in Panama (Snedaker & Gamble 1965) in allen untersuchten Bodenschichten außerordentlich niedrig, was bei den Pflanzen zumindest nicht zu äußerlich sichtbaren Mangelerscheinungen führt. Auch hier sind bei pH-Werten um 5 höhere Zink-Konzentrationen im Boden zu erwarten. Zink-Mangel wurde vom Agronomie-Institut auch in zahlreichen anderen Gegenden Costa Ricas festgestellt.

Tabelle 5.3: Konzentrationen von austauschbarem Mangan und Zink in mg/kg TG in einigen tropischen Böden.

Gebiet	Tiefe [cm]	pH(H ₂ O)-Wert	pH(KCl)-Wert	Mn [mg/kg]	Zn [mg/kg]
Jamaica					
"Mor Ridge Forest"	0 - 10	3,0		24	
"Mull Ridge Forest"		3,6		42	
(Tanner 1977) ¹					
Panama, 3 Sekundärwaldstandorte (Snedaker & Gamble 1965)²					
0 - 10	6,3	4,9	9,78	0,74	
0 - 15	5,1	5,1	0,72	0,72	
0 - 15	6,0	5,6	0,44	0,76	
Costa Rica (eigene Ergebnisse)²					
5	5,2	4,3	5 - 17	0,4	
10	5,2	4,4	9 - 12	0,3	

¹Methoden in: Hesse PR (1971).

²Ammoniumacetat-Extrakt, pH 7

Leider ist ein Vergleich der Phosphor-Konzentrationen zwischen verschiedenen Arbeiten in den Tropen kaum möglich, da unterschiedliche Extraktionsmethoden angewendet werden, bei denen nicht vollkommen geklärt ist, welche Phosphor-Fraktion eigentlich extrahiert wird und was das für die Pflanzen bedeutet. Glaser und Drechsel (1991) führten einen Vergleich mehrerer bekannter Phosphor-Extraktionsmethoden in Westafrika durch und untersuchten deren Beziehungen zum Gesamt-Phosphor-Gehalt in Blättern von Teak (*Tectona grandis*). Zwischen dem Phosphor-Gehalt in den Blättern und dem mit der CAL-Methode bestimmten

anorganischen Phosphor-Gehalt (P_{CAL}) in den Böden fanden auch sie keinen Zusammenhang. Dagegen sind deutliche positive Korrelationen zwischen dem Phosphor-Gehalt in den Blättern und dem in H_2SO_4 bei 550°C (Großteil der gesamten Phosphor-Reserve) sowie mit der Methode Bray-1 extrahiertem Phosphor im Boden zu sehen. Die Phosphor-Konzentrationen verschiedener Arbeiten werden trotzdem in Tabelle 5.4 aufgelistet, um einen groben Überblick zu ermöglichen. Die in San Ramón gefundenen Phosphor-Gehalte scheinen demnach zumindest nicht ausgesprochen niedrig zu sein, vor allem wenn man noch berücksichtigt, daß organisch gebundenes Phosphat nicht bestimmt wurde. Diese Fraktion kann bis zu 70% des gelösten Phosphats betragen (Scheffer & Schachtschabel 1992).

Der Phosphor-Gehalt in der 5-cm- und der 10-cm-Schicht ist nach Bertsch (1987) optimal. Vergleicht man die P_{CAL} -Gehalte mit denen von Böden mit Weizenanbau in Deutschland, die nach zunehmenden Phosphat-Konzentrationen in die Gehaltsklassen A - E aufgeteilt werden (Scheffer & Schachtschabel 1992), so liegen in San Ramón die Phosphat-Gehalte der 5-cm-Schicht sogar im Grenzbereich zwischen den Gehaltsklassen B und C, das heißt bei optimaler bis leicht suboptimaler Konzentration. Als phosphatarm kann man den Oberboden daher nicht bezeichnen. In der 20-cm-Schicht wird dann die Grenze zur Gehaltsklasse A ($< 18 \text{ mg/kg}$) erreicht, auf landwirtschaftlichen Flächen wäre dann eine Phosphat-Düngung notwendig. Vergleichsweise hoch erscheinen dagegen die mittleren Phosphat-Gehalte in den obersten 30 cm von 20 norddeutschen Löß- und Parabraunerden mit $130 \pm 50 \text{ mg P / kg}$.

Die pH-Werte im Boden lassen ebenfalls einige Schlüsse über die Ernährungssituation der Pflanzen zu. Die pH(H_2O)-Werte liegen insgesamt zwischen 4,7 und 6,1. Für die Pflanzen ist dieser pH-Wert relevant, denn er zeigt die Protonenkonzentration in der Umgebung der Wurzel an. Chemisch betrachtet, wird der Austausch von Protonen aus wasserlöslichen Säuren angezeigt (Hantl 1991). Der Bereich der pH-Werte reicht in diesem Fall vom Silikat- bis zum Austauscherpufferbereich (Ulrich 1981), das heißt, daß in diesem Boden Kationen an den Bindungsplätzen der Tonminerale gegen H^+ ausgetauscht werden. Damit gehen die Kationen in Lösung, können leichter ausgewaschen, aber auch leichter von den Pflanzen aufgenommen werden. Nach Bertsch (1987, Tabelle 5.1) wird der pH(H_2O)-Wert-Bereich als optimal bis niedrig bezeichnet. Es ist keine Schädigung der Wurzeln durch H^+ , keine hohe Aluminium-Konzentration, dafür aber ein relativ günstiger Bereich für die Verfügbarkeit der Nährelemente zu erwarten.

Der pH(KCl)-Wert kann allerdings noch bis 4,0 absinken, womit er im Aluminium-Pufferbereich liegt (Ulrich 1981). Der pH(KCl)-Wert zeigt besser die Versauerungserscheinungen des Bodens an. Denn das Kalium aus der Salzlösung wird gegen adsorbiertes H^+ und Al^{3+} ausgetauscht. In diesem Boden muß demnach bei dem pH(KCl)-Wert 4,0 auch mit hohen Aluminium-Konzentrationen gerechnet werden. Aufgrund der pH-Werte und der KAK kann man aber davon ausgehen, daß noch nicht alle Austauscherplätze mit Al^{3+} und H^+ gesättigt sind und der Boden noch nicht stark an Nährelementen verarmt ist. Aus diesen unterschiedlichen chemischen Wirkungsschwerpunkten wird deutlich, warum die pH-Werte, gemessen

Tabelle 5.4: Phosphorgehalte verschiedener Phosphor-Fraktionen im Oberboden einiger tropischer Böden in mg/kg TG, bestimmt mit unterschiedlichen Extraktionsmethoden (angegeben in Klammern).

Gebiet	Phosphor-Fraktion	Bodentiefe	pH(H ₂ O)-Wert	mg P / kg TG
Westafrika, Teak-Plantage (Glaser & Drechsel 1991)	$P_{\text{anorg}} (H_2SO_4)$ $P_{\text{ges}} (550^\circ C + H_2SO_4)$ $P_{\text{org}} (P_{\text{ges}} - P_{\text{anorg}})$ P_{CAL}	Oberboden	ca. 6,5	6 - 110 60 - 280 50 - 210 keine signifikanten Ergebnisse
Costa Rica (eigene Ergebnisse)	P_{CAL}	5 cm 10 cm	5,2 (4,3 ¹) 5,2 (4,4 ¹)	36 - 40 26 - 34
Costa Rica, Vulkan Barva (Grieve et al. 1990)	$P_{\text{extrahierbar}}$	0 - 15 cm	$4,0 \pm 0,1^2$ $4,0 \pm 0,4^2$ $3,8 \pm 0,4^2$	$13,6 \pm 8,6$ $1,3 \pm 0,4$ $12,9 \pm 4,9$
Neu Guinea, Bergregenwald, Fläche 1 (Grubb & Edwards 1982b)	$P_{\text{ges}} (HNO_3, HClO_4, H_2SO_4)$ $P_{\text{F-extrahierbar}} (NH_4F)$	0 - 2 cm	6,15	1500 39,2
	$P_{\text{ges}} (HNO_3, HClO_4, H_2SO_4)$ $P_{\text{F-extrahierbar}} (NH_4F)$	5 - 7 cm	6,15	1100 15,2

¹ in 0,1 M KCl gemessen

² in 0,01 M CaCl₂ gemessen

in Wasser und in KCl nicht unbedingt miteinander korrelieren.

Anhand der hier angestellten Vergleiche handelt es sich bei der Versuchsfläche um einen mäßig fruchtbaren Boden (Taxonomía de suelos 1982) mit einem mäßig sauren pH-Wert, mit eher niedrigen Konzentrationen an basischen Kationen, optimalen Konzentrationen von Phosphor und Mangan zumindest im Oberboden sowie einer sehr niedrigen Zink-Konzentration, wobei diese Böden im Vergleich zu Böden in anderen tropischen Wäldern durchschnittliche Konzentrationen an basischen Kationen besitzen (Tabelle 5.2).

5.1.1 Kurze allgemeine Betrachtung von Nährstoffzyklen in tropischen Regenwäldern

Nach Jordan und Herrera (1981) sind die Mechanismen der Nährstoffkreisläufe in den Tropen wie in den gemäßigten Breiten in zwei Extreme zu unterteilen, in die oligotrophe und in die eutrophe Strategie. Als Bewertungskriterium verwenden die Autoren den Calcium-Gehalt in Böden und Blättern. Oligotrophe Strategien sind auf nährstoffarmen, eutrophe Strategien dagegen auf nährstoffreichen Böden verbreitet. Beispielsweise werden viele tropische Wälder in Amazonien (z. B. in Venezuela und in Zentralamazonien) der oligotrophen Strategie zugerechnet, wohingegen Regenwälder in Panama und Costa Rica nach Jordan und Herrera (1981) die eutrophe Strategie repräsentieren. Was den Calcium-Gehalt im Boden betrifft, so kann man den Wald in San Ramón eher zwischen den beiden Extremen ansiedeln. Betrachtet man aber den nur mäßig sauren pH-Wert des Bodens, die günstige KAK, den hohen organischen Anteil und den neueren vulkanischen Einfluß auf den Oberboden, so ist vermutlich eine gute Nachlieferbarkeit der verlorenen Nährstoffe gewährleistet. Das rückt den Wald eher zur eutrophen Kategorie. Leider läßt sich über die Auswaschungsverluste nichts Eindeutiges sagen (Kap. 5.6). Die eutrophe Strategie zeichnet sich auch darin aus, daß z. B. landwirtschaftliche Nutzung möglich wäre - auch wenn es aus ökologischen Gründen keineswegs erwünscht und vorteilhaft ist! -, ganz im Gegensatz zu oligotrophen Systemen, die keine Nährstoffreserven, außer der Humusschicht besitzen. Letztere sind auf Mechanismen mit möglichst geringen Nährstoffverlusten angewiesen, z. B. dicke Wurzelmatten und Mykorrhiza, die Nährstoffe aus zersetzenem organischem Material sofort wieder aufnehmen, Stickstofffixierer in der Wurzelmatte (Jordan und Herrera 1981), außerdem Adaptationen wie skleromorphe, immergrüne Blätter mit einer dicken Kutikula, Wachsüberzug, geringem Wassergehalt und sekundären Inhaltsstoffen (Tukey 1970). Solche Blätter sind weniger empfindlich gegenüber Auswaschungsverlusten. Sie sind z. B. morphologisch durch "drip tips" und physiologisch durch frühe Verlagerung der mobilen Elemente aus alten Blättern in junges Gewebe geschützt. Einige der zuletzt genannten Punkte treffen auch auf die untersuchten Blätter von *E. auriculata* und *P. salticola* zu (vgl. Kap. 5.6).

5.2 Warum nehmen die Gehalte der austauschbaren Elemente in den Bodenproben mit der Tiefe des Bodens ab?

Die Konzentrationen der Elemente Calcium, Kalium, Magnesium und Mangan in den Bodenproben von den Baumstandorten wie auch von den Bodenprofilen nehmen mit der Tiefe ab. Die höchsten Konzentrationen treten in der obersten Schicht bis 5 cm Tiefe auf. Danach beginnen die Konzentrationen deutlich zu fallen. Das setzt sich bis ca. 25 cm Tiefe (Horizont 3) fort, wo schon fast das Minimum erreicht ist. Bei Phosphor lässt sich anhand der Meßwerte ähnliches vermuten (Tabelle 8.1a-c im Anhang). Lediglich bei Zink ist das Ergebnis aufgrund der Meßungenauigkeit (Abschnitt 3.7.3) undeutlich. Eine Konzentrationsabnahme der basischen Kationen mit zunehmender Tiefe des Bodens wurde auch bei Arbeiten in Neu Guinea (Grubb & Edwards 1982b) und Jamaica (Tanner 1977) festgestellt.

Die Konzentrationsabnahme mit der Tiefe kann mehrere Gründe haben. Einerseits lässt der Boden aufgrund seiner dunklen Farbe in den obersten Horizonten erwarten, daß diese Bodenschichten reich an organischer Substanz sind. Das bestätigen die Analysen des Agronomie-Instituts (CIA), das in den obersten drei Horizonten 10% - 18% organische Masse fand. Abgesehen von der Fähigkeit, verschiedene Ionen, die durch Niederschlag, Auswaschung etc. in diese Bodenschicht eingetragen werden, zu absorbieren, enthält organisches Material im allgemeinen auch größere Mengen aus dem Humusbau freigesetzte Nährstoffe, die dann ebenfalls in den obersten Schichten zu finden sind. Außerdem kann man annehmen, daß anionenadsorbierende Verbindungen (z. B. Aluminiumsilikate wie Allophan) in den oberflächennahen Horizonten ebenfalls häufiger anzutreffen sind.

Die Feststellung, daß der pH(KCl)-Wert in 5 cm Tiefe etwas niedriger ist als in 20 cm Tiefe, lässt sich mit der Entstehung von Protonen beim mikrobiellen Abbau toter Biomasse in der oberen Bodenschicht erklären (Scheffer & Schachtschabel 1992). Die höhere Protonenkonzentration erhöht wiederum die Löslichkeit vor allem von Mangan, Zink und Phosphat im Boden. Im übrigen ändern sich die pH-Werte nicht wesentlich mit der Tiefe.

Die effektive KAK (analysiert vom CIA) fällt von ca. 17 mÄ/100g im ersten bis auf ca. 4 mÄ/100g im vierten Horizont ab. Das heißt, die Bedingungen für die Adsorption von Kationen sind in den humusreichen, oberflächennahen Horizonten deutlich am besten.

Die Nährstoff-Akkumulation in den oberen Bodenhorizonten erklärt auch die große Dichte der Feinwurzeln nahe der Oberfläche. In einer Grafik von Meyer und Götsche (1971, verändert von Jordan 1985), welche die Zahl der Feinwurzeln verschiedener europäischer Bodentypen in den dort vorhandenen Horizonten zeigt, ist zu erkennen, daß die Feinwurzeln bei abnehmender Fruchtbarkeit der verschiedenen Böden in den oberflächennahen Horizonten deutlich zunehmen, da sich verfügbare Nährstoffe nahe der Oberfläche konzentrieren.

Vor allem die Kalium-Verfügbarkeit für Pflanzen ist von den jeweils vorherrschenden Tonmineralen abhängig (Kap. 2.3; Scheffer & Schachtschabel 1992), denn Dreischichtminerale sind bessere Austauscher als aluminiumreiche Zweischichtminerale, die in tropischen Böden

häufig anzutreffen sind. Welche Tonminerale im Untersuchungsgebiet vorkommen, ist nicht bekannt. Da der Tonanteil der oberen Horizonte aber sehr niedrig ist (2% - 3%; vgl. Tabelle 4.9a, b und d), wird der Anteil fixierten Kaliums in diesen Schichten eher gering sein. Die Horizonte 3 und 4 enthalten wahrscheinlich wegen des größeren Tongehaltes von 10% - 20% weit mehr fixiertes Kalium, das als Kalium-Reserve dient. In den oberflächennahen Horizonten sind der austauschbare und damit auch der wasserlösliche Anteil des Kaliums am größten. Das erleichtert den Pflanzen dort die Kalium-Aufnahme. Ähnliches gilt auch für Calcium und Magnesium.

Ursache für die höhere Mangan-Konzentration in den obersten Horizonten können neben höherem Gehalt an organischer Masse auch die feuchteren und damit wahrscheinlich reduzierenderen Bedingungen in den obersten Bodenschichten sein.

Da extrahierbares Phosphat im Boden mit der Tiefe abnimmt, ist zu erwarten, daß die Konzentration der Anionenadsorber ebenfalls mit der Tiefe abnimmt. Als Adsorber dienen Hydroxide, Eisen- und Aluminium-Oxide, Tonminerale, darunter besonders Allophan, und organische Verbindungen, wenn sie komplexiertes Fe^{3+} oder Al^{3+} enthalten (Kap. 2.3; Scheffer & Schachtschabel 1992). Das adsorbierte Bodenphosphat bildet in sauren Böden, wie vermutlich auch im Boden des Untersuchungsgebiets, die wichtigste Phosphatquelle für Pflanzen (Scheffer & Schachtschabel 1992). Hier muß man nochmals berücksichtigen, daß mit der CAL-Methode organisch gebundenes Phosphat nicht extrahiert wird.

Bei einem $pH(H_2O)$ -Wert unter 6,5 wird Zink als Zn^{2+} aus organischen Verbindungen freigesetzt (Scheffer & Schachtschabel 1992), daher ist bei Zink eine ähnliche Konzentrationsverteilung wie bei den anderen Kationen, das heißt die höchste Zink-Konzentration im obersten Horizont, zu erwarten.

5.3 Interpretation der Elementkonzentrationen in den Blattproben

Zur Beurteilung des Ernährungszustandes der untersuchten Bäume müssen neben den Ergebnissen aus den Elementverlagerungen zwischen alten und jungen Blättern (Kap. 5.5) auch Vergleichswerte herangezogen werden. Hierfür eignen sich die Grenzwerte für Kulturpflanzen aus tropischen sowie gemäßigten Breiten, die meist Erfahrungswerte aus der Landwirtschaft darstellen. Eine andere Möglichkeit ist die Hinzunahme von Literaturwerten aus Wäldern gemäßigter Breiten und aus weiteren tropischen Regenwäldern.

Der direkte Vergleich ist hier zwar leichter als bei den Bodenproben, weil die Konzentrationsangaben meist in % TG oder mg/kg TG angegeben und außerdem Gesamtaufschlüsse des Pflanzenmaterials verwendet werden. Dennoch treten auch hier meßtechnische Unterschiede auf, weil nicht mit den gleichen Aufschlußreagenzien und meßanalytischen Methoden gearbeitet wird. Der Vergleich wird vor allem dadurch erschwert, daß selten Elementkonzentrationen für Blätter einer bestimmten Baumart angegeben werden, sondern meist Gesamtwerte für eine Gruppe von Individuen, die verschiedene Arten einer Familie, aber auch Arten ohne taxonomischen Zusammenhang repräsentieren können (vgl. Tabelle 5.5). Außerdem ist es nicht möglich, mit einigen Probenentnahmen an Bäumen im Wald optimale Konzentrationsbereiche der bestimmten Elemente für die Bäume zu ermitteln. Die Werte aus Tabelle 5.5 sollen daher nur als Bewertungshilfe dienen. Eines der größten Probleme liegt allerdings in der Varianz der Elementkonzentrationen zwischen den Individuen sowie zwischen den einzelnen Blättern. Man muß bei Betrachtung der Mittelwerte immer bedenken, daß die Streuungen groß sind.

Gemessen an den allgemeinen Erfahrungswerten für Kulturpflanzen (Abschnitt 2.3.1 bis 2.3.6) sind in den Blättern die Konzentrationen aller Elemente außer Phosphor in einem optimalen bis niedrigen Bereich.

Betrachtet man nun z. B. die Elementgehalte gerade ausgereifter Blätter einiger in der Tropen angebauter Pflanzen (Tabelle 5.4.13 in Bergmann 1992), so findet man die geringsten Phosphatgehalte (0,1% - 0,2% TG) bei Kakao, Kaffee, Eukalyptus und einer amerikanischen Kiefernart (*Pinus elliotti*). Die beiden zuletzt genannten Arten kommen auch mit wenig Kalium (1% TG) und die Kiefer außerdem mit wenig Calcium (0,3% - 0,5% TG) und Magnesium (0,15% - 0,20% TG) aus. Die Gehalte dieser Elemente, abgesehen derjenigen von Phosphor, liegen in dem gleichen Größenbereich wie bei *E. auriculata* und *P. salticola*. Es ist auffällig, daß gerade der Eukalyptusbaum mit 500 - 600 mg Mn / kg TG eine ähnlich hohe Konzentration wie *P. salticola* enthält. Beide Arten gehören zur Familie der Myrtaceae. Man könnte nun an weiteren Myrtaceen untersuchen, ob es sich um ein familienspezifisches Merkmal handelt. Besonders wenig Zink enthalten Baumwolle, Mais und Kaffee (10 - 20 mg/kg TG). Zink-Konzentrationen in Blättern von *P. salticola* und *E. auriculata* sind nur wenig höher.

Eine andere Vergleichsmöglichkeit sind Waldbäume der gemäßigten Breiten (Tabelle 5.4.11 in Bergmann 1992), z. B. Buche, Ahorn, Pappel, Birke und Eiche, aber auch einige

Tabelle 5.5: Die Konzentrationen der sechs Elemente Ca, K, Mg, Mn, P, und Zn in mg/kg TG in Baumblättern aus acht verschiedenen Regenwäldern.

Gebiet	Ca	K	Mg	Mn	P	Zn	Anmerkung
Regenwald bei San Carlos, Venezuela (Golley et al. 1980b)	1090 ± 681	3799 ± 1316	1054 ± 419	153 ± 89	570 ± 132	11 ± 3	Durchschnitt (28 Arten)
"Terra Firme"-Wald in Brasilien (Golley et al. 1980a)	4537 6576	6567 4043	3855 4201	87 154	469 450	13 15	in Myrtaceen in Rubiaceen
Zentralamazonien, Brasilien (Klinge 1985)	1000 - 7000	2000 - 9000	1500 - 3500	-	300 - 900	-	je nach Baumart (insgesamt 14 Arten)
Bergregenwald von New Guinea (Grubb & Edwards 1982a)	15000 ± 1500	7700 ± 700	3100 ± 400	-	860 ± 40	-	im Durchschnitt für verschiedene Bäume (8 Arten)
Regenwald im NO Kolumbiens (Golley et al. 1978)	3905 3550	10210 11520	3175 5630	31 27	593 561	229 125 (hoch!)	Kronenblätter Unterwuchs
Sekundärwälder in Guatemala und Panama (Snedaker & Gamble 1969)	1000 - 20000	1000 - 20000	3000 - 13000 (sehr hoch!)	10 - 200	100 - 200	20 - 50	je nach Baumart (18 Arten, darunter auch Sträucher)
Bergregenwälder auf Jamaika (Tanner 1977) ³ "Mull Ridge Forest"	15300 5100	23300 9500	6700 2100	610 60	900 800	-	<i>Palicourea alpina</i> ¹ <i>Eugenia virgultosa</i> ²
Prämontaner Regenwald in Costa Rica (eigene Ergebnisse)	5390 ± 2430 9700 ± 3230	11490 ± 3700 7780 ± 3180	2320 ± 670 2250 ± 570	243 ± 124 536 ± 273	667 ± 167 531 ± 126	30 ± 8 19 ± 5	<i>Elaeagia auriculata</i> ¹ <i>Plinia salticola</i> ²

¹ Rubiaceae

² Myrtaceae

³ In dieser Arbeit sind noch zahlreiche weitere Arten untersucht worden

Nadelbäume. Deren Phosphor-Gehalte liegen zwischen 0,1% und 0,3% TG. Kalium-Gehalte liegen zwischen 1% und 1,5 % TG, Magnesium-Gehalte zwischen 0,15% und 0,4% TG und Calcium-Gehalte zwischen 0,3% und 1,5% TG. Die Mangan-Konzentrationen erreichen nur bei den Nadelbäumen 500 mg/kg TG und mehr. Die Zink-Gehalte liegen im allgemeinen bei 15 bis 50 mg/kg TG.

Betrachtet man desweiteren die Konzentrationen der sechs Elemente in Blättern von Bäumen anderer tropischer Regenwälder, so bewegen sich die hier ermittelten Meßwerte für Calcium, Magnesium, Kalium, Phosphor und Zink eher in einem mittleren Konzentrationsbereich (Tabelle 5.5). Besonders auffällig ist wieder die hohe Mangan-Konzentration in den Blättern von *Plinia salticola*. Lediglich bei *Palicourea alpina* (Rubiaceae) in Jamaika (Tanner 1977) sind in der Literatur ähnlich hohe Mangan-Konzentrationen gefunden worden. Aufgrund sehr ähnlicher Methoden sind die Elementkonzentrationen aus der Studie von Drechsel und Zech (1991) gut vergleichbar mit den eigenen Ergebnissen. Die Autoren bestimmten die Gehalte der Elemente N, P, S, Ca, K, Mg, Mn, Fe, Cu, B, Zn und Al in den reifen Blättern von 40 tropischen und subtropischen Baumarten, die zur Aufforstung verwendet werden. Sie ermittelten niedrige und mittlere Element-Konzentrationen für jede Baumart, außerdem hohe und toxische Gehalte der Elemente Al, Mn, B und Fe. Im Vergleich zu den Werten aus dieser Studie sind die in San Ramón ermittelten Phosphor-Konzentrationen in *E.-auriculata*-Blättern und *P.-salticola*-Blättern niedrig, die Konzentrationen der Kationen in den Blättern beider Arten optimal und die Mangan-Konzentration bei *P. salticola* hoch. In der Arbeit von Drechsel und Zech zeigt sich auch deutlich, wie stark die Konzentrationsbereiche einzelner Elemente zwischen den Baumarten schwanken. Das verdeutlicht, wie aussichtslos es ist zu versuchen, genau umrissene allgemeine Grenzwerte zu bestimmen, die auf alle Baumarten zutreffen sollen.

Aus diesen Gegenüberstellungen geht hervor, daß die Konzentration der Elemente Calcium, Magnesium, Kalium und Zink gut mit einheimischen Gehölzen sowie mit tropischen Kulturpflanzen und unter diesen wieder besonders mit Eukalyptus übereinstimmen. So hohe Mangan-Konzentrationen wie bei *P. salticola* sind dagegen lediglich in Nadeln von Coniferen (z. B. Linde, Fichte und Douglasie) und in der tropischen Baumart *Palicourea alpina* in Jamaika zu finden. Es zeigt sich bisher auch, daß vor allem Phosphor in den Blättern von *E. auriculata* und *P. salticola* äußert niedrig konzentriert ist. Außer im Vergleich zu anderen Waldbäumen im Primärwald (Tabelle 5.5) besitzen alle vorher genannten Pflanzen Konzentrationen > 0,1% TG Phosphor in den Blättern.

Eine Anpassung von Pflanzen an niedrige Phosphor-Gehalte ist die Abgabe von organischen Säuren (Dinkelacker et al. 1989; Hedley et al. 1982), Reduktoren und Chelatoren durch die Wurzeln, die Fe-/Al-Phosphate lösen sowie die Metallionen komplexieren (Gierson & Attiwell 1989). Leider läßt sich hierzu anhand der vorliegenden Messungen keine Aussage machen. Bei geringen Phosphor-Gehalten in Baum und Boden nehmen außerdem VA-Mykorrhizen an Bedeutung zu. Denn sie führen zu einer erhöhten Phosphor-Aufnahme-Effizienz

(Sanchez & Salinas 1981). Die Infektionsrate nimmt mit abnehmender Phosphatverfügbarkeit im Boden zu (Abschnitt 2.3.5). Das führt daher, daß Pflanzen bei Phosphormangel über ihre Wurzeln reduzierte Zucker und Aminosäuren abgeben, was wiederum mit der Infektionsrate durch Mykorrhizen korreliert (Marschner 1990). Eine Infektion von Baumwurzeln in der Reserva ist deshalb denkbar. Die Betrachtung der Bodenoberfläche ergab, daß beide Arten über weitverbreitete Feinwurzeln verfügen, die eine große Aufnahmefläche für Ionen bieten. Der Grund für die Anhäufung der feinen Wurzeln beider Arten in der Nähe der Oberfläche ist das dort befindliche Nährstoff-Reservoir. Im Sinne der Hypothese von Baylis (1975) und deren Prüfung für tropische Bäume durch St. John (1980) nimmt die Infektion durch VA-Mykorrhiza mit zunehmender Dichte und Länge feiner Wurzelhaare ab und umgekehrt. Genauere Untersuchungen über die Wurzeldichte und über die VA-Mykorrhiza-Infektion sind notwendig, um diese Sachverhalte zu klären.

Für einen guten allgemeinen Versorgungszustand sprechen die fehlenden Korrelationen zwischen den Elementkonzentrationen im Boden und in den Blättern. Dieses Ergebnis deutete sich bereits bei der Beobachtung an, daß es zwar Konzentrationsunterschiede der Elemente zwischen den Reliefstandorten im Boden (höchste Konzentrationen von Ca, K, Mg und Mn im Tal bzw. P auf dem Kamm), nicht aber in den Blättern gibt. Bei ausreichender Versorgung der Bäume, scheinen die Ionengehalte der Blätter also nicht durch die austauschbaren Ionen im Boden kontrolliert zu werden. Diese Unabhängigkeit kann bedeuten, daß für die pflanzliche Ernährung immer ausreichend Nährstoffe im Boden gelöst sind und jegliche Konzentrationsveränderung im Boden darüber hinaus für die einzelne Pflanze keine Rolle spielt. In diesem Sinne ist die Versorgung der Pflanze in einem Sättigungsbereich, und keines der untersuchten Elemente außer eventuell Zink (Nachweisgrenze! Abschnitt 3.7.3) im Minimumsbereich. Damit zeigt sich auf den ersten Blick ein ähnliches Bild, wie es aus Wäldern in Zentralamazonien (Herrera et al. 1978) bekannt ist: Der geschlossene Nährstoffkreislauf spielt sich relativ unabhängig vom Boden ab. Mykorrhiza, weit verbreitete, dicke Wurzelgeflechte und schnelle Abbauvorgänge ermöglichen dort diesen Kreislauf (Golley et al. 1978). Der bedeutendste Unterschied zwischen diesen Wäldern ist aber, daß die Böden in Zentralamazonien extrem nährstoffarm sind ($< 100 \text{ mg Ca / kg TG}$) und damit nach Jordan & Herrera (1981; vgl. Kap. 5.1) der oligotrophen Strategie angehören, wohingegen der Boden in San Ramón schon als mäßig fruchtbar bezeichnet werden kann (Bertsch 1987, Kap. 5.1 und Kap. 2.1, Taxonomía de suelos 1982). Deshalb muß die obengenannte Annahme, es könne sich wie in Zentralamazonien um einen nahezu geschlossenen Nährstoffkreislauf handeln, wieder in Frage gestellt werden. Denn die momentane Unabhängigkeit der Bäume von den Nährstoffkonzentrationen im Boden in San Ramón, falls sie überhaupt gegeben ist (vgl. weiter unten), funktioniert eben aufgrund der guten Versorgung der Bäume durch die Nährstoffe im Boden, nicht unbedingt deshalb, weil Auswaschungsverluste minimiert werden und aus dem Waldboden ausgewaschene Nährstoffe sofort aus der Humusschicht wieder aufgenommen werden.

Eine Studie, in der die absoluten Gehalte verschiedener Elemente, darunter auch Ca, K, Mg, Mn, P und Zn, in Baumblättern und Böden untersucht wurden, stammt von Golley et al. (1978) und wurde in Kolumbien durchgeführt. Sie fanden bei keinem dieser Elemente eine Korrelationen zwischen Vegetation und Boden, abgesehen von einer schwachen positiven Korrelation bei Kalium. An dieser Stelle soll nochmals darauf hingewiesen werden, daß die verschiedenen Extraktionsmethoden unterschiedliche Fraktionen dieser Elemente im Boden erfassen. Die ausbleibenden Korrelationen mit den Elementkonzentrationen in den Blättern können auch lediglich Ausdruck ungeeigneter Extraktionsmethoden sein. Zumindest bei den Spurenelementen und Phosphor ist es wahrscheinlich, daß die Pflanzen einen größeren Teil der Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen, als mit dem Ammoniumacetat-Extrakt ermittelt wurde. Es ist jedoch ebenfalls möglich, daß trotz geeigneter Extraktionsmethoden und latentem Mangelzustand der Bäume keine Korrelationen zwischen den Elementkonzentrationen im Boden und Blatt sichtbar werden. Betrachtet man den Boden und das Blatt im Nährstofffluß, so fällt auf, daß der Boden ein stabiles chemisches Gleichgewicht besitzt. Verluste können schnell wieder ausgeglichen werden. Das Blatt ist dagegen ein kurzlebiges Organ, daß im ständigen Umbau begriffen ist und daher empfindlich reagiert. Allerdings ist es im Gegensatz zu einjährigen Pflanzen zumindest den Bäumen möglich, einen erhöhten Nährstoffbedarf, der durch Auswaschung oder durch Wachstum entsteht, kurzfristig auszugleichen, indem Nährstoffe aus dem Speichergewebe nachgeliefert werden. Dieser Puffer ermöglicht es der Pflanze, nicht unmittelbar von den verfügbaren Elementen im Boden abhängig zu sein. Wegen dieser unklaren Situation sollte der Ernährungsstatus der Pflanzen nicht aufgrund der negativen Ergebnisse der Korrelationsanalysen beurteilt werden.

Nach dem Vergleich der Elementkonzentrationen aus den obengenannten Studien kristallisieren sich die drei Elemente Phosphor, Zink und Kalium als mögliche Mangelfaktoren heraus. In Kapitel 5.5 werden sie zusammen mit den Verlagerungen von Elementen zwischen alten und jungen Blättern nochmals diskutiert.

5.4 Wie lassen sich die Konzentrationsunterschiede der Elemente zwischen den beiden Arten erklären?

Nach einer eher allgemeinen Betrachtung der Elementkonzentrationen in den Blättern, soll nun etwas näher auf die Konzentrationsunterschiede zwischen den Baumarten eingegangen werden.

Die Blätter beider Baumarten unterscheiden sich voneinander in den Konzentrationen der fünf Elemente Calcium, Kalium, Mangan, Phosphor und Zink. Dieser Befund weist auf Unterschiede in biochemischen und physiologischen Merkmalen zwischen den beiden Arten hin. Daß unterschiedliche Nährstoffzusammensetzungen in Blättern mit Unterschieden in der Nährstoffaufnahme zusammenhängen, fanden Van Den Bergh & Braakhekke (1978) bei Versuchen mit *Chrysanthemum leucanthemum* (Asteraceae) und *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) heraus. Bei diesem Versuch wuchsen die Pflanzen in reziprok gestaffelten Ca-K-Mischlösungen, doch auch unter diesen fast identischen Ernährungsbedingungen wurde von der einen Art mehr Kalium und von der anderen mehr Calcium aufgenommen. Die unterschiedlichen Nährstoffaufnahmeraten können darauf zurückzuführen sein, daß die beiden Arten zwei verschiedenen Familien angehören. Kinzel (1982) bezeichnet die Gesamtheit der physiologischen Eigenschaften, die den zu einer taxonomischen Einheit (z. B. Familie) gehörenden Individuen gemeinsam sind, als "Physiotypus". Ganz im Gegensatz zu dem obengenannten Versuch herrschen in den untersuchten Waldböden sehr heterogene Bedingungen in bezug auf die Konzentrationen der Nährstoffelemente, die sich in den hohen Varianzen der Meßwerte widerspiegeln. Dennoch lassen sich die Elementkonzentrationen im Boden zwischen den Standorten der beiden Arten nicht unterscheiden. Die verschiedenen Nährstoffkonzentrationen in den Blättern der beiden Arten sind daher ebensowenig auf verschiedene Ernährungsbedingungen zurückzuführen wie im oben erwähnten Versuch. Möglicherweise gehören die beiden Arten *P. salticola* und *E. auriculata* nach dem obengenannten Konzept von Kinzel zwei verschiedenen Physiotypen an. Die Unterschiede in den Elementkonzentrationen müssen aber nicht von familiären Gegebenheiten herrühren. Denn auch Arten einer Gattung können sich in diesem Punkt unterscheiden. Die Konzentrationsunterschiede können schon durch etwas andere Sonnenexponierung und daraus resultierenden unterschiedlichen Transpirationsraten hervorgerufen werden. Es ist auch naheliegend anzunehmen, daß das Gewebe der gesammelten Blätter unterschiedlich zwischen den Arten ausdifferenziert ist und allein schon deshalb unterschiedliche Elementkonzentrationen gemessen wurden.

Insgesamt besitzen Blätter von *E. auriculata* höheren Kalium-, Phosphor- und Zink-Konzentrationen. Blätter von *P. salticola* hingegen besitzen höhere Calcium- und Mangan-Konzentrationen. Die in etwa gleichen Magnesium-Konzentrationen in den Blättern beider Baumarten weisen auf ähnliche Magnesium-Aufnahmeraten hin.

Für die höhere Calcium-Konzentration in den Blättern von *P. salticola* gegenüber *E.-*

auriculata-Blättern kann es mehrere Gründe geben: Calcium könnte unterschiedlich in den Organen der beiden Arten verteilt und bei *P. salticola* in stärkerem Maße als Calcium-Oxalat in Vakuolen der Blätter festgelegt sein. Denkbar ist auch ein Zusammenhang zwischen der Calcium-Konzentration und der Mangan-Konzentration in den Blättern. Aufgrund der optimalen Calcium-Konzentration in den Blättern von *P. salticola*, kann man außerdem davon ausgehen, daß kein durch Mangan hervorgerufener Calcium-Mangel vorliegt. Ob Calcium von den Wurzeln von *P. salticola* in stärkerem Maße aufgenommen wird als bei *E. auriculata*, ist anhand der vorliegenden Ergebnisse nicht zu klären.

Die Mangan-Konzentration in den Blättern beider Arten sind im Vergleich zu Untersuchungen in anderen Regenwäldern sehr hoch (Tabelle 5.5). Da die Mangan-Konzentration in den alten Blättern von *P. salticola* die obere Grenze des optimalen Gehalts für Kulturpflanzen überschreitet ($> 500 \text{ mg/kg TG}$; Marschner 1990), kann *P. salticola* als Mangan-Akkumulator angesehen werden. Da weder an den untersuchten noch an weiteren Individuen dieser Art Besonderheiten wie Chlorosen, Nekrosen oder starker Insektenbefall auffielen, wirkt die hohe Mangan-Konzentrationen in der Pflanze zumindest nicht sichtbar toxisch. Aus dem gleichen Grund ist vermutlich induzierter Calcium- oder Magnesium-Mangel durch hohe Mangan-Konzentrationen auszuschließen. Mit diesen Elementen scheinen die Bäume ausreichend versorgt zu sein. Wahrscheinlich ist dagegen, daß es sich bei *P. salticola* um eine mangantolerante Baumart handelt. Mangantolerante Pflanzen zeichnen sich durch Anpassungen im Sproßgewebe, nicht durch eine Veränderung der Aufnahmeraten aus (Marschner 1990). Eine solche Mangan-Toleranz kann sich z. B. in der gleichmäßigen Mangan-Verteilung im Blatt im Gegensatz zu einer punktförmigen äußern (Horst 1983). Oder Mangan wird durch Oxidation von Bindungsstellen entfernt, kompartimentiert und auf diese Weise stoffwechselaktiv (Memon et al. 1980). Im allgemeinen sind Schwankungen in der Mangan-Konzentration von Art zu Art auf unterschiedliche Redoxpotentiale der Pflanzenwurzeln und saure Wurzelausscheidungen der Pflanzenarten sowie auf verschiedene pH-Werte im Boden zurückzuführen (Kap. 2.3; Römhild et al. 1982; Marschner & Römhild 1983; Römhild 1986; Schaller 1986). Godo & Reisenauer (1980) fanden heraus, daß Pflanzen auf Böden mit unterschiedlichen pH(H₂O)-Werten auch unterschiedliche Mangan-Gehalte im Sproß aufweisen. Über Redoxpotential und Wurzelausscheidungen liegen keine Daten vor. Was den pH(H₂O)-Wert betrifft, so schwankt er zwischen 4,7 und 6,1, ist aber nicht zwischen den Standorten der beiden Baumarten zu unterscheiden. Da bei einem pH-Wert unter ca. 5,5 der Mangan-Gehalt in der Bodenlösung ansteigt (Bergmann 1988), könnten die vergleichsweise hohen Mangan-Konzentrationen in den Blättern beider Arten mit einer höheren Konzentration in der Bodenlösung zusammenhängen. Betrachtet man die Konzentration austauschbaren Mangans im Boden, so fällt allerdings auf, daß die Konzentration nicht sonderlich hoch ist (vgl. Kap. 5.1). Die Konzentrationsunterschiede zwischen beiden Arten lassen sich damit aber ohnehin nicht erklären, da sich die Böden um *P. salticola* und um *E. auriculata* weder in ihren Mangan-Konzentrationen noch im pH-Wert wesentlich voneinander unterscheiden. Möglich

ist, daß *P. salticola* in der unmittelbaren Umgebung der Wurzeln mit ihren Wurzelexudaten ein saureres und reduzierenderes Milieu schafft als *E. auriculata*. Allerdings könnte man dann bei *P. salticola* auch höhere Phosphat-Konzentrationen als bei *E. auriculata* erwarten, was aber nicht der Fall ist. Eine weitere Ursache für wechselnde Mangan-Gehalte in Pflanzen kann die Durchfeuchtung des Bodens sein (Schilling & Beer 1967; Beer 1969; Schild et al. 1977; Alva & Bille 1979). Im vorliegenden Fall trifft die zuletzt genannte Erklärung vermutlich nicht zu, da die Bäume auf dem deutlich feuchteren Standort im Tal keine höheren Mangan-Gehalte in den Blättern enthalten als an den anderen Standorten (vgl. Abschnitt 4.3.3). An dieser Stelle wird z. B. auch die fehlende Korrelation zwischen den Mangan-Gehalten im Boden und im Blatt deutlich.

Die höheren Zink-Konzentrationen von *E.-auriculata*-Blättern im Vergleich zu *P.-salticola*-Blättern hängen möglicherweise mit höheren Konzentrationen anderer, antagonistisch wirkender Ionen in *P.-salticola*-Blättern zusammen (vgl. Abschnitt 2.3.6). Kationen wie Mangan und Eisen könnten um die Bindungsplätze an der Wurzeloberfläche konkurrieren, was für Zink vor allem deshalb nachteilig sein kann, weil die Zink-Konzentration im Boden gering ist.

5.5 Wie kommen die Konzentrationsunterschiede zwischen alten und jungen Blättern zustande, und welche Rückschlüsse lassen die Ergebnisse auf die Nährstoffversorgung der Bäume zu?

Die Nährstoffverlagerungen zwischen jungen und alten Blättern sollen als Zeiger für die Nährstoffversorgung der Bäume dienen und stehen im Zusammenhang mit den vorher diskutierten Ergebnissen.

Die Konzentrationen der Elemente Calcium, Magnesium und Mangan sind in alten Blättern höher als in jungen Blättern. Dagegen enthalten junge Blätter höhere Konzentrationen an Kalium und Phosphor als alte. Bei Zink ist das Ergebnis nicht so eindeutig.

Der Grund für die Anhäufung von Calcium in alten Blättern liegt in der äußerst geringen Phloemmobilität (Marschner 1990; Bergmann 1988; Abschnitt 2.3.1). Calcium wird über den Transpirationsstrom angeliefert und, falls es nicht für die Stabilisierung von Membranen, zur Komplexbildung und zur Enzym-Aktivierung verwendet wird, als Calciumoxalat bzw. -phosphat in die Zellvakuolen eingelagert. Aus den alten Blättern kann Calcium dann nicht wieder verlagert (remobilisiert) werden (Marschner 1990). Grubb & Edwards (1982a) untersuchten im Bergregenwald von Neu Guinea Blätter dreier Baumarten hinsichtlich der Konzentrationsverschiebung von Calcium zwischen Blättern unterschiedlichen Alters. Sie fanden bei allen drei Arten Konzentrationszunahmen von sehr jungen zu sehr alten Blättern. Da die Calcium-Konzentrationen in den jungen Blättern von *P. salticola* und *E. auriculata* über 0,4% TG liegen und die jungen Blätter keine Mangelsymptome aufweisen, kann man von einer ausreichenden Calcium-Versorgung ausgehen.

Die Konzentrationsverschiebung zugunsten der jungen Blätter bei Kalium zeigt sich ebenfalls bei der Untersuchung von Grubb & Edwards (1982a). Bei allen drei dort untersuchten Baumarten nahmen die Kalium-Konzentrationen von jungen zu alten Blättern hin ab. Kalium ist sehr phloemmobil und wird aus alten in junge Blätter verlagert (Marschner 1990; Abschnitt 2.3.2). Für verschiedene tropische Bergregenwälder wurde eine Remobilisierung von 34% - 77% aus Blättern vor dem Laubfall nachgewiesen, nämlich in Neu Guinea (Grubb & Edwards 1982a), Jamaika (Tanner 1977) und Kolumbien (Veneklaas 1991). Vor allem bei mäßiger bis schlechter Kalium-Versorgung sind die höchsten Kalium-Gehalte in jungen Blättern zu finden, die aufgrund des aktiven Stoffwechsels einen hohen Kalium-Bedarf besitzen (Koch & Estes 1976). Der Kalium-Gesamtgehalt der Blätter ist mit 0,5 bis 1,0% TG je nach Art (vgl. Kap. 5.3) vergleichsweise niedrig. Insgesamt betrachtet ist daher bei den untersuchten Bäumen Kalium-Mangel in Betracht zu ziehen.

Magnesium ist ebenfalls ein gut remobilisierbares, phloembewegliches Element (Abschnitt 2.3.3). Der Befund, daß die höheren Magnesium-Konzentration in alten Blättern der beiden Arten zu finden sind, steht im Einklang mit den Untersuchungen von Grubb & Edwards (1982a). Dieses Konzentrationsverhältnis deutete sich auch schon an der dunkleren Grünfärbung der alten Blätter gegenüber den jungen Blättern an, was auf höhere Chlorophyllgehalte in den alten

Blättern hinweist. Das Magnesium wird wahrscheinlich erst zu einem späteren Zeitpunkt aus den alten in die jungen Blätter verlagert. Wegen dieser Magnesium-Verteilung und des Gehaltes von 0,2% bis 0,3% TG kommt Magnesium als Mangelfaktor nicht in Frage.

Höhere Mangan-Konzentration in alten Blättern als in jungen sind aus anderen Untersuchungen in den Tropen und in den gemäßigten Breiten bekannt. Mangan ist ein schlecht phloemmobiles und kaum remobilisierbares Element (Hill 1980). Daher reichert es sich in altem Blattgewebe an. *P. salticola* enthält von den zwei Arten die weitaus höhere Mangan-Konzentration (ca. 800 mg/kg TG). Die Mangan-Konzentration der alten Blätter *P. salticolas* übersteigt damit auch die Grenze, die für die Ernährung von Kulturpflanzen angegeben wird (20 bis 500 mg/kg TG). Da das Mangan nicht äußerlich toxisch wirkt, scheint *P. salticola* höhere Mangan-Konzentrationen zu tolerieren (vgl. Kap. 5.4). Die Mangan-Versorgung gilt als gesichert.

Junge Blätter besitzen höhere Phosphorkonzentrationen, da Phosphor größtenteils in junge oberirdische Pflanzenorgane transportiert wird (Mengel 1991). Organisches Phosphor kann auch aus alten Blättern remobilisiert und dann in junge Blätter transportiert werden. Eine solche Verlagerung zeigt mangelnde Phosphor-Versorgung an. Nach Chapin (1980) werden sogar bis zu 90% des Phosphors aus den alten Blättern vor dem Laubfall remobilisiert. Studien in verschiedenen tropischen Bergregenwäldern bestätigen das: In einem kolumbianischen Bergregenwald (Veneklaas 1991) wurden 45% - 60% des Phosphors aus reifen Blättern bis zum Blattabwurf remobilisiert; und aus Neu Guinea (Grubb & Edwards 1982a) und Jamaica (Tanner 1977) sind ähnliche Werte bekannt. Der im Vergleich zu den Literaturwerten für Kulturpflanzen (0,1% - 0,7% TG; Marschner 1990) geringe Phosphor-Gehalt, weist zwar auf Phosphor als Minimumfaktor hin (vgl. Kap. 5.3), dieser Befund steht aber im Gegensatz zur Phosphatkonzentration im Oberboden, die für Pflanzenernährung als optimal angesehen werden kann (vgl. Kap. 5.1; Bertsch 1987; Scheffer & Schachtschabel 1992). Die Phosphor-Konzentration ist im Vergleich zu Blättern von Bäumen aus anderen Regenwäldern durchschnittlich (0,01% bis 0,09% TG; Tabelle 5.5, vgl. Kap. 5.3), was zu der Annahme führt, daß Bäume tropischer Wälder an geringere Nährstoffkonzentrationen, insbesondere an geringe Phosphor-Konzentrationen, angepaßt sind. Die Bäume könnten sich in einem Zustand latenten Mangels befinden, der sich lediglich in langsameren Wachstum äußert und sonst symptomfrei bleibt (Römhild, pers. Mitt.). Der Gehalt austauschbaren Phosphats in den obersten Bodenschichten wurde nach Bertsch (1987) und nach deutschen Richtlinien (Scheffer & Schachtschabel 1992) als optimal diagnostiziert (vgl. Kap. 5.1). So gesehen ist Phosphor-Mangel aufgrund schlechten Angebots im Boden unwahrscheinlich. Für eine gesicherte Aussage müssen zusätzlich Daten über die Verbreitung der Feinwurzeln, da Phosphor ja nur über Diffusion aufgenommen wird, und über Mykorrhiza erhoben werden (Abschnitt 2.3.5). Schließlich ist die hohe Phosphatkonzentration nur auf die oberste Bodenschicht begrenzt. In dieser Bodenschicht ist eine hohe Konkurrenz um Phosphor und andere Nährelemente zwischen Pflanzenwurzeln und Mikroorganismen zu erwarten. Daher sind wahrscheinlich VA-Mykorrhizen auch hier von Vorteil für die Phosphat-Aufnahme (vgl. Stark & Jordan 1978). Der tatsächliche Phosphor-Ernährungszustand der Bäume

ließe sich nur mit gezielter Düngung ermitteln.

Die gemessenen Zink-Konzentrationen lassen keine klaren Zink-Konzentrationsunterschiede in Abhängigkeit vom Blattalter erkennen. Zink gehört ähnlich wie Mangan zu den weniger phloembeweglichen Elementen (Hill 1980), kann aber im Gegensatz zu Mangan während des Alterungsprozesses (Seneszenz) im Blatt remobilisiert werden, vorausgesetzt, die Pflanze ist angemessen mit Zink versorgt. In den jungen Blättern von *P. salticola* ist die Zink-Konzentration höher als in den alten. Für eine Zink-Verlagerung aus alten Blättern in junge ist es allerdings sehr früh, da die alten Blätter für solche Prozesse wahrscheinlich noch nicht alt genug sind. Zink könnte auch aus den alten Blättern zu einem höheren Grad ausgewaschen worden sein. Da Zink nicht sonderlich auswaschungsgefährdet ist (Tukey 1970), ist dies jedoch unwahrscheinlich (vgl. Kap. 5.6). Bei *E. auriculata*-Blättern sind in den alten Blättern die höheren Zink-Konzentrationen ermittelt worden. Toxische Wirkungen in der Pflanze sind bei solch niedrigen Konzentrationen ausgeschlossen. Eine höhere Zink-Konzentration in alten Blättern fanden auch Rahimi und Bussler (1979) bei neun untersuchten Kulturpflanzenarten. Sie erklären dies mit der mangelnden Verlagerungsfähigkeit des Zinks aus den alten Blättern, die vor allem bei Pflanzen mit Zink-Mangel zutrifft. Das stimmt mit Untersuchungen von Hill (1980) überein. Zink-Mangel ist schon deshalb bei *E. auriculata* und *P. salticola* in Betracht zu ziehen, weil allein die Konzentration in den Blättern mit ca. 30 mg/kg TG bzw. 15 mg/kg TG je nach Art an der unteren Grenze für Kulturpflanzen und Bäume liegen (vgl. Kap. 5.3).

Wenn man sich hauptsächlich auf die Konzentrationen der untersuchten Elemente in den Blättern der Bäume stützt und die Elementverlagerungen zwischen alten und jungen Blättern betrachtet, dann zeigt sich folgendes Bild: Die Calcium-, Magnesium- und Mangan-Versorgung ist ausreichend, Kalium liegt an der Grenze zum Mangel, und Zink und Phosphor könnten wachstumsbegrenzende Faktoren darstellen. Offensichtlich zeigen die Bäume keinerlei Mangelsymptome, daher lässt sich abschließend sagen, daß sie sich entweder in einem Zustand latenten Mangels befinden, der sich lediglich in langsamem Wachstum äußert, oder daß die Bäume tatsächlich nicht mehr Nährstoffe benötigen.

5.6 Sind Auswaschungen von Ionen aus Boden und Blatt nachweisbar?

Diese Frage ist für einen Regenwald von großer Bedeutung, da die hohen und weitgehend sauren Niederschläge potentiell große Mengen von Nährstoffen aus Boden und Pflanzenmaterial auswaschen können, und dadurch diese Nährstoffe dem direkten Nährstoffkreislauf des Waldes entzogen werden.

Auf den ersten Blick scheint keine Auswaschung der untersuchten Elemente außer bei Mangan aus dem Boden sichtbar. Denn die Konzentrationen der fünf Elemente Calcium, Kalium, Magnesium, Phosphor und Zink unterscheiden sich nicht zwischen Trocken- und Regenzeit. Indirekt kann dennoch Auswaschung bei den Kationen auftreten, da sich diese Elemente im Tal anhäufen. Für Zink ist das leider aufgrund der Meßproblematik (Abschnitt 3.7.3) nicht nachzuweisen.

Gerade bei Calcium und Magnesium wurden erkennbare Auswaschungen erwartet: bei Calcium, weil bei hohem CO_2 -Partialdruck im Boden durch die Aktivität von Mikroorganismen die CaCO_3 -Löslichkeit erhöht wird (Scheffer & Schachtschabel 1992), und bei Magnesium, weil es aufgrund seiner dicken Hydrathülle nur unspezifisch an Bodenkolloide binden kann. Daß die Kationen tatsächlich ausgewaschen werden, deutet sich in der höheren Konzentration der Elemente Calcium, Kalium, Magnesium und Mangan im Tal an. Aus oberflächennahen Bodenschichten der Hänge und Kämme werden die Kationen vermutlich durch angesäuerten Niederschlag und Kohlensäure ausgespült und im Tal angereichert. Aus den gleichen Gründen ist zu erwarten, daß sich auch Zink im Tal ansammelt.

Mangan ist aufgrund der feuchten und damit eher reduzierenden Umgebung und des mäßig sauren Bodens in Form von Mn^{2+} zu erwarten. Da Mn^{2+} im Boden sehr beweglich ist, was die Aufnahme durch Pflanzen erleichtert, ist es in dieser Form allerdings auch auswaschungsgefährdet (Bergmann 1988). Die Mangan-Konzentration ist in der Regenzeit deutlich geringer als in der Trockenzeit. Da die pH-Werte in der Regenzeit nicht entsprechend dem Konzentrationsabfall ansteigen und so zu einer geringeren Konzentration von Mn^{2+} in der Bodenlösung beitragen könnten, spricht die Konzentrationsabnahme deutlich für eine Auswaschung dieses Kations. Dieser Auswaschungseffekt bestätigt sich außerdem durch die höhere Mangan-Konzentrationen im Tal als in den umliegenden, höher gelegenen Reliefstandorten. Die höheren Mangan-Konzentrationen in den obersten Bodenschichten (bis ca. 25 cm) im Tal lassen außerdem vermuten, daß die Redoxbedingungen und damit Feuchte, Durchlüftung, Dichte, organische Masse und pH-Wert von den anderen Reliefstandorten abweichen. Die Nähe zum San Lorencito erklärt den feuchteren Boden und damit ein wahrscheinlich reduzierenderes Milieu. Dagegen unterscheidet sich der pH-Wert im Tal nicht wesentlich von dem der anderen Reliefstandorte.

Phosphat ist in Böden mit guter Adsorptionsmöglichkeit für Anionen (vgl. Kap. 5.2) nicht auswaschungsgefährdet. Trotz der sandigen Böden, die nur geringe Tonanteile besitzen (Tabelle 4.9a-e), gibt es in den untersuchten Böden genügend Adsorptionsmöglichkeiten wie

z. B. an organische Substanz und an Allophan, das in diesen vulkanisch geprägten Böden zu erwarten ist. Gut adsorbiertes Phosphat ist allerdings für die Pflanzen nur schlecht verfügbar. Im Falle von Phosphor ist das Problem für die Ernährung der Pflanzen daher weniger der Verlust durch Auswaschung als die Fixierung des Phosphats im Boden. Denn in diesen "andischen" Böden kann die Phosphat-Fixierung bis zu 85% betragen (Taxonomía de suelos 1982). Mit Hilfe von VA-Mykorrhizen können die Bäume aber auch schwerer lösliche Phosphatverbindungen nutzen (Marschner 1990).

Phosphor ist auch das einzige der untersuchten Elemente, dessen Konzentration auf dem Kamm der Primärwaldfläche am höchsten ist. Das spricht für gute Phosphat-Adsorptionsmöglichkeiten auf dem Kamm und dafür, daß insgesamt wenig Phosphor ausgewaschen wird. Hohe Phosphat-Auswaschung sollte ebenfalls zu höheren Konzentrationen im Tal führen.

Es ist aufgrund der vorliegenden Informationen nicht möglich zu entscheiden, welche der folgenden zwei Erklärungen für die ausbleibenden Konzentrationsabnahmen der fünf Kationen mit Ausnahme von Mangan in der Regenzeit richtig ist. Einerseits sind die Ionen an das organische Material gebunden und damit vor Auswaschung geschützt. Die Akkumulation im Tal ließe sich so auf einen höheren organischen Anteil im obersten Horizont zurückführen. Andererseits werden ausgewaschene Nährstoffe aus frisch verrottendem organischen Material und aus schwerer löslichen Verbindungen im Boden nachgeliefert, um auf diese Weise das chemische Gleichgewicht in der Bodenlösung zu erhalten. Die zweite Erklärung ist plausibler, da es bei einem Niederschlag von 5000 mm im Jahr sehr unwahrscheinlich ist, daß keine meßbaren Mengen der untersuchten Hauptnährstoffe ausgewaschen werden. Leider ist es nicht bekannt, wie hoch der organische Anteil und der Tonanteil im Tal und auf dem Kamm sind. Es ist daher nicht möglich zu prüfen, inwieweit die unterschiedlichen Elementkonzentrationen an diesen Reliefstandorten nicht auch auf bessere Adsorptionsbedingungen zurückzuführen sind.

Über die geringen Unterschiede in den pH-Werten zwischen den Reliefstandorten kann keine eindeutige Aussage getroffen werden. Es scheint allerdings, als sei der pH(KCl)-Wert des Bodens im Tal niedriger als an den anderen Reliefstandorten. Das erklärt möglicherweise die bessere Löslichkeit der Kationen, vor allem der Spurenelemente, und damit ihre höhere Konzentration im Tal.

Zwischen Trocken- und Regenzeit wurden ebenfalls keine Unterschiede zwischen den pH-Werten festgestellt. Ein entsprechendes Ergebnis fand auch Tanner (1977) bei Untersuchungen in Bergregenwäldern von Jamaica.

Die Untersuchung der Blätter ergab bei keinem Element Konzentrationsunterschiede zwischen Trocken- und Regenzeit. Auswaschungseffekte sollten sich eher an alten Blättern zeigen, unter anderem, weil bei ihnen wegen einer verringerten Wachsbeschichtung das Gewebe leichter befeuchtet werden kann (Linskens 1952). K, Ca, Mg und Mn gehören zu den besonders auswaschungsgefährdeten Elementen (Tukey 1970). Versuche von Tukey et al.

(1958) mit radioaktiven Isotopen zeigten, daß Zink und Phosphor im Gegensatz zu den vorher genannten Elementen nur in geringen Mengen ausgewaschen werden.

Anhand der vorliegenden Ergebnisse ist es nicht möglich, Auswaschung von Ionen aus dem Blatt direkt nachzuweisen. Deutliche Nährstoffverluste sind nicht sichtbar. Allerdings ist in dem Zeitraum von 3 Monaten infolge von Transpiration und Gewebedifferenzierung insbesondere eine Zunahme von Calcium und Mangan im älteren Blattgewebe zu erwarten, die jedoch nicht beobachtet wurde. Die unveränderte Konzentration dieser Elemente kann als Hinweis auf Auswaschung gewertet werden. Es ist jedenfalls äußerst unwahrscheinlich, daß in einem so niederschlagsreichen Regenwald mit 100% Luftfeuchte keine Auswaschung stattfindet. Entstandene Ionenverluste im Blattgewebe können vermutlich durch Verlagerungen innerhalb der Pflanze und Neuaufnahme aus dem Boden ausgeglichen werden. Mecklenburg und Tukey (1960) stellten bei Calcium nach Auswaschung aus dem Blatt der Bohne erhöhte Ionenaufnahme durch die Wurzel fest. In einem solchen Fall bliebe ein Auswaschungseffekt ebenfalls unerkannt.

Es gibt verschiedene Mechanismen zur Vermeidung hoher Ionenverluste durch Leaching. *P. salticola* besitzt Blätter mit wachsartiger Kutikula, an denen Wasser schnell ablaufen kann. Wahrscheinlich können die "Ablaufspitzen" (*drip-tips*) ebenfalls den Abfluß erleichtern (Tukey 1970; Dean & Smith 1978). Die Haare auf den Blättern von *E. auriculata* sind möglicherweise imstande, ein Luftpolster zu halten und auf diese Weise eine wasserisolierende Schicht über der Blattoberfläche bilden. Alle diese Mechanismen haben zum Ziel, den Kontakt zwischen der Blattoberfläche und dem sauren Wasser auf einen möglichst kurzen Zeitraum zu beschränken, um die Ionenauswaschung aus dem Blattgewebe zu verringern. Möglicherweise sind die Bäume auch durch ihre Position im Unterstand des Waldes besser geschützt.

Insgesamt sind wenig eindeutige Zeichen von Auswaschung gefunden worden. Zur Beantwortung dieser Frage müssen die Nährstoffflüsse im Wald berücksichtigt werden. Momentaufnahmen ermöglichen keine genauen Aussagen.

5.7 Besteht die Gefahr toxischer Konzentrationen von H^+ , Al^{3+} und Fe^{2+} für die Pflanzen?

Dieser Punkt soll nur am Rande betrachtet werden. Auf sauren Mineralböden sind Pflanzen häufig toxischen Konzentrationen von H^+ und Schwermetallen ausgesetzt. Die Schwermetalle werden im niedrigen pH-Wert-Bereich löslich. Gleichzeitig werden zur H^+ -Pufferung zunehmend essentielle Kationen wie Kalium, Magnesium und Calcium von ihren Bindungsstellen im Boden verdrängt, gehen in Lösung und werden danach meist schnell ausgewaschen. Pflanzen auf Böden mit solchen Bedingungen besitzen Adaptionsmechanismen. Diese betreffen weniger eine höhere Nährstoffeffizienz als geringere Wachstumsraten (Chapin 1983, 1988), wie schon im Zusammenhang mit dem latenten Phosphor-Mangel erwähnt wurde (vgl. Kap. 5.5), außerdem werden Toleranz- und Vermeidungsstrategien, welche die Regulation der Aluminium- und Mangan-Verteilung in der Pflanze betreffen, ausgebildet (Marschner 1991).

Nach Betrachtung der ermittelten Elementkonzentrationen, gibt es keinerlei offensichtliche Hinweise auf toxische Konzentrationen von Schwermetallen und H^+ in Bodenproben und auf daraus resultierende Wirkungen in der Pflanze. Die hohe Mangan-Konzentration in den alten Blättern von *P. salticola* wurde schon in Kapitel 5.4 bei der Besprechung der Artunterschiede behandelt.

Hier sollen die potentiell toxischen Schwermetalle Eisen und Aluminium kurz angesprochen werden. Es liegen einige wenige Daten über Eisen-Konzentrationen in der Reserva aus CIA-Analysen vor (Extraktionsmethode: Olson modifiziert nach Diaz-Romeo & Hunter 1978). Diese liegen bei 400 mg/l Bodenvolumen (ca. 1000 mg/kg TG) im obersten Horizont bis 1000 mg/l (ca. 2500 mg/kg TG) in 1 m Tiefe auf der Fläche des Bergkammwaldes sowie bei 400 mg/l (ca. 1000 mg/kg TG) in allen Bodenhorizonten des A-Hanges auf der Primärwaldfläche. Diese Konzentrationen werden vom Institut ausnahmslos als hoch bezeichnet (Bertsch 1987). Die hohe Eisen-Konzentration im Boden muß aber nicht zwangsläufig zu hohen Eisen-Konzentrationen in der Pflanze führen. Die Pflanzen könnten z. B. durch Oxidationsvorgänge an der Wurzeloberfläche die Aufnahme der Schwermetalle Fe^{2+} , Mn^{2+} und Al^{3+} verringern (Jackson & St. John 1980). Das ist z. B. bei Nitrat- statt bei Ammonium-Ernährung möglich. Und sogar bei hoher interner Konzentration ist nicht gesagt, ob das Eisen stoffwechselaktiv ist. Eisen-Toxizität ist bei hoher Konzentration in der Bodenlösung und unter anaeroben Verhältnissen wie z. B. beim Reisanbau relevant (Scheffer & Schachtschabel 1992). Auch dann hängt die Toxizität mit dem Mangel an Hauptnährstoffen zusammen. Für die untersuchten Bäume im Untersuchungsgebiet ist Eisen-Toxizität daher unwahrscheinlich.

Meßwerte über Aluminium-Konzentrationen im Boden, im Blatt oder in der Wurzel liegen nicht vor. Die Grenze für eine drastische Erhöhung der Al^{3+} -Ionen liegt bei pH 4,5 in der Bodenlösung (Scheffer & Schachtschabel 1992). Die pH(H_2O)-Werte in San Ramón

fallen in keinem Fall darunter, dafür allerdings ein Teil der pH(KCl)-Werte (4,0 - 5,1). Demnach könnten auch hohe Al³⁺-Konzentrationen in der Bodenlösung auftreten. Wie die Pflanze damit umgeht, lässt sich nicht beurteilen. Da aber der Gehalt von Calcium und Magnesium die Aluminium-Toxizität beeinflusst und umgekehrt (Rost-Siebert 1985, Scheffer & Schachtschabel 1992), zeigen die ausreichenden Calcium- und Magnesium-Konzentrationen in den Blättern an, daß die Aluminium-Konzentration noch nicht kritisch für die Pflanzen sein kann. Unterstützt wird diese Annahme von Bertsch (1987). Sie stellt fest, daß die vulkanischen Böden in den Bergen Costa Ricas reich an organischer Substanz sind, der niedrige pH-Wert daher hauptsächlich durch dissoziiertes H⁺ aus organischen Säuren entsteht und die niedrigen pH-Werte nicht zwangsläufig hohe Aluminium-Konzentrationen anzeigen müssen. Denkbar ist allerdings die Ausfällung von Aluminium-Phosphat, wodurch der Pflanze gelöstes Phosphat aus der Rhizosphäre entzogen werden könnte. Dies kann vielleicht die Diskrepanz zwischen optimalen Phosphat-Gehalten im Oberboden und minimalen Gehalten im Blatt erklären.

Wurzelschädigungen durch hohe Protonenkonzentrationen sind bei einem pH(H₂O)-Wert > 4,7 nicht zu erwarten.

Bei der Diskussion um die Toxizität von Schwermetall-Ionen ab bestimmten Konzentrationen darf man nicht außer acht lassen, daß Daten über Toxizitätssymptome überwiegend an Kulturpflanzen erhoben wurden. Bei Pflanzen in Primärwäldern, die miteinander um Nährstoffe konkurrieren, kann man davon ausgehen, daß die dort wachsenden Individuen so gut an die schon über lange Zeiträume bestehenden Umweltverhältnisse angepaßt sind, daß sie unter den bestehenden Verhältnissen keine ausgeprägten Toxizitäts- oder Mangel-Symptome zeigen. Jede Entwicklungseinschränkung kann für sie nachteilig sein, da dadurch die Überlebens- und Reproduktionsfähigkeit dieses Individuums herabgesetzt sein kann.

5.8 Zusammenfassung einiger wichtiger Befunde getrennt nach Elementen

Calcium:

Die Calcium-Konzentration im Boden schwankt zwischen 200 und 400 mg/kg TG in 10 cm Tiefe. Verglichen mit anderen tropischen Waldböden ist das ein mittlerer Bereich, und an landwirtschaftlichen Maßstäben in Costa Rica gemessen ist das wenig für die Ernährung von Pflanzen.

Die Calcium-Konzentration in alten Blättern ist höher als in jungen, da Calcium nicht im Phloem verlagert werden kann. Blätter von *P. salticola* besitzen höhere Calcium-Konzentrationen (ca. 10000 mg/kg TG) als Blätter von *E. auriculata* (ca. 5000 mg/kg TG). Möglicherweise hängt die höhere Calcium-Konzentration in den Blättern von *P. salticola* mit der Mangan-Anhäufung in ihren Blättern zusammen.

Kalium:

Die Kalium-Konzentration des Bodens in 10 cm Tiefe liegt bei ca. 70 mg/kg TG, was im Vergleich zu landwirtschaftlichen Maßstäben wenig und im Vergleich zu anderen tropischen Waldböden durchschnittlich für die Pflanzenernährung ist.

Kalium ist in höherer Konzentration in jungen als in alten Blättern zu finden, denn es kann im Phloem verlagert werden. Blätter von *E. auriculata* besitzen die höheren Kalium-Gehalte (ca. 10000 mg/kg TG) als Blätter von *P. salticola* (ca. 7000 mg/kg TG).

Magnesium:

Die Magnesium-Konzentration des Bodens beträgt in 10 cm Tiefe etwa 50 mg/kg TG. Diese Konzentration kann auch hier zur Versorgung von Pflanzen als gering für die Landwirtschaft bzw. durchschnittlich für andere Regenwälder eingestuft werden.

In den alten Blättern wurden durchschnittlich 3000 mg/kg TG und in jungen 2000 mg/kg TG gefunden. Eine höhere Magnesium-Konzentration in alten Blättern als in jungen fanden auch Grubb & Edwards (1982a). Magnesium ist wie Kalium phloemmobil und wird erst bei Mangel verlagert (Bergmann 1988). Daher spricht dieses Ergebnis für eine ausreichende Magnesium-Versorgung. Zwischen den Magnesium-Konzentrationen der Blätter beider Arten lassen sich keine Unterschiede feststellen.

Mangan:

In 10 cm Tiefe beträgt die Mangan-Konzentration des Bodens ca. 10 mg/kg TG. Diese Mangan-Konzentration wird vom Agronomie-Institut an der Grenze zwischen niedrig und optimal für Pflanzenernährung eingestuft. Da die Bedingungen für die Mangan-Aufnahme durch Pflanzen (Feuchte, pH-Wert, organische Substanz) sind günstig. Es ist allerdings auszuschließen, daß diese Konzentration toxisch auf die dort wachsenden Pflanzen wirkt. In der Regenzeit ist die Mangan-Konzentration im Boden geringer als in der Trockenzeit. Mn^{2+} ist

sehr beweglich im Boden und wird offensichtlich in der Regenzeit stärker als in der Trockenzeit ausgewaschen.

Wie bei Calcium und Magnesium ist auch die Konzentration von Mangan in alten Blättern höher als in jungen. Letzteres bestätigt die schlechte Verlagerungsfähigkeit von Mangan. Besonders auffällig ist die bedeutend höhere Mangan-Konzentration in Blättern von *P. salticola* (bis 700 mg/kg TG) gegenüber Blättern von *E. auriculata* (ca. 300 mg/kg TG). Bei *P. salticola* könnte es sich um eine mangantolerante Art handeln.

Phosphor:

Auffallend ist die höhere Phosphat-Konzentration der Bodenproben auf dem Kamm gegenüber den Konzentrationen an den anderen Reliefstandorten. Möglicherweise ist dort der Gehalt anionenadsorbierender Verbindungen und damit der Anteil fixierten Phosphats höher als an den anderen Reliefstandorten. Durchschnittlich beträgt die Phosphat-Konzentration im Boden 35 mg/kg TG in 5 cm Tiefe. Verschiedene Extraktionsmethoden erschweren einen direkten Vergleich der Phosphor-Konzentrationen im Boden mit anderen Untersuchungen. Nach landwirtschaftlichen Maßstäben scheint die Phosphor-Konzentration der obersten Bodenschicht optimal für Pflanzenernährung zu sein. Das heißt, daß der Phosphor-Gehalt des Bodens das Pflanzenwachstum nicht begrenzt. Der Phosphor-Gehalt in den Blättern der Waldbäume ist gemessen am Phosphor-Gehalt von Kulturpflanzen dennoch sehr gering (< 0,1% TG). Das Phosphat könnte z. B. im Boden festgelegt sein und wäre so über den Weg der Diffusion für die Wurzeln nicht erreichbar. Die Bäume könnten sich in einem latenten Mangelzustand befinden. Inwiefern VA-Mykorrhizen eine Rolle spielen, ist nicht bekannt.

Die jungen Blätter besitzen höhere Phosphor-Konzentrationen als alte, was auf eine schlechte Ernährungssituation zurückzuführen ist. Die Blätter von *E. auriculata* besitzen dabei höhere Phosphor-Konzentrationen (ca. 600 mg/kg TG) als die Blätter von *P. salticola* (ca. 500 mg/kg TG).

Zink:

Der Zink-Gehalt im Boden liegt an der Nachweisgrenze des Flammen-AAS (0,4 mg/kg TG), deshalb können die Ergebnisse nur Anhaltspunkte sein. Die Konzentration im Boden wird vom Agronomie-Institut als niedrig bewertet. Trotzdem liegen die Zink-Konzentrationen in den Blättern noch in einem Bereich, der auch für Kulturpflanzen gerade noch ausreicht (20 - 30 mg/kg TG). So gesehen muß Zink trotz des geringen Gehalt im Boden nicht zwangsläufig ein Mangelfaktor für die Pflanzen sein. Im Wald ist bei pH-Werten < 7 und wegen der Wurzelausscheidungen wahrscheinlich mehr Zink für die Pflanzen verfügbar, als gemessen wurde.

Die Zink-Verlagerung zwischen Blättern mit verschiedenem Alter sind nicht eindeutig. Blätter von *E. auriculata* scheinen gegenüber denjenigen von *P. salticola* etwas höhere Zink-Konzentrationen zu besitzen.

6 Zusammenfassung

In einem Regenwald Costa Ricas wurden die Gehalte der Nährstoffe Calcium, Kalium, Magnesium, Mangan, Phosphor und Zink in den Blättern zweier dort häufiger Baumarten und in dem diese Bäume umgebenden Boden ermittelt. Untersucht wurde der Einfluß von Baumart, Blattalter, Reliefstandort und Jahreszeit. Außerdem wurden die vertikale Konzentrationsverteilung der Elemente im Boden betrachtet und die Konzentrationen der Elemente in Blatt- und Bodenproben miteinander verglichen.

Verglichen mit landwirtschaftlichen Maßstäben und mit Ergebnissen aus Untersuchungen an anderen tropischen Waldböden sind die Konzentrationen der Elemente abgesehen von Zink niedrig bis durchschnittlich. Die Zink-Konzentration im Boden ist besonders niedrig. Der Boden ist unter landwirtschaftlichen Gesichtspunkten betrachtet mäßig fruchtbar.

Bei allen untersuchten Elementen nehmen die Konzentrationen im Boden mit der Tiefe ab. Dies läßt sich wahrscheinlich auf den höheren Anteil adsorbierender Substanzen, darunter vor allem organische Verbindungen, in den obersten Bodenhorizonten zurückführen. Die Konzentrationen aller Kationen außer Zink sind im Tal am größten. Der Grund dafür kann die Auswaschung der Kationen aus höhergelegenen Standorten sowie ein höherer Gehalt an organischer Substanz im Tal sein. Die höchste Phosphat-Konzentration ist dagegen auf dem Kamm zu finden. Phosphat wird dort offenbar besonders gut fixiert, z. B. an Allophan. Die Nährstoffkonzentrationen in den Blättern zeigen hingegen keine Standortabhängigkeit. Dementsprechend gibt es auch keine Korrelationen zwischen den Elementgehalten in Blättern und Böden. Das kann bedeuten, daß die Pflanzen aufgrund ausreichender Versorgung von der momentanen Konzentration austauschbarer Elemente im Boden unabhängig sind. Allerdings ist es auch möglich, daß zwischen den Elementkonzentrationen im Blatt und denen im Boden kein direkter Zusammenhang besteht.

Weder im Boden, mit Ausnahme von Mangan, noch in den Blättern sind Konzentrationsunterschiede der sechs Elemente zwischen der Trocken- und Regenzeit zu finden. Mn^{2+} ist im Boden sehr beweglich und wird offensichtlich in der Regenzeit stärker als in der Trockenzeit ausgewaschen.

Der pH-Wert im Boden liegt zwischen 4,7 und 6,1 (in H_2O) bzw. 4,0 und 5,1 (in 0,1 M KCl). In diesem Bereich liegen alle untersuchten Elemente in großen Anteilen als freie Ionen vor. Die Pflanzen finden also relativ günstige Ernährungsbedingungen vor.

Die Vergleiche mit Kulturpflanzen und Waldbäumen ergaben, daß die Konzentrationen von Calcium und Magnesium in den Blättern durchschnittlich sind. Der Mangan-Gehalt ist bei *P. salticola* besonders hoch. Vermutlich handelt es sich um eine mangantolerante Baumart. Die Zink- und Kalium-Konzentrationen sind noch ausreichend, während die Phosphor-Konzentrationen ausgesprochen niedrig sind (< 0,1% TG). Der Vergleich der beiden Baumarten ergab höhere Calcium- und Mangan-Konzentrationen in *P.-salticola*-Blättern und höhere Kalium-, Phosphor- und Zink-Konzentrationen in *E.-auriculata*-Blättern. Diese Unterschiede hängen nicht von den Konzentrationen im Boden, sondern wahrscheinlich

von verschiedenen physiologischen Ausprägungen der beiden Arten, z. B. von unterschiedlichen Transpirationsraten, ab.

Von den phloemmobilen Elementen Kalium, Magnesium und Phosphor wurden höhere Kalium- und Phosphor-Konzentrationen in jungen Blättern als in alten gefunden. Bei der Magnesium-Konzentration verhält es sich umgekehrt. Die Konzentrationen der nicht phloemmobilen Elemente Calcium und Mangan sind ebenfalls in alten Blättern höher als in jungen, und bei Zink ist die Verteilung unklar. Die Ergebnisse aus den Elementverlagerungen zwischen alten und jungen Blättern lassen folgenden Schluß zu: Mit Calcium, Magnesium und Mangan werden die Pflanzen ausreichend versorgt, die Kalium- und Zink-Ernährung liegt an der Grenze zum Mangel, und Phosphor kann wachstumsbegrenzender Faktor sein.

7 Literaturverzeichnis

- Abbott LK & Robson AD 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **35**, 121-150
- Alva AK & Bille SW 1979. Manganese in soil and its uptake by rice seedlings as influenced by watering regimes and nitrogen sources. *Kgl Veg-og Landbohøjsk Årsskr*, 43-52
- Amberger A 1983. *Pflanzenernährung: Ökologische und physiologische Grundlagen; Dynamik und Stoffwechsel der Nährlemente*. 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart
- Beer KH 1969. Untersuchungen über den Einfluß der Feuchtigkeit des Bodens auf die Dynamik der leichtlöslichen Manganfraktion und die Manganaufnahme der Pflanzen. *Thaer-Archiv* **13**, 657-669
- Baier D & Latzko E 1976. Properties and regulations of C-1-fructose 1,6-diphosphatase from spinach chloroplasts. *Biochim Biophys Acta* **396**, 141-148
- Baylis GTS 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: *Endomycorrhizas*. Eds. Sanders FE, Mosse B & Tinker PB, 373-389. Academic Press, New York
- Bergmann W 1988. *Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen, Entstehung, visuelle und analytische Diagnose*. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart
- Bergmann W 1992. *Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen, Entstehung, visuelle und analytische Diagnose*. 3. Aufl. Fischer, Stuttgart
- Bergoeing JP, Brenes LGQ & Malavassi EV 1983. *Geomorfología del Pacífico Norte de Costa Rica*. Oficina de Publicaciones, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica
- Bertsch F 1987. *Manual para interpretar la fertilidad de los suelos de Costa Rica*. 2nd. ed. Eds. Acedo DM & Quirós AD. Oficina de Publicaciones de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica
- Bieleski RL 1968. Effect of phosphorus deficiency on levels of phosphorus compounds in *Spirodelta*. *Plant Physiol* **43**, 1309-1316
- Bieleski RL & Ferguson IB 1983. Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*. Eds. Läuchli A and Bieleski RL, **15A**, 422-449. Springer, Berlin & New York
- Bolan NS, Robson AD & Barrow NJ 1984a. Increasing phosphorus supply can increase the infection of plant roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* **16**, 419-420
- Bouma D 1967. Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutrient stresses. I. Experiments with phosphorus. *Austr J Biol Sci* **20**, 601-612
- Breuer H 1981. *dtv-Atlas zur Chemie*. Band 1: Allgemeine und anorganische Chemie. Deutscher Taschenbuch Verlag, München.
- Burleson CA & Page NR 1967. Phosphorus and zinc interactions in flax. *Soil Sci Soc Am Proc* **31**, 510-513
- Cammarrano P, Felsani A, Gentile M, Gualerzi C, Romeo C & Wolf G 1972. Formation of active

- hybrid 80-S particles from subunits of pea seedlings and mammalian liver ribosomes. *Biochim Biophys Acta* **281**, 625-642
- Chapin FS 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann Rev Ecol Syst* **11**, 233-260
- Chapin FS 1983. Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus. *Plant Soil* **72**, 283-297
- Chapin FS 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. In: *Advances in Plant Nutrition* 3. Eds Tinker B and Läuchli A. Praeger, New York
- Cheniae GM & Martin IF 1968. Sites of manganese function in photosynthesis. *Biochim Biophys Acta* **153**, 819-837
- Cheung WY 1982. Schlüsselfigur im Zellgeschehen. *Spektrum der Wissenschaft* **8**, 36-45
- Clarkson DT & Hanson JB 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Annu Rev Plant Physiol* **31**, 239-298
- Cruz DG 1989. Nuestras Reservas Forestales y Zonas Protectoras. Ministerio des Recursos Naturales, Energía y Minas. Costa Rica
- Davis EA, Young JL & Rose SL 1984. Detection of high-phosphorus tolerant VAM-fungi colonizing hops and peppermint. *Plant Soil* **81**, 29-36
- Dean JM & Smith AP 1978. Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica* **10**, 152-154
- Diaz-Romeu R & Hunter A. 1978. Metodología de muestreo de suelo y tejido vegetal e investigación en invernadero. CATIE Turrialba, Costa Rica.
- Dinkelacker B, Römhild V und Marschner H 1989. Citric acid secretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell Environ* **12**, 285-292
- Dogar MA & van Hai T 1980. Effect of P, N and HCO_3^- in the nutrient solution on rate of Zn absorption by rice roots and Zn contents in plants. *Z Pflanzenphysiol* **98**, 203- 212
- Drechsel P & Zech W 1991. Foliar nutrient levels of broad-leaved tropical trees: A tabular review. *Plant Soil* **131**, 29-46
- Falchuk KH, Ulpin OL, Mazus B & Valee BL 1977. E. gracilis RNA polymerase. I. a zinc metallo-enzyme. *Biochem Biophys Res Commun* **74**, 1206-1212
- FAO-Unesco 1990. *Soil Map of the world*. Food and agricultural organization of the United Nations. United Nations educational, scientific and cultural organization. International soil reference and information centre. World Soil Resource Report. Revised Legend. FAO, Rome
- Fischer JD & Hodges TK 1969. Monovalent ion stimulated adenosine triphosphatase from oat roots. *Plant Physiol* **44**, 385-395
- Forno DA, Yoshida S & Asher CJ 1975. Zinc deficiency in rice. I. Soil factors associated with the deficiency. *Plant Soil* **42**, 537-550
- Gavalas NA & Manetas Y 1980. Calcium inhibition of phosphoenolpyruvate carboxylase. Possible physiological consequences for C4-photosynthesis. *Z Pflanzenphysiol* **100**, 179-184
- Glaser B & Drechsel P 1991. Beziehungen zwischen "verfügbarem" Bodenphosphat und den Phosphatblattgehalten von *Tectona grandis* (Teak) in Westafrika. *Z Pflanzenernähr Bodenk* **155**,

- Godo GH & Reisenauer HM 1980. Plant effects on manganese availability. *J Soil Sci Soc Amer* **44**, 993-995
- Golley FB, Richardson T & Clements RG 1978. Elemental Concentrations in Tropical Forests and Soil of Northwestern Colombia. *Biotropica* **10**, 144-151
- Golley FB, Yantko J, Richardson T & Klinge H 1980a. Biochemistry of tropical forests: 1. The frequency distribution and mean concentration of selected elements in a forest near Manaus, Brasil. *Trop Ecol* **21**, 63-70
- Golley FB, Yantko J & Jordan C 1980b. Biochemistry of tropical forests: 2. The frequency distribution and mean concentration of selected elements near San Carlos de Rio Negro, Venezuela. *Trop Ecol* **21**, 70-80
- Gómez LD 1986. *Vegetación de Costa Rica*. San José, Costa Rica
- Graustein WC, Cromack K & Sollins P 1977. Calcium oxalate: Occurrence in soils and effect on nutrient and geochemical cycles. *Science* **198**, 1252-1254
- Grierson PF & Attiwill PM 1989. Chemical characteristics of proteid root mat of *Banksia integrifolia* L. *Aust J Bot* **37**, 137-143
- Grieve IC, Proctor J & Cousins SA 1990. Soil variation with altitude on volcano Barva, Costa Rica. *Catena* **17**, 525-534
- Grubb PJ & Edwards PJ 1982. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. III. The distribution of mineral elements in the above-ground material. *J Ecol* **70**, 623-648
- Grubb PJ & Edwards PJ 1982. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. IV. Soil characteristics and the division of mineral elements between the vegetation and soil. *J Ecol* **70**, 649-666
- Hagemeyer J 1990. Ökophysiologische Grundlagen zur Salz- und Cadmiumresistenz von *Tamarix aphylla* (L.) Karst. (Tamaricaceae). *Dissertationes Botanicae* **155**, Berlin
- Hantl M 1991. Charakterisierung des Säure-Basen-Status und Erfassung substratspezifischer Vorräte von Waldstandorten unterschiedlicher geologischer Ausgangssituation. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Reihe A* **75**
- Hedley MC, White RE & Nye PH 1982. Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. III. Changes in L value, soil phosphate fractions and phosphatase activity. *New Phytol* **91**, 54-56
- Heenan DP & Campbell LC 1981. Influence of potassium and manganese on growth and uptake of magnesium by soybeans (*Glycine max* (L.) Merr. cv Bragg). *Plant Soil* **61**, 447-456
- Heldt HW, Chon CJ, Maronde D, Herold A, Stankovic ZS, Walker DA, Krammer A, Kirk MR & Heber U 1977. Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts. *Plant Physiol* **59**, 1146-1155
- Heinrichs H, Brumsack H-J, Loftfield N & König N 1986. Verbessertes Druckaufschlußsystem für biologische und anorganische Materialien. *Z Pflanzenernähr Bodenk* **149**, 350-353
- Herrmann RK 1977. Growth and production of tree roots: a review. In: *The belowground ecosystem*:

- a synthesis of plant-associated process.* Range Science Department Science Series **26**, 7-28. Colorado State University, Fort Collins, Colorado
- Herrera R, Jordan CF, Klinge H & Medina E 1978. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. *Interciencia* **3**, 223- 231
- Herrera W 1985. *Clima de Costa Rica.* Editorial Universidad Estatal de distancia San José, Costa Rica
- Hertel R 1983. The mechanism of auxin transport as a model for auxin action. *Z Pflanzenphysiol* **112**, 53-67
- Hesse PR 1971. *A Textbook of Soil Chemical Analysis.* Murray, London.
- Hill J 1980. The remobilization of nutrients from leaves. *J Plant Nutr* **2**, 407-444
- Holm S 1978. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scan J Stat* **6**, 65-70
- Horst WJ 1983. Factors responsible for genotypic manganese tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata*). *Plant and Soil* **72**, 213-218
- Horst WJ & Marschner H 1978. Effect of excessive manganese tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata*). *Plant Soil* **72**, 213-218
- Jackson ML 1962. *Soil chemical analysis.* 3. Aufl. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Jackson PC & St John JB 1980. Changes in membrane lipids of roots associated with changes in permeability. I. Effect of undissociated organic acids. *Plant Physiol* **66**, 801-804
- Jordan CF 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems.* John Wiley & Sons, Chichester
- Jordan CF & Herrera R 1981. Tropical rainforests: Are nutrients really critical? *American Naturalist* **117**, 167-180
- Kinzel H 1982. *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel.* Ulmer, Stuttgart
- Klinge H 1985 Foliar nutrient levels of native tree species from Central Amazonia. 2. Campina. *Amazoniana* **9**, 281-297
- Koch DW & Estes GO 1976. Influence of potassium stress on growth, stomatal behavior, and CO₂ assimilation in corn. *Potash Review, Subj 3*, **3**, 1-7
- Koide RT 1991. Tansley Review No. 29 Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. *New Pytol* **117**, 365-386
- Lambert DH, Baker DE & Cole H Jr 1979. The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper and other elements. *Soil Sci Soc Am J* **43**, 976-980
- Läuchli A & Pflüger R 1978. Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. *Proc 11th Cong Int Potash Inst Bern*, 111- 163
- Linskens HF 1952. Influence of foliar leaching on root uptake and translocation of calcium to the stems and foliage of *Phaseolus vulgaris*. *Planta* **41**, 40-51
- Loué A 1986. *Les Oligo-Éléments en Agriculture.* Agri-Nathan International, Paris
- Lund ZF 1970. The effect of calcium and its relation to several cations in the soybean root growth. *Soil Sci Soc Am Proc* **34**, 456-459
- Lyttleton JW 1960. Stabilization by manganese ions of ribosomes from embryonic plant tissue. *Nature* **187**, 1026-1027
- Madrigal R 1972 *Resumen de la Estratigrafía de Costa Rica.* Escuela Centroamericana de Geología.

San José, Costa Rica

- Marmé D 1983. In: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*. Eds. Läuchli A and Bielecki RL, **15B**, 599-625. Springer, Berlin & New York
- Marschner H & Römhild V 1983. In-vivo measurement of of root-induced pH changes at the soil-root interface: Effect of plant species and nitrogen source. *Z Pflanzenphysiol* **111**, 241-251
- Marschner H 1985. Nährstoffdynamik in der Rhizosphäre. *Ber Dtsch Bot Ges* **98**, 291-309
- Marschner H 1990. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 4th ed. Academic Press, London
- Marss RH, Proctor J, Heaney A & Mountford MD 1988. Changes in soil nitrogen mineralisation and nitrification along an altitudinal transect in tropical rainforest in Costa Rica. *J Ecol* **76**, 466-482
- Martini JA & Mosquera L 1972. Properties of five tropic soils in a toposequence of the humid tropics in Costa Rica. *Soil Sci Soc Amer Proc* **36**, 473-478
- Martini JA & Suárez A 1975. Potassium status of some Costa Rican Latosols and Andosols and their response to potassium fertilization under greenhouse conditions. *Soil Sci Amer Proc* **39**, 74-80
- Mc Vaugh R 1963. Tropical american Myrtaceae: a new species of *Plinia* L., from Costa Rica. *Fieldiana* **29**, 505-507
- Mecklenburg RA & Tukey HB Jr 1964. Über die Änderung der Benetzbarkeit von Blattoberflächen und deren Ursache. *Plant Physiol* **39**, 533-536
- Memon AR, Chino M & Takeoka Y 1980. Distribution of manganese in leaf tissues of manganese accumulator: *Acanthopanax sciadophylloides* as revealed by electronprobe X-ray micro-analizer. *J Plant Nutr* **2**, 457-476
- Mengel K 1991. *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze*. 7. Aufl. Fischer, Jena
- Merian E 1984. *Metalle in der Umwelt: Verteilung, Analytik und biologische Relevanz*. Hrsg. Merian E & Geldmacher-van Mallinckrodt M. Chemie, Weinheim
- Mittelheuser CJ & Van Steveninck RFM 1971. Rapid action of abscisic acid on photosynthesis and stomatal resistance. *Planta* **97**, 83-86
- Mix G & Marschner H 1974. Mineralstoffverteilung zwischen Chloroplasten und übrigem Blattgewebe. *Z Pflanzenphysiol* **73**, 307-312
- Morard P 1970. Distribution de phosphore étudiée au moyen de l'isotope radioactif et par colorimétrie chez la sarrasin (*Fagopyrum esculentum*, var. La Harpe) cultivée sur solution nutritive. *C R Acad Sci (Paris) Sér D* **270**, 2075-2077
- Munns DN 1970. Nodulation of *Medicago sativa* in solution culture. V. Calcium and pH requirements during infection. *Plant Soil* **29**, 90-102
- Nable RO & Loneragan PF 1984. Translocation of manganese in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L. cv. Seaton Park). II. Effects of leaf senescence and of restricting supply of manganese to part of a split root system. *Aust J Plant Physiol* **11**, 113-118
- Ortíz VR 1991. Informe técnico sobre la importancia biológica de la Reserva de San Ramón. Universidad de Costa Rica (UCR)
- Pairuman AK, Robson AD & Abbott LK 1980. The effectiveness of vesicular-arbuscular mycorrhiza

- in increasing growth and phosphorus uptake of subterranean clover from phosphorus sources of different solubilities. *New Phytol* **84**, 327-338
- Perkin-Elmer 1977. Analytische Methoden der Atom-Absorptions-Spektrometrie. Bodenseewerk PERKIN-ELMER Co GmbH
- Perkin-Elmer 1982. Analysis of soils: Exchangeable Cations. In: *Analytical Methods for Atomic Absorption Spectrophotometry*. PERKIN-ELMER. Norwalk, Connecticut, USA
- Rahimi A & Bussler B 1979. Die Entwicklung und der Zn-, Fe- und P-Gehalt höherer Pflanzen in Abhängigkeit vom Zinkangebot. *Z Pflanzenernähr Bodenkd* **142**, 15-27
- Rebeille F, Bligny R & Douce R 1984. Is the cytosolic P_i concentration a limiting factor for plant cell respiration? *Plant Physiol* **74**, 355-359
- Rensing L & Cornelius G 1980. Biologische Membranen als Komponenten oszillierender Systeme. *Biol Rundsch* **18**, 197-209
- Rice WR 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**, 223-225
- Richards PW 1957. *The tropical rain forest. An ecological study*. University Press, Cambridge
- Römhild V, Marschner H & Kramer D 1982. Response to Fe-deficiency in roots of "Fe efficient" plant species. *J Plant Nutr* **5**, 489-498
- Römhild V 1986. Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. *Adv Plant Nutr* **2**, 155-204
- Rost-Siebert K 1985. Untersuchungen zur H- und Al-Ionen-Toxizität an Keimpflanzen von Fichte (*Picea abies*, Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica*, L.) in Lösungskultur. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme / Waldsterben* **12**
- Sachs L 1984. *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin
- Salami AU & Kenefick DG 1970. Stimulation of growth in zinc-deficient corn seedlings by addition of tryptophan. *Crop Sci* **10**, 291-294
- Sanchez PA & Salinas JG 1981. Low input technology for managing Oxisols and Ultisols in tropical America. *Advances in Agronomie* **34**, 280-406
- Sandmann G & Böger P 1983. The enzymatological function of heavy metals and their role in electron transfer processes of plants. In: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*. Eds. Läuchli A & Bielecki RL, **15a**, 563-596. Springer, Berlin & New York
- Schaller G 1986. Einige Ursachen und Wirkungen der pH-Änderungen in der Rhizosphäre. *Kalibriebe*, 1-12
- Scheffer K & Schachtschabel P 1992. *Lehrbuch der Bodenkunde*. 13. Aufl. Enke, Stuttgart
- Schild N, Borchmann W & Schwedler R 1977. Einfluß der Bodenfeuchte auf die Manganverfügbarkeit eines anlehmigen Sandbodens. *Wiss Z Univ Rostock* **26**, 303- 305
- Schilling G & Beer KH 1967. Untersuchungen über die Charakterisierung des pflanzenverfügbareren Mangans in verschiedenen Böden und seine Dynamik. *Thaer- Archiv* **11**, 263-279
- Sevilla F, Lopez-Gorge J, Gomez M & Del Rio LA 1980. Manganese superoxide dismutase from higher plant. Purification of a new Mn-containing enzyme. *Planta* **150**, 153-157
- Snedaker SC & Gamble JF 1969. Compositional Analysis of Selected Second-Growth Species from

- Lowland Guatemala and Panama. *BioScience* **19**, 536-538
- Snellgrove RC, Splitstoesser WE, Stribley DP & Tinker PB 1982. The distribution of carbon and the demand of the fungal symbiont in leek plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* **92**, 75-88
- Sprenger A 1992. Populationsökologische Untersuchungen von *Plinia salticola* (Myrtaceae) im prämontanen Regenwald der Cordillera de Tilarán (Costa Rica). Universität Hohenheim, Diplomarbeit
- Sollins P, Cromack K, Fogel R & Yan LiC 1981. Role of low-molecular weight organic acids in the inorganic nutrition of fungi and higher plants. In: *The fungal community, its organization and role in the ecosystem*. Eds. Wicklow DT & Carroll GC, 607-620. Marcel Dekker, New York
- St John TV 1980. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees. *New Phytol* **84**, 483-487
- Stark NM & Jordan CF 1978. Nutrient retention by the root map of an Amazonian rainforest. *Ecology* **51**, 434-437
- Steubing L & Fangmeier A 1992. *Pflanzenökologisches Praktikum*. Ulmer, Stuttgart
- Straßburger E, Noll F, Schenck H & Schimper AFW 1978. *Lehrbuch der Botanik*. 31. Aufl. Gustav Fischer, Stuttgart
- 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. *J Ecol* **65**, 883-918
- Taussky HH & Shorr E 1953. A microcolorimetric method for the determination of inorganic phosphorus. *J Biol Chem* **202**, 675-685
- Taxonomía de suelos 1982. Un sistema básico de clasificación de suelos para hacer e interpretar Reconocimientos de suelos. Soil Management Support Services SMSS. Technical Monograph No. 5
- Tosi JA Jr 1969. Mapa Ecologico. Escala 1:750000. Segun la classificación de zonas de vida del mundo de Holdridge LR. Centro científico tropical. San José, Costa Rica
- Trier K & Bergmann W 1974. Ein Beitrag zur Diagnose des Zinkmangels bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. *Arch Acker- Pflanzenb Bodenk* **18**, 53-63
- Tsui C 1948. The role of zink in auxin synthesis in the tomato plant. *Am J Bot* **35**, 172-179
- Tukey HB Jr 1970. The Leaching of substances from plants. *Ann Rev Plant Pysiol* **21**, 305-324
- Tukey HB Jr, Tukey HB & Wittwer SH 1958. Loss of nutrients by foliar leaching as determined by radioisotopes. *Proc Am Soc Hort Sci* **71**, 496-506
- Ulrich B 1981. Ökologische Gruppierungen von Böden nach ihrem chemischen Bodenzustand. *Z Pflanzenernähr Bodenk* **144**, 647-659
- US-Soil-Taxonomy 1990. Soil Survey Staff. Keys to Soil Taxonomy. 4th ed. Soil Management Support Services SMSS. Blacksburg, Virginia. Technical Monograph No. 19
- Van Den Bergh JP & Braakhekke WG 1978. Coexistence of plant species by niche differentiation. In: *Structure and functioning of plant populations*. Eds. Freyse AHJ & Woldendorp JP, 125-136.

North Holland Publishing Company Amsterdam

- Van Den Driessche R 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Bot Rev* **40**, 347-394
- Vaughan D, DeKock PC & Ord BG 1982. The nature and localization of superoxide dismutase in fronds of *Lemma gibba* L. and the effect of copper and zinc deficiency on its activity. *Plant Physiol* **54**, 163-170
- Veneklaas EJ 1991. Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *J Trop Ecol* **7**, 319-336
- Wallace A, Frohlich E & Lunt RC 1966. Calcium requirements of higher plants. *Nature* **209**, 634
- Walter H 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh
- Went FW & Stark N 1968. Mycorrhiza. *BioScience* **18**, 1035-1039
- White MC, Decker AM & Chaney RL 1981a. Metal complexation in xylem fluid. I. Chemical composition of tomato and soybean stem exudate. *Plant Physiol* **67**, 292-300
- White MC, Decker AM & Chaney RL 1981b. Metal complexation in xylem fluid. II. Theoretical equilibrium model and computanional computer program. *Plant Physiol* **67**, 301-310
- Wilson DO, Boswell FC, Ohki K, Parker MB, Shuman LM & Jellum MD 1982. Changes in soybean seed oil and protein as influenced by manganese nutrition. *Crop Sci* **22**, 948-952
- Woodrow IE & Rowan KS 1979. Change of flux of orthophosphate between cellular compartments in ripening tomato fruits in relation to the climactic rise in respiration. *Aust J Plant Physiol* **6**, 39-46
- Woodson RE, Schery Jr. & Shery RW 1980. Family 179. RUBIACEAE. Flora of Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **67**, 156-157
- Woolhouse HW 1983. Toxicity and tolerance in response of plants to metals. In: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*. Eds. Lange OL et al., **12C**, 246-300. Springer, Berlin
- Wyn Jones RG, Brady CJ & Speirs J 1979. Ionic and osmotic relations in plant cells. In: *Recent Advances in the Biochemistry of Cereals*. Eds. Laidman DL and Wyn Jones RG, 63-101. Academic Press, London

8 Anhang

In den folgenden Tabellen sind die Mittelwerte der Einzelwerte aufgeführt, die zur Durchführung von Tests abhängiger Stichproben (Wilcoxon- und Friedman-Test) und zur Durchführung des H-Tests in 4.3.3 nach Kruskall & Wallis benötigt wurden.

Tabelle 8.1a: Elementkonzentrationen der Bodenproben in 5 cm Tiefe (Regenzeit): Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n , zusammen mit den Tabellen 8.1b und c im Friedman-Test (Abschnitt 4.2.2) verwendet. Die Standorte von *E. auriculata* und *P. salticola* wurden zu je einer Stichprobe zusammengefaßt.

Element	n	\bar{x}	s
Ca	23	492	627
K	22	127	113
Mg	23	110	90
Mn	23	14,4	8,9
P	18	37,5	16,7
Zn	16	0,42	0,27

Tabelle 8.1b: Elementkonzentrationen der Bodenproben in 10 cm Tiefe: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n , zusammen mit Tabellen 8.1a und c im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen und im Friedman-Test (Abschnitt 4.2.2) verwendet. Die Standorte von *E. auriculata* und *P. salticola* wurden zu je einer Stichprobe zusammengefaßt.

	n	\bar{x}	s
Calcium			
Trockenzeit	44	219	349
Regenzeit	23	317	566
Kalium			
Trockenzeit	42	61	65
Regenzeit	22	87	79
Magnesium			
Trockenzeit	43	49	59
Regenzeit	23	69	89
Mangan			
Trockenzeit	44	10,5	7,1
Regenzeit	23	9,0	6,5
Phosphor			
Trockenzeit	28	27,6	16,0
Regenzeit	18	33,1	16,3
Zink			
Trockenzeit	23	0,41	0,31
Regenzeit	16	0,42	0,27

Tabelle 8.1c: Elementkonzentrationen der Bodenproben in 20 cm Tiefe: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der in mg/kg TG und Stichprobengrößen n , zusammen mit Tabellen 8.1a und b im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen im Friedman-Test (Abschnitt 4.2.2) verwendet. Die Standorte von *E. auriculata* und *P. salticola* wurden zu je einer Stichprobe zusammengefaßt.

	n	\bar{x}	s
Calcium			
Trockenzeit	44	173	345
Regenzeit	23	222	491
Kalium			
Trockenzeit	42	42	50
Regenzeit	22	55	62
Magnesium			
Trockenzeit	43	36	56
Regenzeit	23	44	77
Mangan			
Trockenzeit	44	7,4	4,7
Regenzeit	23	5,6	3,9
Phosphor			
Trockenzeit	28	16,0	6,8
Regenzeit	18	21,8	9,9
Zink			
Trockenzeit	23	0,28	0,15
Regenzeit	16	0,22	0,15

Tabelle 8.2: Mittelwerte \bar{x} der Elementkonzentrationen und Standardabweichungen s der Bodenproben in mg/kg TG und Stichprobengrößen n , verwendet im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen (Abschnitt 4.2.4).

	n_{10}	n_{20}	\bar{x}_{10}	s	\bar{x}_{20}	s
Calcium						
Trockenzeit	23	23	273	463	347	468
Regenzeit	23	23	317	566	222	491
Kalium						
Trockenzeit	21	23	81	88	53	65
Regenzeit	21	23	90	80	54	61
Magnesium						
Trockenzeit	23	23	62,6	75,9	46,6	73,7
Regenzeit	23	23	68,9	88,7	43,7	76,6
Mangan						
Trockenzeit	23	23	10,5	7,1	8,1	6,0
Regenzeit	23	23	9,0	6,5	5,6	3,9
Phosphor						
Trockenzeit	17	16	31,3	18,4	16,6	7,4
Regenzeit	17	16	33,8	16,5	22,8	10,0
Zink						
Trockenzeit	15	14	0,31	0,23	0,31	0,22
Regenzeit	15	14	0,37	0,26	0,18	0,13

Tabelle 8.3: pH-Werte: Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n , verwendet zur Ermittlung der Tiefenunterschiede im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen (Abschnitt 4.2.5b).

	n	\bar{x}_5	s	\bar{x}_{10}	s	\bar{x}_{20}	s
Trockenzeit							
H_2O	46			5,2	0,3	5,2	0,2
KCl	46			4,4	0,2	4,6	0,3
Regenzeit							
H_2O	22	5,2	0,2	5,2	0,3	5,2	0,3
KCl	22	4,3	0,2	4,4	0,2	4,5	0,3

Tabelle 8.4: pH-Werte: Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s und Stichprobengrößen n, verwendet zur Ermittlung von jahreszeitlichen Unterschieden im Wilcoxon-Test für Paardifferenzen (Abschnitt 4.2.5c).

	n	\bar{x}_{TZ}	s	\bar{x}_{RZ}	s
H₂O					
10 cm	22	5,2	0,3	5,2	0,3
20 cm	22	5,2	0,3	5,2	0,3
KCl					
10 cm	22	4,4	0,2	4,4	0,2
20 cm	22	4,6	0,3	4,6	0,3

Tabelle 8.5: Elementkonzentrationen für junge und alte Blätter von *Elaeagia auriculata*: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n, verwendet im Wilcoxon-Test (Abschnitt 4.3.2).

	n	\bar{x}_{alt}	s	\bar{x}_{jung}	s
Calcium					
Trockenzeit	21	6640	2430	4230	1810
Regenzeit	9	6730	1970	4380	1930
Kalium					
Trockenzeit	20	9760	2950	13130	3840
Regenzeit	10	8010	2940	10410	4390
Magnesium					
Trockenzeit	20	2660	690	2050	510
Regenzeit	10	2930	1030	2080	470
Mangan					
Trockenzeit	19	281	107	205	131
Regenzeit	10	354	186	232	129
Phosphor					
Trockenzeit	20	576	96	737	180
Regenzeit	10	525	75	653	205
Zink					
Trockenzeit	20	31	8	19	9
Regenzeit	10	44	8	22	7

Tabelle 8.6: Elementkonzentrationen für junge und alte Blätter von *Plinia salticola*: Mittelwerte \bar{x} der Elementkonzentrationen und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n , verwendet im Wilcoxon-Test (Abschnitt 4.3.2).

	n	\bar{x}_{alt}	s	\bar{x}_{jung}	s
Calcium					
Trockenzeit	21	12120	1950	7690	2430
Regenzeit	12	11990	2230	8610	2370
Kalium					
Trockenzeit	21	5590	1690	9890	2650
Regenzeit	12	5000	1770	7510	2970
Magnesium					
Trockenzeit	21	2650	440	1930	390
Regenzeit	12	2770	780	2130	400
Mangan					
Trockenzeit	21	713	252	367	168
Regenzeit	12	802	301	452	226
Phosphor					
Trockenzeit	21	438	53	616	112
Regenzeit	12	432	54	544	115
Zink					
Trockenzeit	19	18	3	21	6
Regenzeit	12	12	3	15	3

Tabelle 8.7a: Elementkonzentrationen in den Blättern von *E. auriculata*: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n ; getrennt nach alten und jungen Blättern sowie nach Reliefstandorten (A, B, K, S, T); verwendet im H-Test nach Kruskall & Wallis (Abschnitt 4.3.3).

Standort	n_{alt}	\bar{x}_{alt}	s	n_{jung}	\bar{x}_{jung}	s
Ca						
A	7	5680	1930	7	4410	1970
B	5	5880	890	5	3360	770
K	3	6760	1540	3	5350	3390
S	4	10050	2940	5	4580	1170
T	2	4920	460	2	2890	320
K						
A	7	9920	4310	7	15650	3850
B	4	9460	500	5	12010	980
K	3	10530	1160	3	9500	5770
S	4	8630	3520	5	12110	770
T	2	10870	1750	2	14410	4690
Mg						
A	7	2750	650	7	2170	410
B	4	2340	430	5	1640	200
K	3	2710	310	3	2480	790
S	4	3290	760	5	2120	360
T	2	1660	320	2	1530	470
Mangan						
A	6	257	98	6	193	109
B	4	236	122	4	136	51
K	3	289	149	3	260	283
S	4	362	92	4	250	107
T	2	265	66	2	210	105
Phosphor						
A	7	599	126	7	758	286
B	4	550	26	5	787	79
K	3	545	116	3	622	103
S	4	536	64	5	738	79
T	2	672	67	2	846	122
Zink						
A	7	33	9	7	34	9
B	4	28	7	5	23	3
K	3	27	1	3	25	2
S	4	35	9	5	33	9
T	2	26	5	2	26	10

Tabelle 8.7b: Elementkonzentrationen in den Blättern von *P. salticola*: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n ; getrennt nach alten und jungen Blättern sowie nach Reliefstandorten (A, B, K, S, T); verwendet im H-Test nach Kruskall & Wallis (Abschnitt 4.3.3).

Standort	n_{alt}	\bar{x}_{alt}	s	n_{jung}	\bar{x}_{jung}	s
Ca						
A	6	12130	1530	6	7980	3200
B	5	11540	2300	6	6330	2550
K	1	10150	0	2	7250	320
S	6	12440	1830	6	6660	1450
T	3	13040	2950	3	10620	380
K						
A	6	5140	1660	6	9800	3460
B	5	5540	910	6	11360	2040
K	1	2630	0	2	5280	1940
S	6	5320	1070	6	8860	1800
T	3	8090	1600	3	11350	2980
Mg						
A	6	2650	530	6	1850	380
B	5	2470	580	6	1830	280
K	1	3000	0	2	1420	400
S	6	2730	320	6	1930	460
T	3	2690	360	3	2250	520
Mangan						
A	6	750	202	6	363	132
B	5	550	152	5	262	144
K	1	837	0	2	393	62
S	6	934	210	6	442	155
T	3	422	156	3	386	320
Phosphor						
A	6	476	63	6	685	126
B	5	458	30	6	671	90
K	1	400	0	2	507	2
S	6	391	14	6	551	87
T	3	434	58	3	574	93
Zink						
A	5	18	2	6	21	3
B	5	19	4	6	20	3
K	1	15	0	2	18	6
S	5	18	4	6	23	11
T	3	14	1	3	18	2

Tabelle 8.8: Elementkonzentrationen für junge und alte Blätter von *Elaeagia auriculata* in der Trockenzeit (TZ) und Regenzeit (RZ): Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n , verwendet im Wilcoxon-Test (Abschnitt 4.3.4).

	n	\bar{x}_{TZ}	s	\bar{x}_{RZ}	s
Calcium					
alt	9	7140	3000	6730	1970
jung	10	4290	2040	4500	1860
Kalium					
alt	10	8770	1950	8010	2940
jung	10	13400	4340	10410	4390
Magnesium					
alt	10	2640	690	2930	1030
jung	10	2050	590	2080	470
Mangan					
alt	10	309	107	354	186
jung	10	251	166	232	129
Phosphor					
alt	10	588	73	525	75
jung	10	739	210	653	205
Zink					
alt	10	31	6	23	8
jung	10	31	8	22	7

Tabelle 8.9: Elementkonzentrationen für junge und alte Blätter von *Plinia salticola* in der Trockenzeit (TZ) und Regenzeit (RZ): Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n , verwendet im Wilcoxon-Test (Abschnitt 4.3.4).

	n	\bar{x}_{alt}	s	\bar{x}_{jung}	s
Calcium					
alt	12	12790	1870	12020	2200
jung	12	7610	2540	8610	2370
Kalium					
alt	12	5590	2160	5470	1620
jung	12	9310	3550	7510	2970
Magnesium					
alt	12	2800	350	2780	770
jung	12	1880	440	2130	400
Mangan					
alt	12	749	284	766	279
jung	12	355	155	452	226
Phosphor					
alt	12	431	58	430	55
jung	12	610	126	544	115
Zink					
alt	10	17	4	12	3
jung	10	21	8	15	3

Tabelle 8.10: Elementkonzentrationen in alten und jungen Blättern von *Elaeagia auriculata* und in Böden aus 10 cm Tiefe: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n zur Verwendung im Spearman-Rangkorrelations-Test (Abschnitt 4.3.5).

	Blattalter	n	\bar{x}_{Boden}	s	$\bar{x}_{\text{Blätter}}$	s
Calcium						
Trockenzeit	alt	20	192	199	6730	2460
Regenzeit	jung	21	190	195	4240	1810
Trockenzeit	alt	9	193	172	6730	1970
Regenzeit	jung	10	182	166	4500	1860
Kalium						
Trockenzeit	alt	18	71	89	9790	3020
Regenzeit	jung	20	67	85	12930	3700
Trockenzeit	alt	10	88	90	8010	2940
Regenzeit	jung	10	88	90	10410	4390
Magnesium						
Trockenzeit	alt	18	50	47	2680	730
Regenzeit	jung	20	47	46	2040	520
Trockenzeit	alt	10	52	37	2930	1030
Regenzeit	jung	10	52	37	2080	470
Mangan						
Trockenzeit	alt	18	12,3	8,9	288	105
Regenzeit	jung	18	12,3	8,9	211	133
Trockenzeit	alt	10	9,6	7,6	354	186
Regenzeit	jung	10	9,6	7,6	232	129
Phosphor						
Trockenzeit	alt	15	26,8	11,1	574	101
Regenzeit	jung	17	26,0	10,6	740	191
Trockenzeit	alt	7	29,5	10,7	520	66
Regenzeit	jung	7	29,5	10,7	103	2
Zink						
Trockenzeit	alt	11	0,42	0,35	31	9
Regenzeit	jung	12	0,40	0,34	33	9
Trockenzeit	alt	7	0,32	0,24	23	9
Regenzeit	jung	7	0,32	0,24	22	9

Tabelle 8.11: Elementkonzentrationen in alten und jungen Blättern von *Plinia salticola* und in Böden aus 10 cm Tiefe: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n zur Verwendung im Spearman-Rangkorrelations-Test (Abschnitt 4.3.5).

	Blattalter	n	\bar{x}_{Boden}	s	$\bar{x}_{\text{Blätter}}$	s
Calcium						
Trockenzeit	alt	19	282	489	12360	1850
Trockenzeit	jung	21	265	467	7770	2430
Regenzeit	alt	13	421	735	14080	2370
Regenzeit	jung	12	443	736	8610	2370
Kalium						
Trockenzeit	alt	18	59	45	5580	1820
Trockenzeit	jung	20	57	43	9650	3010
Regenzeit	alt	12	87	72	5140	1900
Regenzeit	jung	11	84	76	10080	3030
Magnesium						
Trockenzeit	alt	19	56	75	2720	380
Trockenzeit	jung	21	53	72	1920	410
Regenzeit	alt	13	82	114	2750	750
Regenzeit	jung	12	86	118	2130	400
Mangan						
Trockenzeit	alt	19	9,6	5,8	719	251
Trockenzeit	jung	20	9,3	5,9	378	169
Regenzeit	alt	13	8,6	5,8	797	289
Regenzeit	jung	12	8,7	6,1	452	226
Phosphor						
Trockenzeit	alt	15	22,9	11,3	443	53
Trockenzeit	jung	17	27,0	18,9	613	106
Regenzeit	alt	12	34,2	18,8	424	50
Regenzeit	jung	12	35,8	18,8	554	115
Zink						
Trockenzeit	alt	14	0,37	0,30	17	4
Trockenzeit	jung	17	0,35	0,28	18	3
Regenzeit	alt	12	0,34	0,25	12	3
Regenzeit	jung	12	0,34	0,25	15	3

Tabelle 8.12: Elementkonzentrationen in alten und jungen Blättern von *Elaeagia auriculata* und in Böden aus 5 cm Tiefe (nur Regenzeit): Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n zur Verwendung im Spearman-Rangkorrelations-Test (Abschnitt 4.3.5).

	n	\bar{x}_{Boden}	s	$\bar{x}_{\text{Blätter}}$	s
Calcium					
alt	9	380	268	6730	1970
jung	10	373	253	4450	1860
Kalium					
alt	10	127	126	8010	2940
jung	10	127	126	10410	4390
Magnesium					
alt	10	101	57,6	2930	1030
jung	10	101	57,6	2080	470
Mangan					
alt	10	17,2	10,9	354	186
jung	10	17,2	10,9	232	129
Phosphor					
alt	10	38,9	12,1	525	75
jung	10	38,9	12,1	653	205
Zink					
alt	10	0,44	0,31	23	8
jung	10	0,44	0,31	22	7

Tabelle 8.13: Elementkonzentrationen in alten und jungen Blättern von *Plinia salticola* und in Böden aus 5 cm Tiefe (nur Regenzeit): Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s in mg/kg TG und Stichprobengrößen n zur Verwendung im Spearman-Rangkorrelations-Test (Abschnitt 4.3.5).

	n	\bar{x}_{Boden}	s	$\bar{x}_{\text{Blätter}}$	s
Calcium					
alt	13	584	807	11850	2200
jung	12	590	843	8610	2370
Kalium					
alt	13	123	104	5200	1830
jung	12	114	103	7510	2970
Magnesium					
alt	13	117	110	2750	750
jung	12	116	115	2130	400
Mangan					
alt	13	12,2	6,6	797	289
jung	12	12,4	6,9	452	226
Phosphor					
alt	13	36,1	17,3	430	52
jung	12	36,5	18,0	544	115
Zink					
alt	12	0,40	0,27	12	3
jung	12	0,40	0,27	15	3

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. Breckle für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und für die Betreuung der Arbeit.

Mit freundlicher Genehmigung von Herrn Ortíz, dem Leiter der Reserva de San Ramón, war es mir möglich, auf der Biologischen Station zu arbeiten.

Herrn Ph. D. Bornemisza-Steiner danke ich herzlich für seine Diskussionsbereitschaft und die Möglichkeit, im Agronomie-Institut der Universität von Costa Rica zu arbeiten.

Ebenso möchte ich mich herzlich bei Herrn Prof. Dr. Römhild für sein Interesse und seine Diskussionsbereitschaft bedanken.

Besonders herzlich möchte ich mich bei Ralf Cordes für die Beratung bei Problemen mit der Statistik und für zahlreiche Diskussionen und Anregungen zu Inhalt und Form der Arbeit bedanken.

Außerdem möchte ich Christine Reimann für ihre Anmerkungen zu statistischen und inhaltlichen Problemen danken.

Dank gebührt auch den Freunden und Freundinnen, die mir bei den Vorbereitungen zur Costa-Rica-Reise geholfen, die Korrektur gelesen oder mir die Laborstunden versüßt haben.

Vor allem danke ich meinen Eltern, die mir das Studium ermöglichten.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, diese Arbeit selbständig angefertigt und nur die angegebenen Hilfsmittel verwendet zu haben.

Bielefeld, 25.5.1994

