

UNIVERSITÄT OLDENBURG

Studiengang Diplom-Biologie

DIPLOMARBEIT

**Mineralstoffverhältnisse bei Baumfarnen in einem
prämontanen Regenwald Costa Ricas**

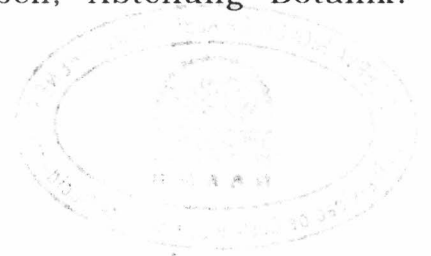
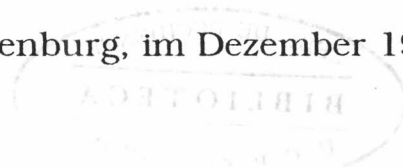
vorgelegt von:


Claudia Weber

Betreuender Gutachter: Prof. Dr. S.-W. Breckle, Abteilung für Ökologie
der Universität Bielefeld

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. P. Janiesch, Abteilung Botanik:
Pflanzenökologie der Universität Oldenburg

Oldenburg, im Dezember 1994





*Unter den vielen Farnkräutern gibt es
auch solche, die ich zu den Bäumen
zähle, weil sie dick und hoch wie
Tannenbäume sind.
Sie wachsen meist in dem Gebirge und
wo viel Wasser ist.
(OVIEDO, 1535)*

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	1
1.1.	Fragestellung	2
2.	Untersuchungsgebiet	4
2.1.	Geographie	4
2.2.	Geologie und Boden	6
2.3.	Klima	6
2.4.	Vegetation	7
3.	Baumfarne	9
3.1.	Untersuchte Arten	9
3.1.1.	<i>Alsophila polystichoides</i> Christ (<i>Cyatheaceae</i>)	10
3.1.2.	<i>Cyathea delgadii</i> Sternb. (<i>Cyatheaceae</i>)	10
3.1.3.	<i>Cyathea nigripes</i> (C. Chr.) Domin (<i>Cyatheaceae</i>)	11
3.1.4.	<i>Cyathea pinnula</i> (H. Christ) Domin (<i>Cyatheaceae</i>)	11
3.1.5.	<i>Cyathea trichiata</i> (Maxon) Domin (<i>Cyatheaceae</i>)	11
3.1.6.	<i>Dicksonia gigantea</i> Karsten (<i>Dicksoniaceae</i>)	12
4.	Material und Methoden	13
4.1.	Auswahl der Individuen	13
4.2.	Probennahme	13
4.3.	Probenaufbereitung und AAS-Analytik	14
4.3.1.	Austauschbare Kationen	14
4.3.2.	pH-Wert-Bestimmung	15
4.3.3.	Mineralisierung der Blattproben	16
4.3.4.	Meßtechnik	17
4.3.5.	Standardlösungen	17
4.3.6.	Meßkonditionen	17
4.3.7.	Absicherung der Analysemethoden	18
4.3.8.	Bestimmung der Nachweisgrenze	19
4.3.9.	Verwendung von Standard-Referenzmaterial	20
4.4.	Statistische Methoden	11

5.	Ergebnisse	22
5.1.	Mikroklima	22
5.2.	Elementkonzentrationen im Boden	23
5.2.1.	Veränderung der Elementkonzentrationen im Bodenprofil	23
5.2.2.	Vergleich der Untersuchungsflächen	25
5.2.3.	Standortvergleich der einzelnen Baumfarnarten	28
5.3.	Elementkonzentrationen in den Blättern	30
5.3.1.	Calcium	31
5.3.1.1.	Vergleich der Baumfarnarten	31
5.3.1.2.	Veränderungen über den Untersuchungszeitraum	33
5.3.2.	Kalium	34
5.3.2.1.	Vergleich der Baumfarnarten	34
5.3.2.2.	Veränderungen über den Untersuchungszeitraum	35
5.3.3.	Magnesium	36
5.3.3.1.	Vergleich der Baumfarnarten	36
5.3.3.2.	Veränderungen über den Untersuchungszeitraum	38
5.3.4.	Mangan	39
5.3.4.1.	Vergleich der Baumfarnarten	39
5.3.4.2.	Veränderungen über den Untersuchungszeitraum	41
5.3.5.	Zink	42
5.3.5.1.	Vergleich der Baumfarnarten	42
5.3.5.2.	Veränderungen über den Untersuchungszeitraum	44
5.4.	Zusammenhänge zwischen den Kationengehalten im Boden und den Elementkonzentrationen in den Farnblättern	45
5.5.	Vergleich der auf unterschiedlichen Untersuchungs- flächen wachsenden Individuen	47
5.5.1.	<i>Alsophila polystichoides</i> Christ (<i>Cyatheaceae</i>)	47
5.5.2.	<i>Cyathea delgadii</i> Sternb. (<i>Cyatheaceae</i>)	49
5.5.3.	<i>Cyathea nigripes</i> (C. Chr.) Domin (<i>Cyatheaceae</i>)	52
5.5.4.	<i>Cyathea pinnula</i> (H. Christ) Domin (<i>Cyatheaceae</i>)	54
6.	Diskussion	57
6.1.	Interpretation der Elementkonzentrationen im Boden	57

6.1.1.	Veränderungen des pH-Wertes und der Elementkonzentrationen mit zunehmender Bodentiefe	62
6.1.2.	Vergleich der Untersuchungsflächen	64
6.2.	Interpretation der Elementkonzentrationen in den Blättern	65
6.2.1.	Vergleich der Arten	71
6.2.2.	Nährstoffgehalte der Blätter in Abhängigkeit vom Blattalter	75
6.3.	Bestehen Zusammenhänge zwischen den Gehalten austauschbarer Nährstoffe und den absoluten Elementkonzentrationen in den Blättern?	79
6.4.	Abschließende Bewertung und Ausblick	80
7.	Zusammenfassung	83
8.	Literatur	85
A.	Anhang	

Abbildungsverzeichnis

Abb. 2.1.	Karte zur Lage der Untersuchungsflächen in der RB	5
Abb. 2.2.	Schematisches Klimadiagramm der Biologischen Station in der RB	7
Abb. 5.1.	Graphische Darstellung der relativen Luftfeuchte und der Temperatur im Sekundärbereich	22
Abb. 5.2.	Graphische Darstellung der relativen Luftfeuchte und der Temperatur am Nordhang	23
Abb. 5.3.	Konzentrationen der mit NH_4 -Acetatlösung extrahierbaren Kationen	24
Abb. 5.4.	pH_{KCl} -Wertveränderungen im Bodenprofil	25
Abb. 5.5.	Mittelwerte der Gehalte an austauschbaren Kationen im Boden der Untersuchungsflächen J, T und S	26
Abb. 5.6.	Mittelwerte der Konzentrationen an austauschbaren Kationen im Boden der Farnstandorte	28
Abb. 5.7.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Calciumgehalte in den Farnblättern	34
Abb. 5.8.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Kaliumgehalte in den Farnblättern	36
Abb. 5.9.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Magnesiumgehalte in den Farnblättern	39
Abb. 5.10.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Mangangehalte in den Farnblättern	42
Abb. 5.11.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Zinkgehalte in den Farnblättern	45
Abb. 5.12.	Abhängigkeit der Elementkonzentrationen in den Blättern der <i>Alsophila polystichoides</i> -Individuen am Nord- und Südhang von den Elementkonzentrationen im Boden	48, 49
Abb. 5.13.	Abhängigkeit der Elementkonzentrationen in den Blättern der <i>Cyathea delgadit</i> -Individuen am Nordhang und im Sekundärbereich von den Elementkonzentrationen im Boden	50, 51

- Abb. 5.14.** Abhängigkeit der Elementkonzentrationen in den Blättern der *Cyathea nigripes*-Individuen am Nord- und Südhang von den Elementkonzentrationen im Boden 52, 53, 54
- Abb. 5.15.** Abhängigkeit der Elementkonzentrationen in den Blättern der *Cyathea pinnula*-Individuen am Nord- und Südhang von den Elementkonzentrationen im Boden 55, 56

Tabellenverzeichnis

Tab. 4.1.	Probennahmetermine	14
Tab. 4.2.	Durchschnittliche relative Standardabweichungen der Parallelaufschlüsse in %	19
Tab. 4.3.	Nachweis- und Bestimmungsgrenze von Zink	19
Tab. 4.4.	Vergleich der eigenen Meßergebnisse mit den Sollwerten des Tee-Standard-Referenzmaterials	20
Tab. 5.1.	Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Untersuchungsflächen (J, T, S) bezüglich der pH-Werte und der Gehalte an austauschbaren Kationen im Boden	27
Tab. 5.2.	Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich verschiedener Bodenparameter der Baumfarnstandorte	30
Tab. 5.3.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Calciumkonzentrationen in den Blättern der einzelnen Arten	31
Tab. 5.4.	Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Calciumkonzentrationen in den Blättern	32
Tab. 5.5.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Kaliumkonzentrationen in den Blättern der einzelnen Arten	35
Tab. 5.6.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Magnesiumkonzentrationen in den Blättern der einzelnen Arten	37
Tab. 5.7.	Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Magnesiumkonzentrationen in den Blättern	38
Tab. 5.8.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Mangankonzentrationen in den Blättern der einzelnen Arten	40
Tab. 5.9.	Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Mangankonzentrationen in den Blättern	41

Tab. 5.10.	Mittelwerte und Standardabweichungen der Zinkkonzentrationen in den Blättern der einzelnen Arten	43
Tab. 5.11.	Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Zinkkonzentrationen in den Blättern	44
Tab. 5.12.	Korrelationen zwischen den Elementkonzentrationen in Blättern und Boden	46
Tab. 6.1.	Richtlinien für die Interpretation von Bodenanalysen	58
Tab. 6.2.	Konzentrationen austauschbarer Kationen und pH-Werte einiger tropischer Böden	61
Tab. 6.3.	Gesamtgehalte der Kationen Ca, K, Mg, Mn und Zn in den Blättern von Farnen und Höheren Pflanzen in unterschiedliche tropischen Regenwäldern	67
Tab. 6.4.	Mittlere Nährstoffgehalte in den Blättern einiger tropischer Bäume	68
Tab. 6.5.	Höhenzuwächse, Blattwurf und Vorkommen der Arten	73

Abkürzungen und Symbole

<i>A. p.</i>	<i>Alsophila polystichoides</i>
AAS	Atom-Absorptions-Spektrometrie
BA	Blattanlagen
<i>C. d.</i>	<i>Cyathea delgadii</i>
<i>C. n.</i>	<i>Cyathea nigripes</i>
<i>C. p.</i>	<i>Cyathea pinnula</i>
<i>C. t.</i>	<i>Cyathea trichiata</i>
CIA	Centro de Investigaciones Agronomicas
<i>D. g.</i>	<i>Dicksonia gigantea</i>
I, II, III	Probennahmetermine
J	Untersuchungsfläche am Südhang
n	Anzahl der Proben
nn	nicht nachweisbar
ns	nicht signifikant
P1	Schicht des Bodenprofils (1cm)
P2	Schicht des Bodenprofils (1-15 cm)
P3	Schicht des Bodenprofils (15-60 cm)
P4	Schicht des Bodenprofils (60-100 cm)
RB	Reserva Biológica Alberto Brenes
RLF	relative Luftfeuchte im Monatsmittel
RLF _{min}	minimale relative Luftfeuchte während eines Monats
S	Untersuchungsfläche im Sekundärbereich
s	Standardabweichungen
T	Untersuchungsfläche am Nordhang
TS	Trockensubstanz
\bar{x}	arithmetisches Mittel
α	Signifikanzniveau
*	Signifikanzniveau von 5%
**	Signifikanzniveau von 1%

1. Einleitung

Seit Joseph Banks, Carl von Linné und Alexander von Humboldt im 18. Jahrhundert die ersten großen Forschungsreisen zur Erkundung der Tropenwelt unternahmen, haben zahlreiche Forscher versucht, das Mysterium dieses Lebensraumes aufzudecken. Doch ist es bis heute nicht gelungen die ökologischen Zusammenhänge dieses komplexen Gefüges vollständig zu ergründen. Ein wichtiger Aspekt der Tropenforschung ist heute der Versuch das Zusammenspiel der zahlreichen Faktoren im Nährstoffkreislauf zu untersuchen.

Die Ergebnisse einiger punktueller Untersuchungen vor allem im Amazonasbecken haben zu der weitverbreiteten Meinung geführt, daß alle tropischen Regenwälder auf extrem nährstoffarmem Untergrund stocken und der Hauptteil der Nährstoffe in der oberirdischen Biomasse festgelegt ist. Studien über Nährstoffkreisläufe in Regenwäldern anderer Regionen haben jedoch gezeigt, daß es genauso wenig Sinn macht den "typischen" tropischen Wald zu beschreiben wie den "typischen" Wald der gemäßigten Breiten (VITOUSEK & SANFORD, 1986).

Nach JORDAN und HERRERA (1981) sind die Mechanismen der Nährstoffkreisläufe in den Wäldern der Tropen sowie der gemäßigten Breiten in zwei Extreme zu unterteilen, zwischen denen zahlreiche Übergänge bestehen. Die oligotrophe Strategie ist auf nährstoffarmen, die eutrophe Strategie auf nährstoffreichen Böden ausgebildet. Als Bewertungskriterium der Bodenfruchtbarkeit ziehen die Autoren die Calciumkonzentrationen in Boden und Biomasse heran. Untersuchungen von Biomasse, Produktivität und Nährstoffkreisläufen in unterschiedlichen Waldökosystemen zeigten, daß sich eutrophe und oligotrophe Wälder nur geringfügig unterscheiden. Wesentliche Unterschiede zwischen beiden Waldtypen sind in ungestörten oligotrophen Wäldern die Entwicklung einiger sehr effektiver Mechanismen, die den Nährstoffkreislauf nahezu geschlossen halten und Nährstoffverluste verhindern, sowie die Fähigkeit eutropher Wälder die Leistungsfähigkeit nach Störungen aufrechtzuerhalten (JORDAN & HERRERA, 1981).

Ein vollkommenes Verständnis der Prozesse der Nährstoffkreisläufe ist besonders schwierig zu erreichen aufgrund der unterschiedlichen Lebensformen und weil die verschiedenen Arten innerhalb der einzelnen Lebensformen signifikant unterschiedliche Verteilungsmuster und Umsatzgeschwindigkeiten der verschiedenen Elemente aufweisen können (GRUBB & EDWARDS, 1982).

1.1. Fragestellung

Im Zusammenhang mit der Dissertation von BITTNER (die Ergebnisse dieser Dissertation lagen mir bei der Fertigstellung der Diplomarbeit nicht vor) über die Phänologie und Ökologie verschiedener Baumfarnarten in der Reserva Biológica Alberto Brenes (RB) sollten die Beziehungen zwischen dem Nährstoffangebot im Boden und dem Nährstoffgehalt der Farnwedel untersucht werden. Außerdem erschien es sinnvoll im Rahmen eines von der DFG geförderten Projektes zur "Erforschung der Mechanismen zur Entstehung und Erhaltung der Artenvielfalt in tropischen Regenwäldern" auch die Mineralstoffverhältnisse einzelner Baumarten zu untersuchen und zu vergleichen. Die Untersuchungen von BULJOVIC (1994) über die Nährstoffgehalte in den Blättern von *Plinia salticola* L. (*Myrtaceae*) und *Elaeagia auriculata* Hemsl. (*Rubiaceae*) und im zugehörigen Boden fanden im gleichen Untersuchungsgebiet mit einer ähnlichen Zielsetzung statt und sollen daher in der Diskussion besonders berücksichtigt werden.

Die in dieser Arbeit untersuchten Elemente sind die Makroelemente Ca, K und Mg, sowie die Mikroelemente Mn und Zn mit ebenfalls essentieller Bedeutung für das Pflanzenwachstum. Bei den untersuchten Baumfarnen handelt es sich um die sechs in der RB häufige Arten der Familien *Cyatheaceae* und *Dicksoniaceae*:

- *Alsophila polystichoides* (Cyatheaceae)
- *Cyathea delgadii* (Cyatheaceae)
- *Cyathea nigripes* (Cyatheaceae)
- *Cyathea pinnula* (Cyatheaceae)
- *Cyathea trichiata* (Cyatheaceae)
- *Dicksonia gigantea* (Dicksoniaceae)

Folgende Aspekte werden in dieser Arbeit im einzelnen untersucht:

- Bodenuntersuchung:
 1. Lassen sich Unterschiede bezüglich des Nährstoffangebotes und der pH-Werte auf den verschiedenen Untersuchungsflächen (Nordhang T, Südhang J und Sekundärbereich S) nachweisen?
 2. Unterscheiden sich die Standorte der einzelnen Baumfarnarten hinsichtlich der Element- und H⁺-Ionenkonzentrationen voneinander?
 3. Wie verändert sich die Verfügbarkeit der Nährstoffe im Bodenprofil?
- Blattuntersuchungen:
 1. Unterscheiden sich die sechs Baumfarnarten in bezug auf die Blattelementkonzentrationen voneinander?
 2. Sind Unterschiede hinsichtlich der Nährstoffgehalte in den Blättern von Individuen unterschiedlicher Untersuchungsflächen (J, T, S) erkennbar?
 3. Lassen sich altersabhängige Konzentrationsveränderungen in den Blättern nachweisen?
 4. Kann eine Korrelation zwischen den Gehalten an austauschbaren Nährstoffen im Boden und den absoluten Elementkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne festgestellt werden?

2. Untersuchungsgebiet

2.1. Geographie

Die 51.100 m² große Republik Costa Rica bildet einen Teil der mittelamerikanischen Landbrücke. Das gesamte Land wird von Nordwest nach Südost von vier aufeinanderfolgenden Kordilleren durchzogen, die das Rückgrat Costa Ricas bilden. Einer dieser Gebirgszüge ist die Cordillera de Tilarán, in der die Reserva Biológica Alberto Brenes gelegen ist. 1975 wurde das Gebiet mit einer Fläche von 8.000 ha zunächst als Forstreservat unter Schutz gestellt. Seit Anfang des Jahres 1994 hat es den Status eines biologischen Reservates.

Die RB liegt zwischen dem 84°35' und dem 84°41' westlicher Länge und dem 10°10' und dem 10°18' nördlicher Breite und gehört zur atlantischen Abdachung der Cordillera de Tilarán. Das Gebiet befindet sich in einer Höhenregion von etwa 600 bis 1.500 m NN (VARGAS, 1991). Es zeichnet sich durch ein äußerst bergiges Relief mit steilen Abhängen und tiefen V-Tälern aus. Die Biologische Station ist im Tal des Río San Lorencitos, einem Nebenfluß des Río San Lorenzo, auf ca. 890 m NN Höhe an der östlichen Grenze der RB gelegen.

Die Untersuchungen erfolgten auf drei Flächen mit unterschiedlichen Expositionen in unmittelbarer Nähe der Biologischen Station. Die Flächen im Primärwald liegen an den zum Río San Lorencito abfallenden Berghängen. Die Fläche J befindet sich beiderseits eines Trails am Südhang in einer Höhenlage von 910 bis 960 m NN, die Fläche T am Nordhang des gegenüberliegenden Berges auf 890 bis 1.230 m NN. Der Sekundärbereich (Fläche S) liegt außerhalb des Reservates entlang des Fahrweges zur Station und erstreckt sich in Nordost-Exposition entlang eines Bergkammes in einer Höhenlage von 890 bis 930 m NN.

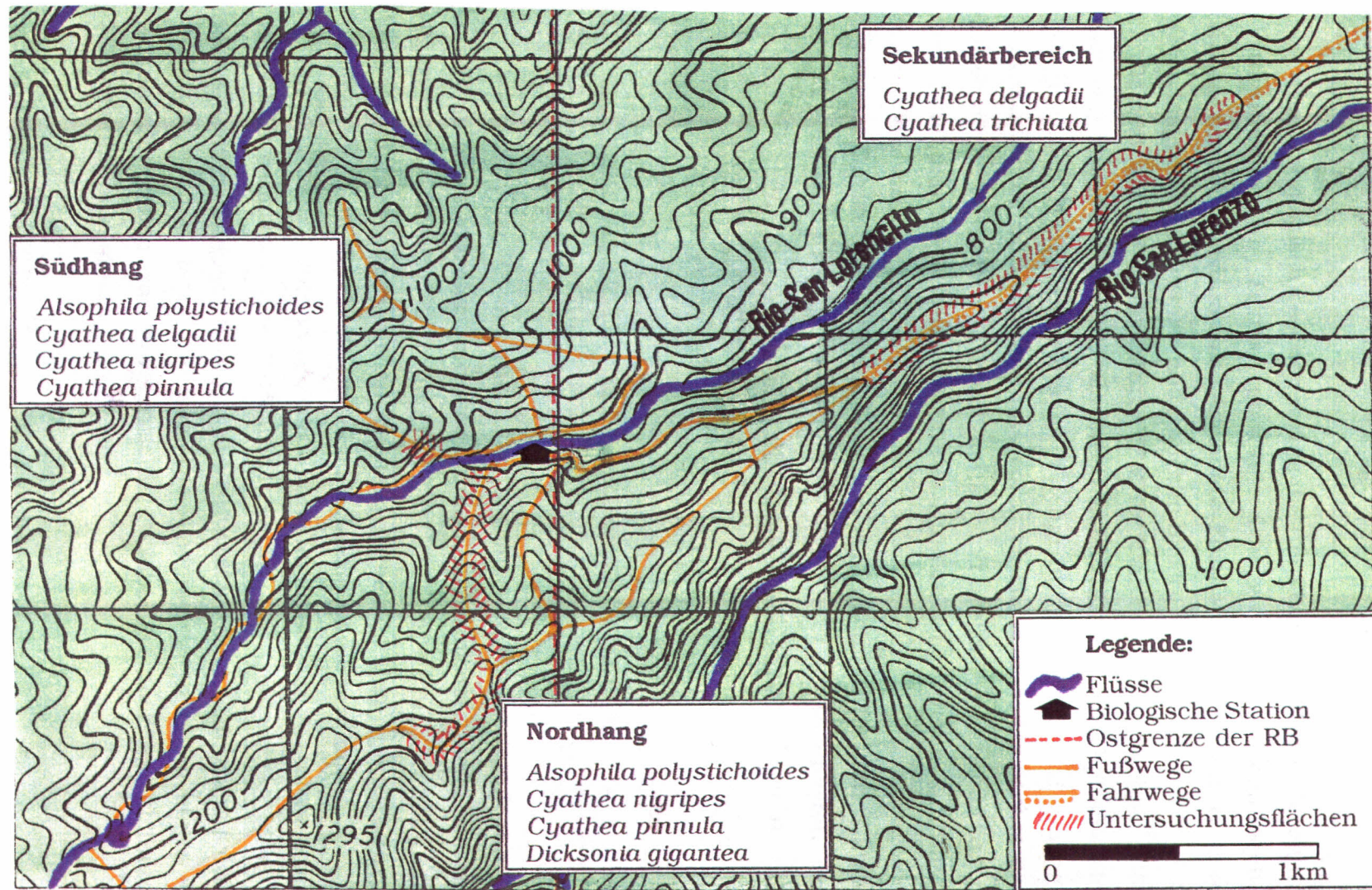


Abb. 2.1.: Karte zur Lage der Untersuchungsflächen in der RB

2.2. Geologie und Boden

Geomorphologisch gesehen wurde die Cordillera de Tilarán durch den Vulkanismus im Tertiär geprägt. Die vulkanisch entstandenen Ablagerungen werden als Aguacate-Formation bezeichnet, deren Gesteinsgrundlage Basalte und Andesite bilden.

Gemäß der US-Nomenklatur (SMSS; *Taxonomía de suelos*, 1982) werden die Böden der RB als Inceptisole bezeichnet. Inceptisole sind junge, noch wenig entwickelte, flachgründige Böden mit geringer Tonverlagerung und schwach ausgeprägten Horizonten (JENNY, 1980). Diese Böden besitzen eine feine Textur, sind braun bis dunkelbraun, in der Tiefe gelb bis braun gefärbt. Als Humusformen treten Röhhumus und Moder auf.

Die im Gebiet dominierende Bodenart wird nach der US-Nomenklatur als "Typic Humitropept" bezeichnet, assoziierende Bodenarten sind "Typic Dystropept", "Andic Humitropept" und "Typic Haplohumult" (SMSS; *Taxonomía de suelos*, 1982).

2.3. Klima

Das Gebiet der RB unterliegt dem atlantischen Klimaeinfluß, d.h. es erhält zu allen Jahreszeiten Niederschläge und unterliegt dem Nordost-Passat. Im Jahresverlauf treten nur geringe Temperaturschwankungen auf, die Jahreszeiten werden deshalb nicht von den Temperaturen, sondern vielmehr durch die Niederschlagsverhältnisse bestimmt.

Für das Jahr 1993 wurde ein Jahresniederschlag von etwa 3.550 mm/Jahr gemessen (WATTENBERG, pers.). Die trockensten Monate sind die Monate Januar bis April; die Niederschlagsmengen liegen jedoch auch dann kaum unter 100 mm. Die Niederschlagsmaxima liegen im August/September und November. Im Oktober ist noch ein kleineres Niederschlagsminimum zu erkennen.

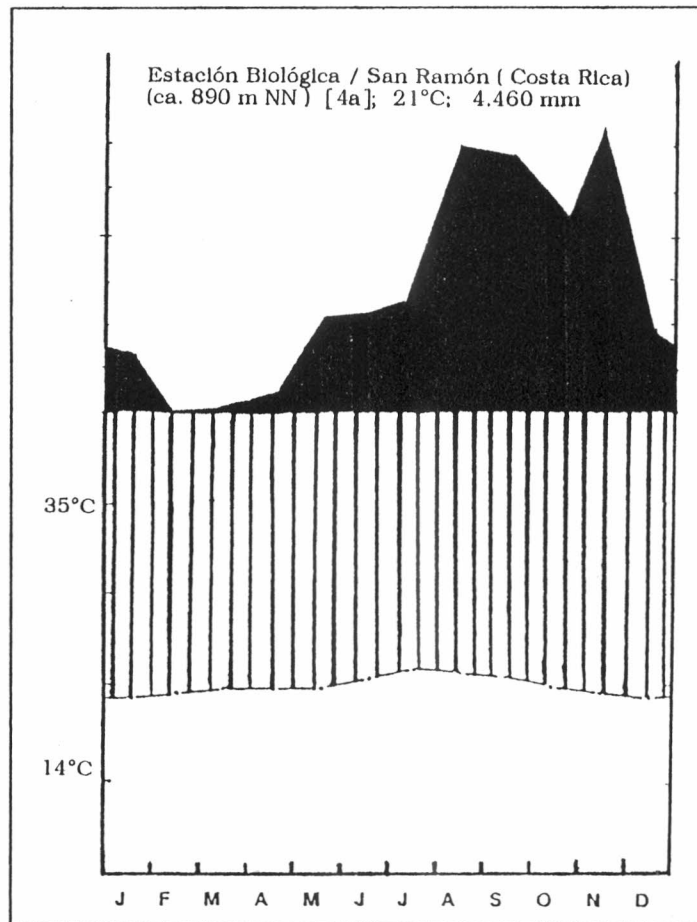


Abb. 2.2.: Schematisches Klimadiagramm der Biologischen Station in der RB. Meereshöhe: ca. 890 m NN, Beobachtungszeitraum: 3-4 Jahre, mittlere Jahrestemperatur: 21°C, mittlerer Jahresniederschlag: ca. 4.460 mm (BRECKLE, 1994)

2.4. Vegetation

In Anlehnung an die Klassifikation der "Tropical Life Zones" von HOLDRIDGE (1967) läßt sich die Vegetation in der Reserva Biológica Alberto Brenes (RB) in drei Waldformationen untergliedern:

- Bosque tropical muy húmedo (0-600 m NN)
- Bosque premontano muy húmedo (600-1.500 m NN)
- Bosque montano bajo húmedo (1.500 - 2.250 m NN)

Der überwiegende Teil der RB ist von einem prämontanen tropischen Regenwald mit einer mittleren Stammzahldichte von etwa 600 Bäumen pro Hektar bedeckt. Auffällig sind die zahlreichen kleinen Baum- und Astfalllücken, die die Bildung einer zum Teil gut entwickelten Krautschicht ermöglichen.

Das vielschichtige Kronendach erreicht eine Höhe von 30 bis 40 Metern, die Strauchschicht (2 - 8 m Höhe) wird von Baumfarnen und Palmen dominiert. In der Krautschicht (<2 m) herrschen Palme, Farne und Heliconien vor (VARGAS, 1991).

3. Baumfarne

Baumfarne, deren Blütezeit bereits im frühen Erdmittelalter lag, gelten als "lebende Fossilien" unter den Bäumen des tropischen Regenwaldes. Sie gehören zu den Echten Farnen und zeichnen sich durch ihre besondere Wuchsform aus. Die Pflanzen sind stammbildend und erreichen eine Höhe von bis zu 15 Metern. Der unverzweigte Stamm trägt an seinem Ende eine Rosette schraubig gestellter, mehrfach gefiederter Wedel (STRASBURGER, 1991).

Wie auch Moose nehmen Farnpflanzen hinsichtlich ihrer Anpassung an das Landleben eine Übergangsstellung ein. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß auch heute die meisten Arten an relativ feuchten Standorten zu finden sind. Eine Studie von NISMAN (1965) über das Vorkommen von Baumfarnen in Costa Rica belegt, daß die Anzahl der Arten mit dem Ansteigen von Temperatur und Feuchtigkeit zunimmt. Abgesehen von der Abhängigkeit des Vorkommens von klimatischen Faktoren sind die Baumfarne bis heute nur wenig untersucht. Die meisten vorliegenden Arbeiten sind systematischer Art, jedoch gibt es auch hier noch viele offene Fragen, da viele Baumfarnarten zur Hybridisierung mit anderen Arten neigen und ständig neue Unterarten entdeckt werden.

3.1. Untersuchte Arten

Untersucht wurden sechs Baumfarnarten, die ausgewählt wurden aufgrund ihrer unterschiedlichen Phänologie bzw. aufgrund ihres Vorkommens auf unterschiedlichen Flächen.

Aussagen über den Lebenszyklus dieser Arten finden sich nicht in der Literatur. Die Angaben über Blattwurf, Höhenzuwachs und Vorkommen der Arten in der RB beruhen auf Untersuchungen von BITTNER (1994 bzw. mündlich). Die Beschreibungen der Arten geben

die für die Bestimmung vor Ort auffälligen Merkmale wieder und beinhalten weniger die systematischen Merkmale die zur Bestimmung von Farnen üblich sind. Da in der RB lediglich elf Baumfarnarten bekannt sind, reichten diese Kriterien zur Bestimmung im Wald aus.

3.1.1. *Alsophila polystichoides* Christ (Cyatheaceae)

Diese im Primärwaldbereich der RB häufige Art zeichnet sich durch einen schwarzbraunen, mit Adventivwurzeln und Dornen besetzten Stamm aus. Auffällig sind die stark ausgeprägten und ebenfalls mit Dornen und Schuppen bedeckten Apizes. Die Wedel sind zwei- bis dreifach gefiedert, dunkelgrün und ledrig. Die Rhachis ist schwarz, dornig und an der Basis mit rötlichbraunen Schuppenhaaren besetzt. Der jährliche Höhenzuwachs beträgt durchschnittlich etwa 19 cm. *Alsophila polystichoides* ist zu den Arten mit saisonalem Blattabwurf während der Trockenzeit zu zählen.

3.1.2. *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae)

Individuen von *Cyathea delgadii* sind sowohl im Primärwald als auch im Sekundärbereich in einer Höhenlage von 500 bis 1.500 m NN zu finden. Am Stamm sind deutliche Blattnarben sichtbar. Rhachis und Costae sind rötlichbraun gefärbt, der Rhachisansatz trägt rötlichbraune Schuppenhaare. Blattabwurf und Neuaustrieb finden bei dieser Art permanent statt. Bezüglich des jährlichen Höhenzuwachses unterscheiden sich die Pflanzen des Primärwaldes und des Sekundärbereiches. Im Primärwald wurde ein jährlicher Zuwachs von etwa 21 cm festgestellt, auf der Sekundärfläche beträgt der durchschnittliche Höhenzuwachs 82 cm pro Jahr.

3.1.3. *Cyathea nigripes* (C. Chr.) Domin (Cyatheaceae)

Cyathea nigripes kommt in der RB ausschließlich im geschlossenen Bestand des Primärwaldes vor. Die Wedel sind 1,4 bis 1,7 m lang, von oval-lanzettlicher Form und oberseits dunkelgrün und ledrig. Die Blattunterseite ist blaßgrün gefärbt. Die Rhachis ist nahezu glatt und ohne Dornen. Der Blattabwurf erfolgt ebenso wie bei *Alsophila polystichoides* während der Trockenzeit. Durchschnittlich beträgt der jährliche Höhenzuwachs etwa 17 cm.

3.1.4. *Cyathea pinnula* (H. Christ) Domin (Cyatheaceae)

Die auffälligsten Merkmale dieser Primärwaldart sind die abgerundeten Spitzen der 2. Seitenfiedern sowie die hervortretenden Blattadern. Die Basis der Rhachis ist mit rotbraunen breiten Schuppen besetzt und weist eine ventrale Furche auf. Der Blattabwurf von *Cyathea pinnula* erfolgt kontinuierlich. Mit einem Höhenzuwachs von durchschnittlich 14 cm pro Jahr ist diese Art diejenige mit dem geringsten Wachstum unter den untersuchten Arten.

3.1.5. *Cyathea trichiata* (Maxon) Domin (Cyatheaceae)

Vorkommen dieser relativ schnellwüchsigen Art sind nur im Sekundärbereich bekannt. Die Blattwedel erreichen eine Länge von 2 bis 3,5 m. Die Fiedern 2. Ordnung sind relativ schmal, bogenförmig und spitz zulaufend. Die Rhachis ist mit langen gelbbraunen Haaren überzogen. Blattabwurf und Neuaustrieb erfolgen permanent. Der Höhenzuwachs beträgt etwa 90 cm im Jahr.

3.1.6. *Dicksonia gigantea* Karsten (*Dicksoniaceae*)

Dicksonia gigantea ist der einzige Vertreter der Familie der *Dicksoniaceae* in der RB und kommt ausschließlich im Primärwald vor. Durch die Ausbildung einer dichten Schicht sproßbürtiger Wurzeln erscheint der Stamm im Vergleich zu dem anderer Baumfarnarten extrem dick. Der Apex ist behaart und zu einem Trichter mit zahlreichen Schuppenhaaren geformt. Die Blätter sind dreifach gefiedert. Die hellgrüne Costae besitzt eine rauhe, behaarte Oberfläche. Untersuchungen über den jährlichen Höhenzuwachs und den Zeitpunkt des Blattabwurfs liegen nicht vor.

4. Material und Methoden

4.1. Auswahl der Individuen

Für die Auswahl der untersuchten Individuen waren eine Reihe von Kriterien ausschlaggebend:

- Um den Eingriff in das Wachstum der Pflanzen möglichst gering zu halten, wurden nur Farne ausgesucht, die mindestens vier Wedel besaßen.
- Die Stammhöhe der Versuchsexemplare lag unter 4 m, so daß eine Entnahme der Wedel oder einzelner Fiedern noch mit der Teleskopstange möglich war.
- Die Pflanzen befanden sich alle in 10 m maximaler Entfernung der vorhandenen Trails, um das Wiederfinden zu erleichtern.
- Bei einzelnen Arten wurde darauf geachtet, daß Individuen in unterschiedlichen Höhenlagen beprobt wurden (*Alsophila polystichoides*, *Dicksonia gigantea*).

Die Standorte der untersuchten Individuen sind der Abb. 2.2. sowie Tab. A-1 im Anhang zu entnehmen.

4.2. Probennahme

Zu Beginn der Probennahme wurde je ein relativ junger Wedel der Versuchsexemplare markiert. Zu drei Terminen wurden einige Fiedern von der Basis beginnend abgeschnitten. Vorhandene Epiphyllie wurden grob entfernt, die Fiedern anschließend in Costae und Lamina getrennt bei ca. 40°C getrocknet und in Folie verschweißt. Für die Analyse der Mineralstoffe wurden aus Zeitgründen nur die Laminae weiter aufgearbeitet.

Aufgrund organisatorischer und arbeitstechnischer Probleme sowie Schwierigkeiten bei der Bestimmung der Arten konnte die erste

Probennahme aller Individuen nicht an einem Termin stattfinden. Die folgende Tabelle (Tab. 4.1.) gibt Aufschluß über die einzelnen Probennahmeterminale.

Tab 4.1.: Probennahmeterminale

	14.12.92	11.01.93	27.01.93	25.02.93	20.03.93
<i>A. polystichoides</i>	*			*	*
<i>C. delgadü</i>		*S	*J	*	*
<i>C. nigripes</i>		*		*	*
<i>C. pinnula</i>		*		*	*
<i>C. trichiata</i>		*T	*J		*
<i>D. gigantea</i>	*			*	*

Parallel zu den Pflanzenproben wurden Bodenproben gewonnen. Dazu wurden in einem Radius von 1 m um den Stamm herum vier bis fünf Proben mit dem Stechzylinder bis zu einer Tiefe von 20 cm entnommen und zu einer Mischprobe vereinigt. Die Bodenproben wurden bei 40°C getrocknet und in Tüten verschweißt.

Exemplarisch erfolgte außerdem die Untersuchung eines Bodenprofils am Nordhang in einer Höhe von 1.030 m NN. Die Bodenhorizonte wurden hierbei aufgrund der sich mit der Bodentiefe verändernden Färbung festgelegt.

4.3. Probenaufbereitung und AAS-Analytik

4.3.1 Austauschbare Kationen

Als "austauschbar" werden in dieser Arbeit die Bodenelementgehalte definiert, die durch den Ionentauscher Ammoniumacetat extrahiert werden. Im Gegensatz zu den Gesamtgehalten der Kationen im Boden gibt die Menge der austauschbaren Kationen den Vorrat der Ionen

wieder, aus denen die aktuelle Versorgung der Pflanzen gedeckt wird.

Aus der Literatur sind zahlreiche Untersuchungen bekannt, austauschbare Kationenfraktionen im Boden mit unterschiedlichen Extraktionsmitteln zu bestimmen. Eine verallgemeinernde Aussage bezüglich der Korrelation zwischen extrahierbaren Bodengehalten und dazugehörigen Pflanzenelementgehalten konnte bislang nicht getroffen werden. Zu unterschiedlich ist das Verhalten der verschiedenen Pflanzenarten bezüglich der Mineralstoffaufnahme. Auch zeigen die einzelnen Elemente bei unterschiedlichen Extraktionsmitteln eine gute Extrahierbarkeit. Für die Bestimmung der Elemente Ca, K, Mg, Mn und Zn ist die Ammoniumacetatmethode allgemein gebräuchlich und wurde, um eine bessere Vergleichbarkeit mit Literaturwerten zu ermöglichen, für diese Arbeit gewählt.

Die getrockneten Bodenproben wurden auf eine Korngröße von <2 mm feingesiebt. Anschließend wurden mittels der NH₄-Acetat-Methode die austauschbaren Kationen extrahiert.

5 g lufttrockener Boden werden mit 50 ml 1 M NH₄-Acetatlösung (pH 7) versetzt und 2 h lang in verschlossenen Gefäßen auf dem Schüttler geschüttelt. Die Bodensuspension wird dann durch Papierfaltenfilter (SCHLEICHER & SCHUELL) filtriert und in 50 ml PE-Flaschen bis zur Analyse im Kühlraum bei 4°C gelagert.

Um Kontaminationen zu vermeiden wurden alle Gefäße vor dem Gebrauch mit 1,5%iger HNO₃ und H₂O bidest gespült.

4.3.2. pH-Wert-Bestimmung

Die Bestimmung der pH-Werte erfolgte nach den Anweisungen von BRICEÑO und PACHECO (1984).

10 g des auf 2 mm Fraktion gesiebtens Bodens wird mit 25 ml 1 M KCl aufgeschlämmt und 1 h lang unter häufigem Schütteln stehen gelassen. Die Messung erfolgt mit einer Einstab-Glaselektrode.

Durch die Verwendung einer Elektrolytsuspension wird der bei der Messung in wässriger Lösung auftretende Suspensionseffekt verhindert. Außerdem entspricht diese Bestimmungsmethode eher den natürlichen Bedingungen und ist besser reproduzierbar. Der in wässriger Lösung gemessene pH-Wert ist höher als der in Salzlösung gemessene (PAGEL, ENZMANN & MUTSCHER, 1982).

4.3.3. Mineralisierung der Blattproben

Die bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknete Blattmasse wurde zur vollständigen Mineralisierung nach dem Teflon-Druckaufschluß-Verfahren (HEINRICHS et al., 1986) naß verascht.

Es wurden je etwa 150 mg Pflanzenmaterial in die Druckaufschlußgefäße eingewogen, mit 2 ml 65%iger HNO₃ (Fa. MERCK "pro analysii") versetzt und die gut verschlossenen Gefäße für sieben Stunden bei 170°C im Trockenschrank belassen. Nach dem Abkühlen (unter 30°C) wurden die Gefäße unter dem Abzug geöffnet und zum Abrauchen der während des Aufschlusses entstandenen Stickoxide einige Minuten offen stehengelassen.

Die nun klaren Lösungen wurden in kalibrierte Reagenzgläser pipettiert, mit 1,5%iger HNO₃ auf 12 ml eingestellt und in 20 ml Szintillationsgefäße (GREINER) bis zur Analyse bei -18°C gelagert.

Druckaufschlußgefäße und Szintillationsgefäße wurden vor Gebrauch gründlich mit 1,5%iger HNO₃ gespült und getrocknet. In regelmäßigen Abständen (nach je zwei Aufschlußserien) erfolgte jeweils ein Blindaufschluß, um einer möglichen Absorption von Ionen am Teflon und damit einer Kontamination der Proben vorzubeugen.

4.3.4. Meßtechnik

Die Bestimmung der Elemente K, Ca, Mg, Mn und Zn erfolgen mit der Atomabsorptionsspektrometrie mittels der Flammentechnik. Dabei wird die Probe als Aerosol in einer Luft-/Acetylen-Flamme bzw. Lachgas-Flamme (Ca-Bestimmung) atomisiert. Die Messungen der Elementkonzentrationen von K, Mg, Mn und Zn wurden mit einem Atomabsorptionsspektrometer vom Typ 380 der Firma PERKIN-ELMER durchgeführt. Die Ermittlung der Calciumkonzentrationen mittels der Lachgas-Flamme konnte aus technischen Gründen nur am Gerätetyp 5100 desselben Herstellers erfolgen.

4.3.5. Standardlösungen

Zur Eichung des Gerätes wurden Standardlösungen benutzt, die durch Verdünnen der Stammlösungen (Fa. MERCK "Titrisol") mit 1,5%iger HNO₃ für die Analyse des Pflanzenmaterials oder mit 1M NH₄-Acetat für die Bestimmung der Bodenproben hergestellt wurden.

Für die Messung in der Flamme reicht ein Standard im linearen Meßbereich aus. Die Konzentrationen der verwendeten Standardlösungen sind in Tab. A-2 im Anhang angegeben.

4.3.6. Meßkonditionen

Die Meßkonditionen wurden im wesentlichen aus den Empfehlungen des Forschungszentrums Waldökosysteme-Waldsterben der Universität Göttingen übernommen (HEINRICHS, KÖNIG & SCHULTZ, 1985) (Tab. A-2 im Anhang).

Um Ionisationsstörungen, sowie Dampf- und Schmelzphasenstörungen vorzubeugen, mußte den Proben und Eichlösungen für manche Messungen ein Ionisationspuffer oder Befreiungsgas zugesetzt werden.

Durch die Zugabe von Cäsium im Überschuß zu den Lösungen können die bei Kalium- und Natrium-Messungen auftretenden Ionisationsstörungen verringert bzw. ganz vermieden werden. Dampf- und Schmelzphasenstörungen durch die Bildung stabiler Verbindungen in der Flamme, wie sie häufig bei Calcium und Magnesium auftreten, lassen sich durch den Zusatz von Lanthan beseitigen. Art und Menge der jeweils verwendeten Zusatzlösung sind der Tab. A-2 im Anhang zu entnehmen.

4.3.7. Absicherung der Analysemethoden

Die Reproduzierbarkeit der Versuchsergebnisse wurde durch Parallelaufschlüsse überprüft. Hierzu wurden von dem gewonnenen Pflanzen- und Bodenmaterial jeweils drei Proben auf die gleiche Weise aufgeschlossen bzw. extrahiert und die Elementkonzentrationen gemessen. Die Analysedaten der Parallelaufschlüsse zeigten für die einzelnen Elemente im Mittel die in Tab. 4.2. dargestellten Abweichungen. Bei Differenzen größer als 10 % wurden Meßfehler durch Wiederholungsmessungen ausgeschlossen. Für die Analysen des Bodenmaterials ergibt sich somit eine gute Reproduzierbarkeit der Ergebnisse mit Ausnahme der Zinkbestimmungen. Die hohen Standardabweichungen sind auf die extrem geringen Konzentrationen dieses Elementes im Boden (nahe der Nachweisgrenze) zurückzuführen. Bezüglich des Pflanzenmaterials kann von einer guten Reproduzierbarkeit für die Bestimmungen von Calcium, Magnesium und Zink ausgegangen werden. Für Kalium und Mangan ergaben sich größere Standardabweichungen, die möglicherweise durch inhomogenes Pflanzenmaterial bedingt sein können. Durch die Analyse von je drei Parallelaufschlüssen und die daraus gebildeten Mittelwerte der Elementkonzentrationen kann trotzdem eine relativ gute Reproduzierbarkeit der Ergebnisse angenommen werden.

Tab. 4.2.: Durchschnittliche relative Standardabweichungen der Parallelaufschlüsse in %

	Ca	K	Mg	Mn	Zn
Bodenmaterial	2,56	1,88	1,84	2,19	12,72
Pflanzenmaterial	4,03	8,13	3,93	6,91	3,55

4.3.8. Bestimmung der Nachweisgrenze

Die Nachweisgrenze der Elemente wird nach STOEPLER (1985) durch die dreifache Standardabweichung des Blindwertes festgelegt. Die Bestimmungsgrenze berechnet sich daraus wie folgt:

$$\text{Bestimmungsgrenze} = \frac{\text{Nachweisgrenze} \times \text{Verdünnungsfaktor}}{\text{Probeneinwaage}}$$

Die ermittelten Nachweis- und Bestimmungsgrenzen für die Zinkbestimmung der Bodenproben sind in Tab. 4.3. dargestellt. Für die übrigen Elemente war dieser Nachweis nicht nötig, da genügend große Mengen in dem Probenmaterial festgestellt werden konnten.

Tab. 4.3.: Nachweis- und Bestimmungsgrenzen von Zink.

Anzahl der Blindwerte	Mittelwert [mmol/g]	Standardabweichung [mmol/g]	Nachweisgrenze [mmol/g]	Bestimmungsgrenze bei 5 g Einwaage [mmol/g]
22	0,214	0,106	0,318	3,18

4.3.9. Verwendung von Standard-Referenzmaterial

Standard-Referenzmaterialien sind homogenisierte natürliche Proben, deren wahrscheinlichen Elementgehalte durch unabhängige Analysen mit zum Teil unterschiedlichen Methoden ermittelt wurden. Bei dem verwendeten Material handelt es sich um einen Tee-Standard vom RESEARCH CENTER FOR ECO-ENVIROMENTAL SCIENCES, Beijing China.

Tab. 4.4.: Vergleich der eigenen Meßergebnisse mit den Sollwerten des Tee-Standard-Referenzmaterials

Element	Sollwert [mg/kg]		Meßwert [mg/kg]		Proben- anzahl n	Abweichung [%]
	\bar{x}	s	\bar{x}	s		
K	19.700	1.300	19.385	858	12	-1,6
Ca	2.840	21	2.705	38	12	-4,8
Mg	2.240	190	2.019	37	12	-9,9
Mn	766	28	740	16	12	-3,5
Zn	38,7	3,9	41	1	12	+5,9

Die Abweichungen von den Sollwerten liegen überwiegend in dem angegebenen tolerierbaren Bereich (Tab. 4.4.). Lediglich beim Magnesiumnachweis treten etwas größere Abweichungen auf, die jedoch nicht so gravierend sind, als daß nicht von einer guten Reproduzierbarkeit der Meßergebnisse ausgegangen werden kann.

4.4. Statistische Methoden

Für die Auswertung der Ergebnisse wurden nichtparametrische Tests herangezogen, da nicht von einer Normalverteilung der Daten ausgegangen werden konnte.

Der Vergleich von Boden- oder Pflanzenproben unterschiedlicher Standorte erfolgte mit Hilfe des **U-Tests von MANN UND WHITNEY**. Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 1\%$ wird der Unterschied der Mittelwerte als signifikant und bei $\alpha = 0,1\%$ als hoch signifikant bezeichnet.

Um Hinweise auf Zusammenhänge zwischen Elementkonzentrationen im Boden und in den Blättern zu finden, wurden die entsprechenden Werte mit dem **SPEARMAN-Rangkorrelationskoeffizient** korreliert. Die Korrelationskoeffizienten können auch in Signifikanzniveaus ausgedrückt werden, wobei die in der Statistik üblichen Symbole verwendet werden (SACHS, 1992):

$$0,05 > \alpha > 0,01 = 5\text{-Niveau (*)}$$

$$0,01 > \alpha > 0,001 = 1\text{-Niveau (**)}$$

$$\alpha < 0,001 = 0,1\text{-Niveau (***)}$$

113239

C.I. 0
333-75
W373m

5. Ergebnisse

5.1 Mikroklima

Die Messungen der relativen Luftfeuchte und der Temperatur über den Untersuchungszeitraum zeigten ähnliche Tendenzen in geschlossenem Bestand und Sekundärbereich. Die Schwankungsbreite bezüglich beider Faktoren ist im Sekundärbereich größer als im Primärwald. Die relative Luftfeuchte im Primärwald liegt immer über der offeneren Fläche, während die Temperaturen konstant ein bis zwei Grad darunter liegen.

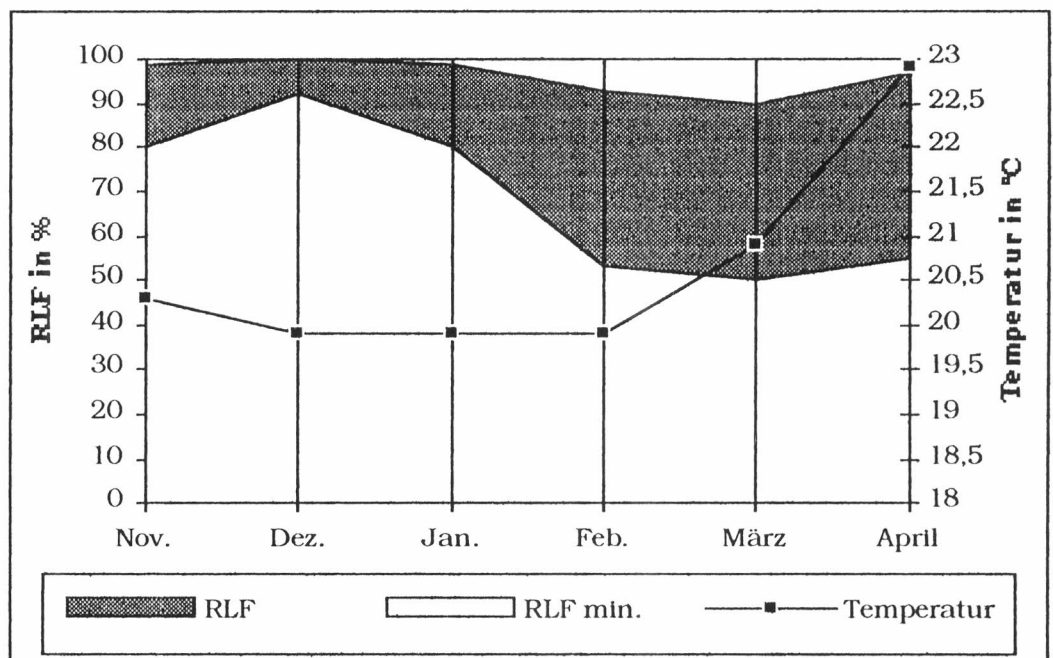


Abb. 5.1.: Graphische Darstellung der relativen Luftfeuchte und der Temperatur im Sekundärbereich für den Untersuchungszeitraum (RLF: relative Luftfeuchte im Monatsmittel; RLF_{min}: minimale relative Luftfeuchte im betreffenden Monat; nach einer Datenerhebung von BITTNER (pers.)).

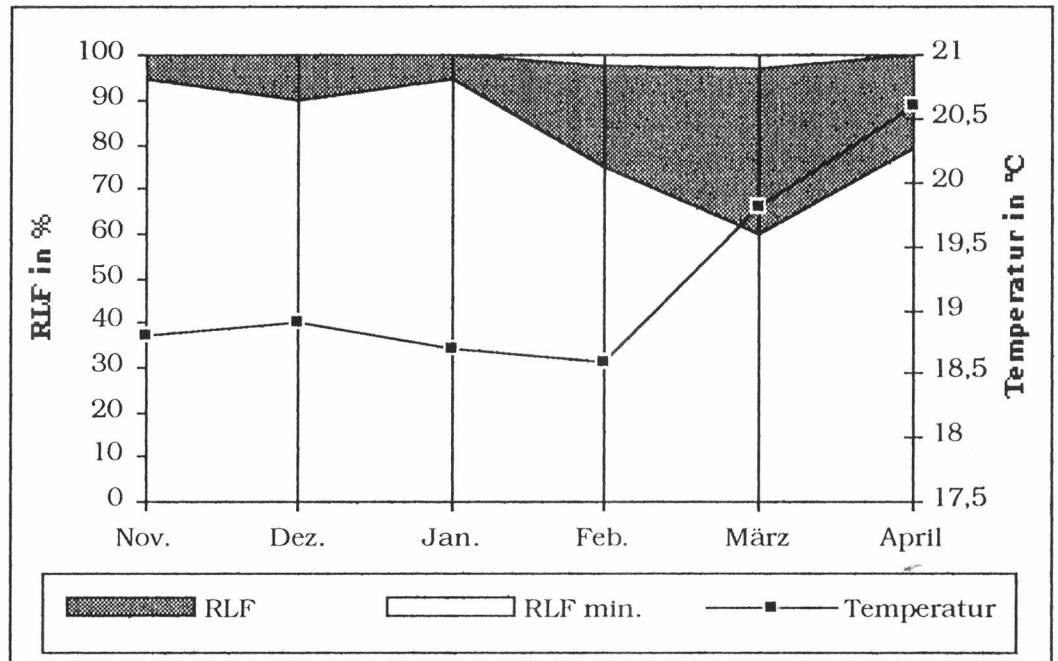


Abb. 5.2.: Graphische Darstellung der relativen Luftfeuchte und der Temperatur am Nordhang für den Untersuchungszeitraum (RLF: relative Luftfeuchte im Monatsmittel; RLF_{min}: minimale relative Luftfeuchte im betreffenden Monat; nach einer Datenerhebung von BITTNER (pers.))

5.2. Elementkonzentrationen im Boden

5.2.1. Veränderung der Elementkonzentrationen im Bodenprofil

Die Einteilung in Bodenhorizonte erfolgte aufgrund farblicher Veränderungen des Bodens mit zunehmender Tiefe wie folgt:

- P1 (1 cm): Rohhumusauflage, bestehend aus unzersetzten Blättern. (Die Auflage wurde nicht analysiert)
- P2 (1-15 cm): dunkelbraune, sehr stark von Feinwurzeln durchsetzte Bodenschicht
- P3 (15-60 cm): leicht gräulich gefärbte Schicht, heller als P2 (Auswaschungshorizont), weniger Feinwurzeln, dafür mehr Grobwurzeln

P4 (60-100 cm): rötlich-braune Färbung (Einwaschungshorizont), vereinzelt Gesteinsbrocken des Ausgangsgestein eingestreut

Bezüglich der Bodenhorizonte P3 und P4 erinnert das Bodenprofil an das eines Podsols mit gräulich gefärbtem Eluvial- und rötlich gefärbtem Illuvialhorizont.

Die Analyseergebnisse zeigen ein unterschiedliches Verhalten der einzelnen Nährelemente im Bodenprofil (Abb. 5.3. bzw. Tab. A-4. im Anhang). Die Konzentrationen an austauschbarem Kalium und Zink nehmen mit zunehmender Bodentiefe ab. Für Magnesium, Calcium und Natrium wurden die höchsten Konzentrationen in der untersten Bodenschicht festgestellt, während der P3-Horizont die geringsten extrahierbaren Gehalte dieser Elemente aufweist. Bezüglich des austauschbaren Mangans ist eine gegenläufige Tendenz zu erkennen: Die höchsten Manganwerte wurden für die Bodentiefe von 15-60 cm ermittelt.

Der pH_{KCl} -Wert schwankt im Bereich von 4,4 und 4,9 (Abb. 5.4.), wobei der höchste pH-Wert für den P3-Horizont bestimmt wurde. Somit widersprechen sich Ca-Verteilung und pH-Wertveränderung im Bodenprofil.

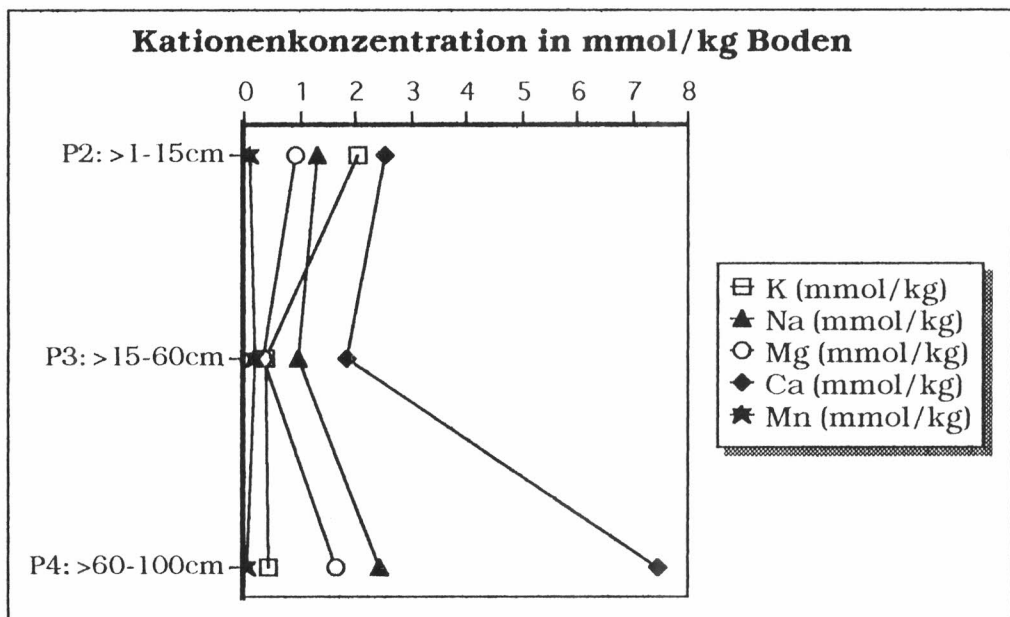


Abb. 5.3.: Konzentrationen der mit NH_4 -Acetatlösung extrahierbaren Kationen im Bodenprofil.

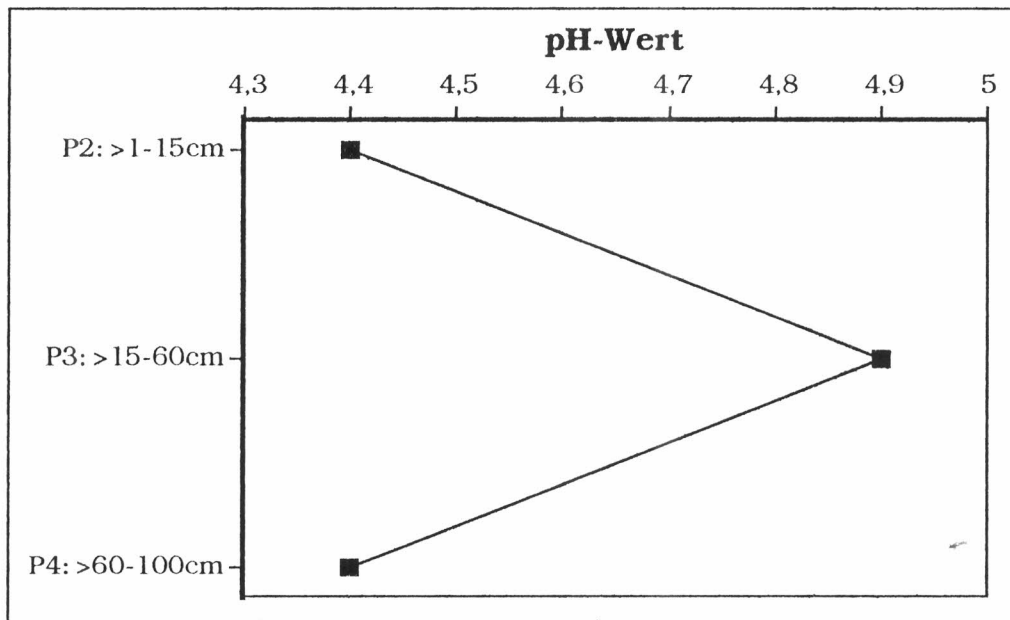


Abb. 5.4.: pH_{KCl} -Wertveränderungen im Bodenprofil

5.2.2. Vergleich der Untersuchungsflächen

In Abb. 5.5. sind die Mittelwerte der Kationengehalte der einzelnen Untersuchungsflächen dargestellt; die Daten der drei Probenahme-termine wurden dabei jeweils zusammengefaßt. Der Vergleich der Flächen untereinander zeigt kaum Unterschiede bezüglich der Elemente Kalium, Magnesium und Mangan. Der Sekundärbereich weist etwas geringere Kaliumkonzentrationen auf als die beiden Vergleichsflächen im geschlossenen Bestand. Bei den Calciumwerten kehrt sich dieses Verhältnis um: Im Sekundärbereich wurden etwa doppelt so hohe Konzentrationen nachgewiesen wie am Nord- und Südhang.

Der Vergleich der Nährstoffverhältnisse untereinander zeigt gleiche Tendenzen bezüglich der Flächen J und T ($\text{Mn} < \text{Mg} < \text{K} < \text{Ca}$), während im Sekundärbereich die Magnesiumwerte über denen des Kaliums liegen ($\text{Mn} < \text{K} < \text{Mg} < \text{Ca}$).

Für die Zinkkonzentrationen konnte kein Mittelwert errechnet werden, da ca. 20% der Werte unter der Nachweisgrenze liegen.

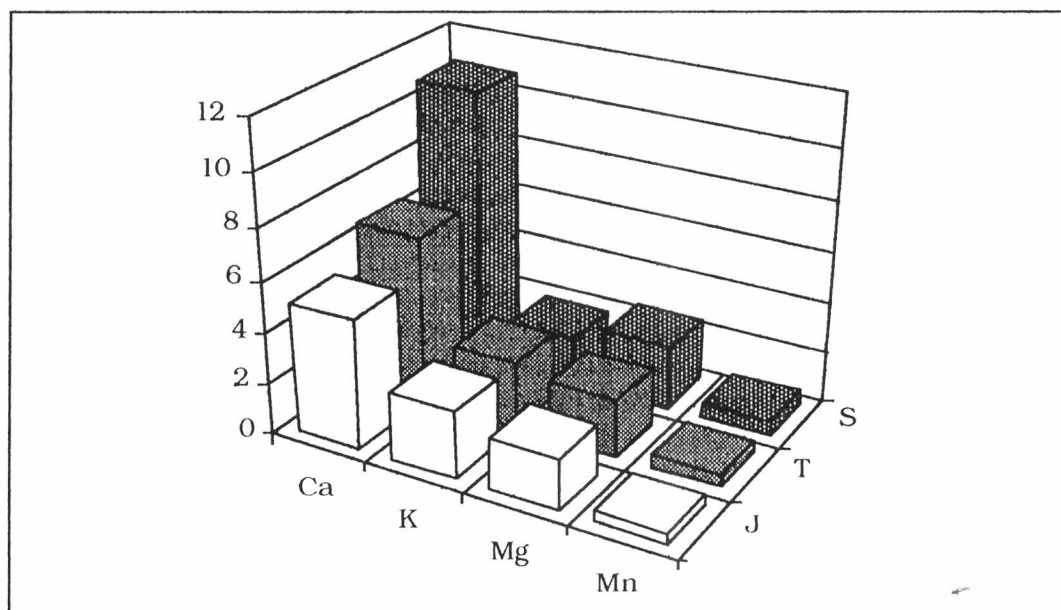


Abb. 5.5.: Mittelwerte der Gehalte an austauschbaren Kationen im Boden der Untersuchungsflächen J, T und S in mmol/kg TS.

Mit Hilfe des U-Tests wurden die Untersuchungsflächen auf signifikante pH-Wertunterschiede und Unterschiede bezüglich der extrahierbaren Kationengehalte überprüft. Hierfür wurden die Bodenproben der drei Probennahmeterminen getrennt untersucht (Tab. 5.1).

Eindeutige Unterschiede zwischen den Untersuchungsflächen lieferte der Vergleich bezüglich der pH-Werte und der Calciumgehalte im Boden. Die untersuchten Flächen im Sekundärbereich unterscheiden sich zu allen drei Terminen signifikant von den Primärwaldflächen in bezug auf die Calciumkonzentrationen im Boden. Der Vergleich der pH-Werte zeigt lediglich Unterschiede auf einem Signifikanzniveau von $\alpha < 0,01$ zwischen den Flächen des Sekundärbereichs und des Südhangs auf. Für die übrigen untersuchten Elemente konnten nur in Einzelfällen signifikante Konzentrationsunterschiede zwischen den Untersuchungsflächen festgestellt werden.

Tab. 5.1.: Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Untersuchungsflächen (J, T, S) bezüglich des pH-Wertes und der Gehalte an austauschbaren Kationen im Boden. (I, II und III sind die Probennahmeterminen)

Signifikanzniveau: ns $\alpha > 0,05$
 * $0,05 > \alpha > 0,01$
 ** $0,01 > \alpha > 0,001$

a) pH-Wert:

I			II			III		
	S	T		S	T		S	T
J	**	*	J	**	*	J	**	ns
S		ns	S		ns	S		ns

b) Ca-Gehalte:

I			II			III		
	S	T		S	T		S	T
J	**	ns	J	*	ns	J	**	ns
S		*	S		*	S		*

c) K-Gehalte:

I			II			III		
	S	T		S	T		S	T
J	ns	ns	J	ns	ns	J	ns	ns
S		*	S		**	S		ns

d) Mg-Gehalte:

I			II			III		
	S	T		S	T		S	T
J	ns	ns	J	ns	ns	J	ns	ns
S		ns	S		ns	S		ns

e) Mn-Gehalte:

I			II			III		
	S	T		S	T		S	T
J	ns	ns	J	ns	ns	J	ns	ns
S		*	S		ns	S		ns

f) Zn-Gehalte:

I			II			III		
	S	T		S	T		S	T
J	ns	ns	J	ns	ns	J	*	ns
S		ns	S		ns	S		ns

5.2.3. Standortvergleich der einzelnen Baumfarnarten

Um zu prüfen, ob sich die Standorte der einzelnen Arten in bezug auf die Kationenkonzentrationen im Boden unterscheiden, wurden für jede Art Mittelwerte der Elementkonzentrationen gebildet und in Abb. 5.6. graphisch dargestellt.

Die Bodenproben an den *Alsophila*-Standorten weisen für die Elemente K, Mg und Mn ungefähr doppelt so hohe Werte auf wie die der übrigen Standorte. Der an den Arten *Dicksonia gigantea*, *Cyathea nigripes* und *Cyathea pinnula* gesammelte Boden zeigt kaum Unterschiede bezüglich der Ca-, K- und Mg-Gehalte. Die höchsten Ca-Konzentrationen im Boden wurden an den Standorten von *Cyathea delgadit* gefunden.

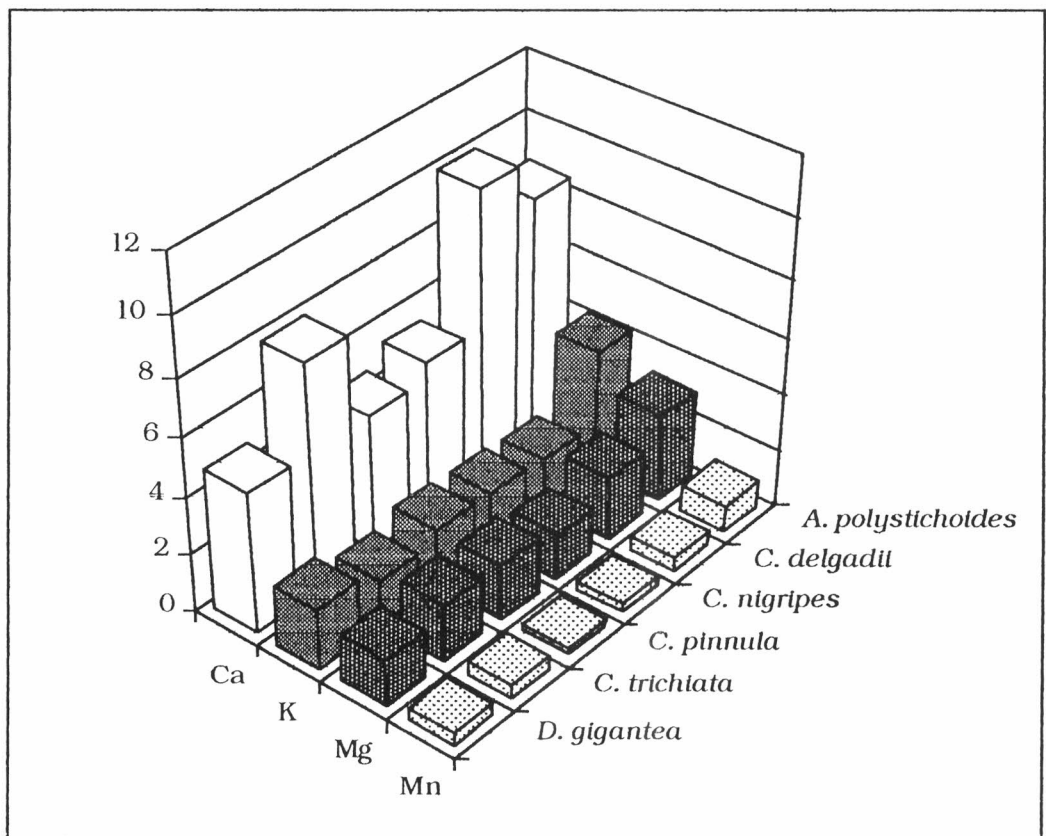


Abb. 5.6.: Mittelwerte der Konzentrationen an austauschbaren Kationen in mmol/kg im Boden der Farnstandorte

Mit Hilfe des U-Tests wurden die Elementkonzentrations- und pH-Wertunterschiede zwischen den Standorten der Arten auf Signifikanz überprüft (Tab. 5.2.)

Die Zinkkonzentrationen im Boden sind nur in Einzelfällen signifikant unterschiedlich. Der Vergleich der Kaliumkonzentrationen an den Standorten der Arten zeigt lediglich für *Alsophila polystichoides* signifikante Unterschiede zu allen anderen Arten auf. Auch im Hinblick auf die übrigen untersuchten Parameter weist der Boden an den *Alsophila*-Standorten die meisten Unterschiede zu den anderen Standorten auf. Keine Unterschiede im Boden wurden beim Vergleich der *Dicksonia*-Standorte mit denen von *Cyathea nigripes* und *Cyathea pinnula* festgestellt.

Tab. 5.2.: Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich verschiedener Bodenparameter der Baumfarnstandorte ($n_{A.p.} = 18$, $n_{C.d.} = 21$, $n_{C.n.} = 18$, $n_{C.p.} = 18$, $n_{C.t.} = 15$, $n_{D.g.} = 12$)
 Signifikanzniveau: ns $\alpha > 0,05$
 * $0,05 > \alpha > 0,01$
 ** $0,01 > \alpha > 0,001$

a) pH-Wert:

	<i>C.d.</i>	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	<i>C.t.</i>	<i>D.g.</i>
<i>A.p.</i>	**	ns	**	ns	ns
<i>C.d.</i>		ns	**	*	**
<i>C.n.</i>			**	ns	ns
<i>C.p.</i>				*	ns
<i>C.t.</i>					ns

b) Calcium:

	<i>C.d.</i>	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	<i>C.t.</i>	<i>D.g.</i>
<i>A.p.</i>	ns	*	*	ns	*
<i>C.d.</i>		ns	*	ns	ns
<i>C.n.</i>			ns	**	ns
<i>C.p.</i>				**	ns
<i>C.t.</i>					**

c) Kalium:

	<i>C.d.</i>	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	<i>C.t.</i>	<i>D.g.</i>
<i>A.p.</i>	**	**	**	**	**
<i>C.d.</i>		ns	ns	ns	ns
<i>C.n.</i>			ns	ns	ns
<i>C.p.</i>				ns	ns
<i>C.t.</i>					ns

d) Magnesium:

	<i>C.d.</i>	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	<i>C.t.</i>	<i>D.g.</i>
<i>A.p.</i>	ns	**	*	*	*
<i>C.d.</i>		*	ns	ns	ns
<i>C.n.</i>			ns	*	ns
<i>C.p.</i>				ns	ns
<i>C.t.</i>					ns

e) Mangan:

	<i>C.d.</i>	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	<i>C.t.</i>	<i>D.g.</i>
<i>A.p.</i>	**	**	**	*	**
<i>C.d.</i>		ns	*	ns	ns
<i>C.n.</i>			ns	**	ns
<i>C.p.</i>				**	ns
<i>C.t.</i>					ns

f) Zink:

	<i>C.d.</i>	<i>C.n.</i>	<i>C.p.</i>	<i>C.t.</i>	<i>D.g.</i>
<i>A.p.</i>	**	ns	ns	*	ns
<i>C.d.</i>		ns	ns	ns	ns
<i>C.n.</i>			ns	ns	ns
<i>C.p.</i>				ns	ns
<i>C.t.</i>					ns

5.3. Elementkonzentrationen in den Blättern

Zum Vergleich der Arten wurden die Gehalte der Kationen getrennt nach Probennahmeterminen mit Hilfe des U-Tests auf Unterschiede untersucht.

Da die untersuchte Individuenzahl relativ klein und die Streuung der ermittelten Konzentrationen zum Teil relativ groß waren, kommt es bei manchen Vergleichspaaren an den verschiedenen Terminen zu

unterschiedlichen Ergebnissen. Eine eindeutige Aussage über signifikante Unterschiede ist daher für diese Vergleiche nicht möglich.

Zur Darstellung der Konzentrationsänderung in den Blättern über den Untersuchungszeitraum wurden die Ergebnisse getrennt nach Arten und Probennahmeterminen gemittelt und in einem Balkendiagramm dargestellt. Eine statistische Auswertung der Ergebnisse war aufgrund der geringen Stichprobenzahl nicht möglich.

5.3.1. Calcium

5.3.1.1. Vergleich der Baumfarnarten

Tab. 5.3. gibt das arithmetische Mittel jeder Art, gebildet aus allen Werten der drei Untersuchungstermine, wieder. Bei der Betrachtung der Mittelwerte der Calciumkonzentrationen zeigen sich zum Teil deutliche Unterschiede zwischen den Arten. Die höchsten Werte wurden für *Cyathea trichiata* mit 81,59 mmol/kg TS ermittelt, während für *Dicksonia gigantea* mit den geringsten Calciumgehalten nur knapp ein Drittel dieses Wertes nachgewiesen werden konnte.

Tab. 5.3.: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der Calciumkonzentrationen in den Blättern der einzelnen Arten in mmol/kg TS.

	\bar{x}	s
<i>Alsophila polystichoides</i>	72,57	18,98
<i>Cyathea delgadit</i>	39,76	20,43
<i>Cyathea nigripes</i>	53,29	14,82
<i>Cyathea pinnula</i>	71,83	15,80
<i>Cyathea trichiata</i>	81,59	41,47
<i>Dicksonia gigantea</i>	27,75	4,67

Zum Vergleich der Arten wurden die ermittelten Calciumgehalte der drei Probennahmetermine getrennt auf signifikante Unterschiede mit Hilfe des U-Tests untersucht (Tab. 5.4.)

Für einen Großteil der untersuchten Artenpaare wurden für alle drei Termine übereinstimmende Ergebnisse erzielt. Der Vergleich von *C.n./C.p.*, *C.t./C.n.* und *C.t./D.g.* läßt nur bei einzelnen Probennahmeterminen signifikante Unterschiede erkennen, so daß keine verallgemeinernde Aussage über Signifikanzen für den gesamten Untersuchungszeitraum gemacht werden kann.

Signifikante Unterschiede zeigt der Vergleich von *Dicksonia gigantea* mit den Arten *Alsophila polystichoides*, *Cyathea nigripes* und *Cyathea pinnula*. Ebenso unterscheidet sich *Alsophila polystichoides* von *Cyathea delgadii* signifikant.

Tab. 5.4.: Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Calciumkonzentrationen in den Blättern (I, II, III sind die Probennahmetermine)

Signifikanzniveau: ns $\alpha > 0,05$
 * $0,05 > \alpha > 0,01$
 ** $0,01 > \alpha > 0,001$

	<i>C. d.</i>	<i>C. n.</i>	<i>C. p.</i>	<i>C. t.</i>	<i>D. g.</i>	
<i>A. p.</i>	**	ns	ns	ns	**	I
	*	ns	ns	ns	**	II
	*	ns	ns	ns	*	III
<i>C. d.</i>		ns	ns	ns	ns	I
		ns	ns	ns	ns	II
		ns	ns	ns	ns	III
<i>C. n.</i>			ns	ns	**	I
			*	ns	**	II
			ns	*	*	III
<i>C. p.</i>				ns	*	I
				ns	**	II
				ns	*	III
<i>C. t.</i>					ns	I
					ns	II
					*	III

5.3.1.2. Veränderungen über den Untersuchungszeitraum

Wegen der geringen Anzahl der untersuchten Baumfarne pro Art und Standort konnten die unten dargestellten Ergebnisse nicht statistisch abgesichert werden.

Zum Vergleich der saisonalen Dynamik in den Blättern der einzelnen Baumfarnarten wurden die Ergebnisse der drei Probennahmetermine separat gemittelt und in Abb. 5.7. graphisch dargestellt.

Bei der Betrachtung der Calciumwerte über den Untersuchungszeitraum wird als allgemeiner Trend ein Anstieg der Konzentrationen mit der Zeit deutlich. Lediglich *Dicksonia gigantea* zeigt ein abweichendes Verhalten: Die Calciumgehalte in den Blättern bleiben über den untersuchten Zeitraum annähernd konstant. Die größten Veränderungen bezüglich der Calciumkonzentrationen in den Blättern wurden für *Cyathea trichlata* nachgewiesen. Der zu Beginn der Untersuchung ermittelte Wert verdreifacht sich nahezu.

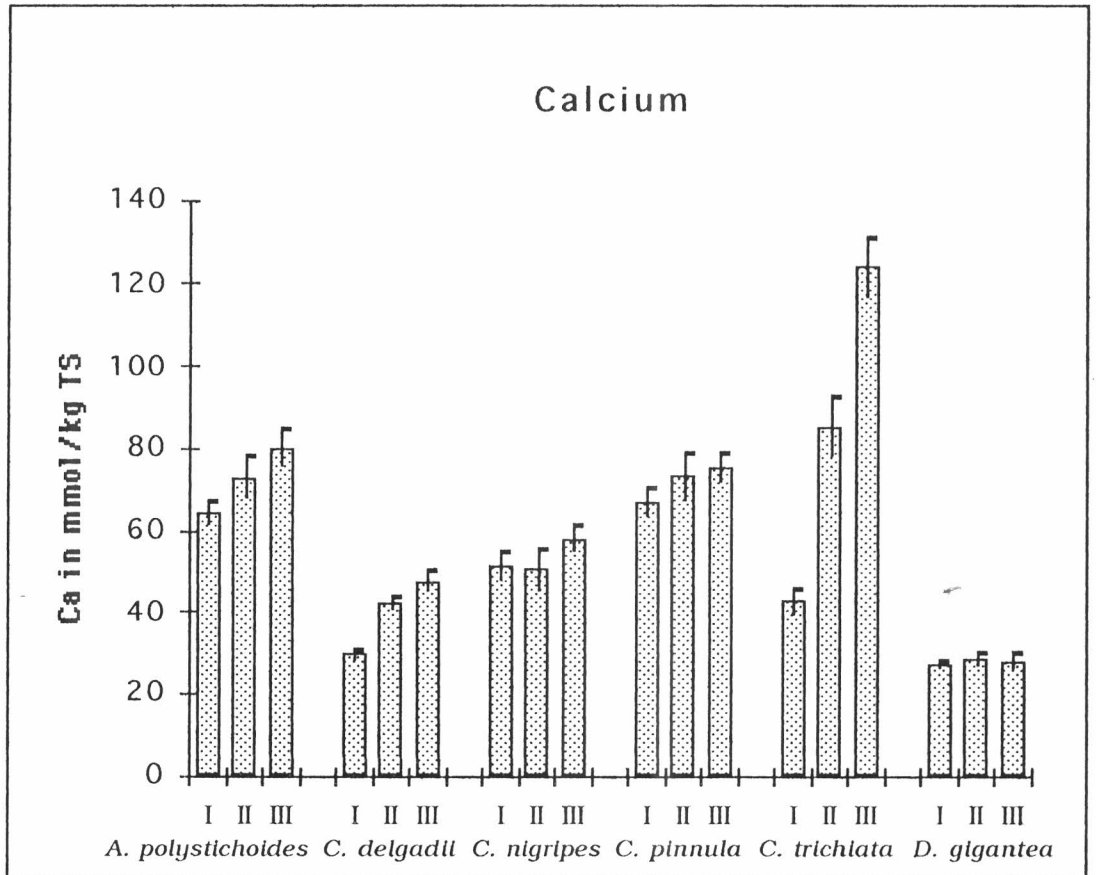


Abb. 5.7.: Mittelwerte und Standardabweichungen der Calciumgehalte in den Blättern der verschiedenen Farnarten zu den drei Probennahmeterminen (I, II, III)

5.3.2. Kalium

5.3.2.1. Vergleich der Baumfarnarten

Das arithmetische Mittel der Kaliumkonzentrationen schwankt im Bereich zwischen 0,25 bis 0,59 mol/kg TS, wobei *Alsophila polystichoides* den höchsten Wert und *Cyathea trichlata* den geringsten Wert aufweist (Tab. 5.5.).

Tab. 5.5. : Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der Kaliumkonzentrationen in den Blättern der einzelnen Arten in mol/kg TS

	\bar{x}	s
<i>Alsophila polystichoides</i>	0,591	0,151
<i>Cyathea delgadit</i>	0,449	0,087
<i>Cyathea nigripes</i>	0,338	0,213
<i>Cyathea pinnula</i>	0,561	0,238
<i>Cyathea trichiata</i>	0,254	0,113
<i>Dicksonia gigantea</i>	0,368	0,112

Mit Hilfe des U-Tests konnten keine signifikanten Unterschiede bezüglich der Kaliumkonzentrationen in den Blättern der sechs Baumfarnarten nachgewiesen werden.

5.3.2.2 Veränderungen über den Untersuchungszeitraum

Die Arten zeigen alle eine deutliche Abnahme der Kaliumkonzentration in den Blättern über den Untersuchungszeitraum. Die geringsten Veränderungen weist *Cyathea delgadit* auf (Abb. 5.8.).

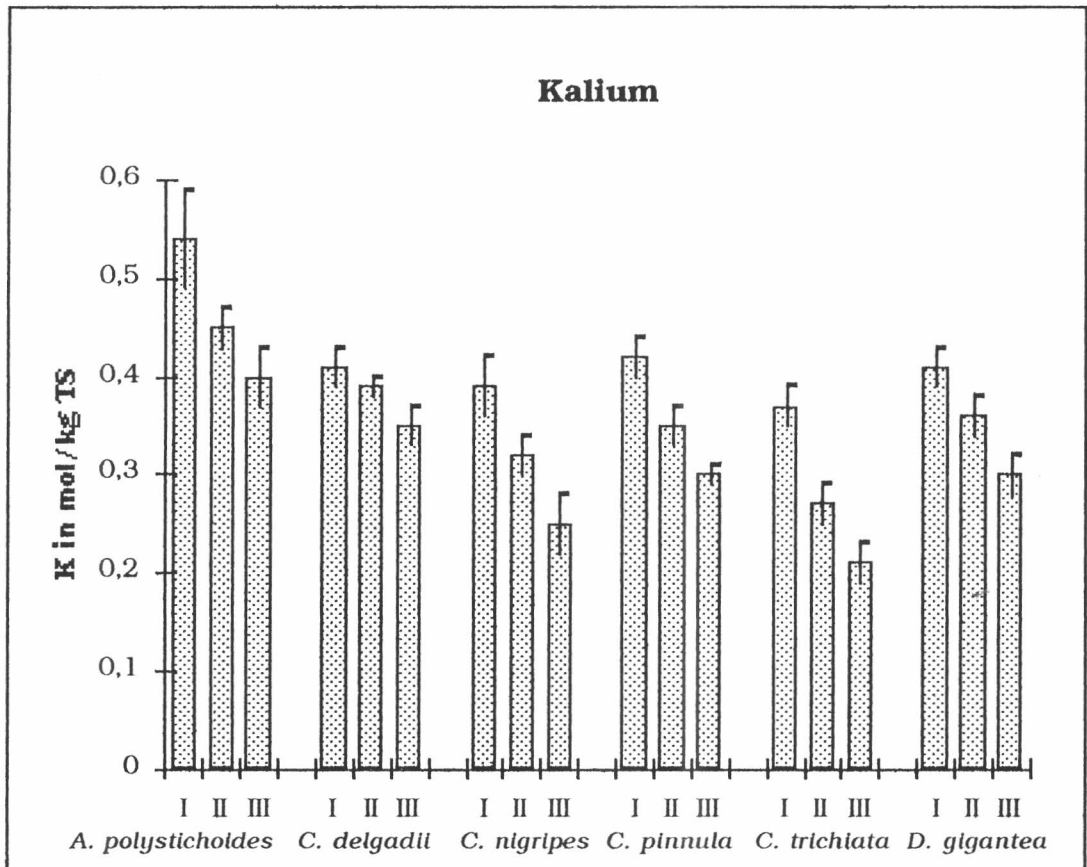


Abb. 5.8.: Mittelwerte und Standardabweichungen der Kaliumgehalte in den Blättern der Farnarten zu den drei Probenahme-terminen (I, II, III)

5.3.3. Magnesium

5.3.3.1 Vergleich der Baumfarnarten

In den Blättern der Baumfarne wurden Magnesiumkonzentrationen in einer Größenordnung von 0,071 bis 0,154 mol/kg TS nachgewiesen. Die höchsten Werte wurden für *Alsophila polystichoides* und *Cyathea pinnula*, die geringsten Werte für *Cyathea delgadil* und *Cyathea trichlata* ermittelt (Tab. 5.6.).

Tab. 5.6.: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der Magnesiumkonzentrationen in den Blättern der einzelnen Baumfarnarten in mol/kg TS

	\bar{x}	s
<i>Alsophila polystichoides</i>	0,152	0,087
<i>Cyathea delgadit</i>	0,071	0,028
<i>Cyathea nigripes</i>	0,138	0,023
<i>Cyathea pinnula</i>	0,154	0,026
<i>Cyathea trichiata</i>	0,077	0,020
<i>Dicksonia gigantea</i>	0,112	0,021

Die Ergebnisse des U-Tests (Tab. 5.7.) zeigen deutlich signifikante Unterschiede für folgende Vergleichspaare:

- Alsophila polystichoides* / *Cyathea delgadit*
- Alsophila polystichoides* / *Cyathea trichiata*
- Alsophila polystichoides* / *Dicksonia gigantea*
- Cyathea delgadit* / *Cyathea nigripes*
- Cyathea delgadit* / *Cyathea pinnula*
- Cyathea nigripes* / *Cyathea trichiata*
- Cyathea pinnula* / *Cyathea trichiata*

Der Vergleich von *Dicksonia gigantea* mit den Arten *Cyathea delgadit*, *Cyathea pinnula* und *Cyathea trichiata* führt zu keinem eindeutigen Ergebnis über den gesamten Untersuchungszeitraum.

Tab. 5.7.: Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Magnesiumkonzentrationen in den Blättern (I, II, III sind die Probennahmeterminen)
 Signifikanzniveau: ns $\alpha > 0,05$
 * $0,05 > \alpha > 0,01$
 ** $0,01 > \alpha > 0,001$

	<i>C. d.</i>	<i>C. n.</i>	<i>C. p.</i>	<i>C. t.</i>	<i>D. g.</i>	
<i>A. p.</i>	**	ns	ns	**	**	I
	**	ns	ns	**	**	II
	**	ns	ns	**	**	III
<i>C. d.</i>		**	**	ns	*	I
		**	**	ns	ns	II
		**	**	ns	ns	III
<i>C. n.</i>			ns	**	ns	I
			ns	**	ns	II
			ns	**	ns	III
<i>C. p.</i>				**	*	I
				*	ns	II
				**	*	III
<i>C. t.</i>					*	I
					ns	II
					ns	III

5.3.3.2 Veränderungen über den Untersuchungszeitraum

Wie aus Abb. 5.9. ersichtlich, ist bezüglich der Veränderung der Magnesiumkonzentrationen über den Untersuchungszeitraum kein für alle Arten allgemeingültiger Trend zu erkennen. Bei den Arten *Cyathea delgadii*, *Cyathea nigripes*, *Cyathea pinnula* und *Dicksonia gigantea* kann von einem Anstieg der Magnesiumgehalte in den Blättern mit der Zeit gesprochen werden. Die Konzentrationen in den Blättern der übrigen Arten schwanken und lassen keine eindeutige Aussage über eine zeitlich bedingte Veränderung zu.

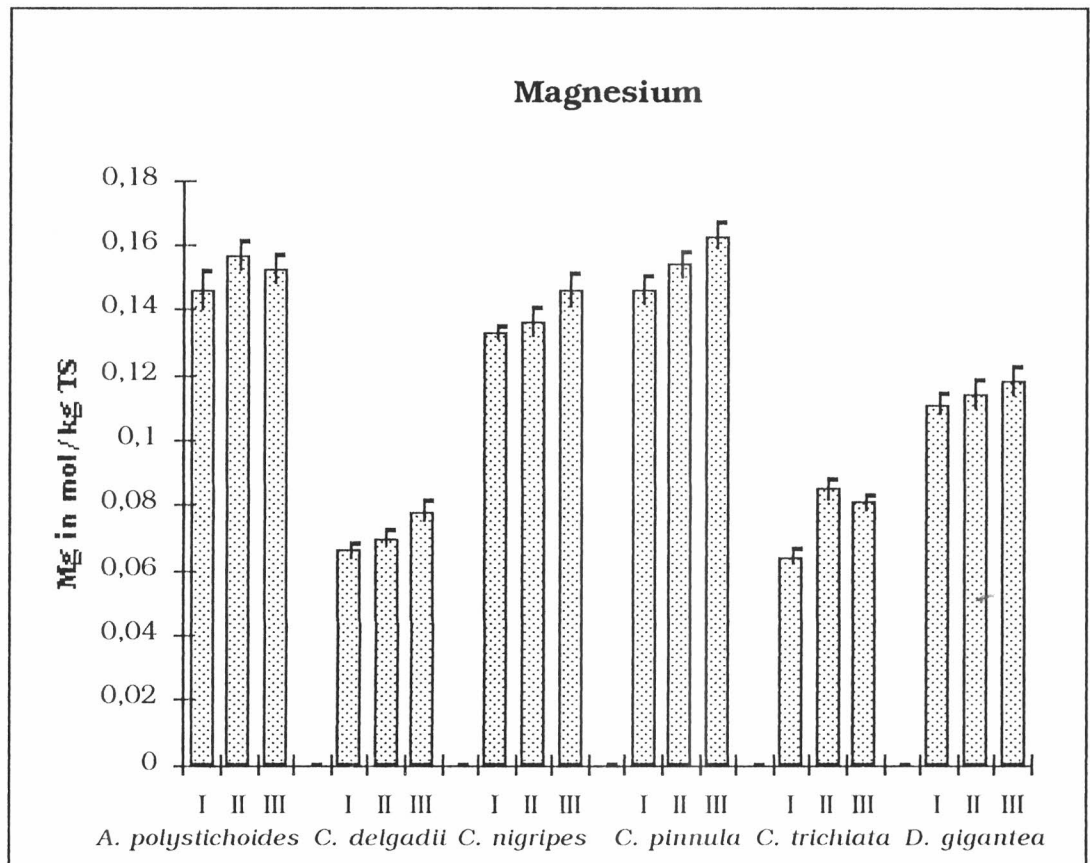


Abb. 5.9.: Mittelwerte und Standardabweichungen der Magnesiumgehalte in den Blättern der Baumfarne zu den Probenahmeterminen (I, II, III).

5.3.4. Mangan

5.3.4.1. Vergleich der Baumfarnarten

Hinsichtlich der Mangankonzentrationen in den Blättern unterscheiden sich die untersuchten Arten stark (Tab. 5.8.). Die geringsten Gehalte wurden für *Cyathea trichiata* mit 0,66 mmol/kg TS nachgewiesen. Mit einer Konzentration von 4,69 mmol/kg TS weist *Cyathea nigripes* die siebenfachen Werte der oben genannten Art auf.

Tab. 5.8.: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der Mangankonzentrationen in den Blättern der Baumfarnarten in mmol/kg TS

	\bar{x}	s
<i>Alsophila polystichoides</i>	1,71	0,54
<i>Cyathea delgadit</i>	2,12	1,07
<i>Cyathea nigripes</i>	4,69	1,09
<i>Cyathea pinnula</i>	2,64	1,03
<i>Cyathea trichiata</i>	0,66	0,23
<i>Dicksonia gigantea</i>	1,33	0,63

Die Ergebnisse des U-Tests (Tab. 5.9.) zeigen für den Vergleich von *Cyathea nigripes* mit den übrigen Arten signifikante Unterschiede auf. Ebenso unterscheidet sich *Cyathea trichiata* von allen Arten außer *Dicksonia gigantea* signifikant. Der Vergleich von *Dicksonia gigantea* mit den Arten *Alsophila polystichoides*, *Cyathea delgadit*, *Cyathea trichiata* und *Cyathea pinnula* liefert für die drei Probennahmeterminen unterschiedliche Ergebnisse, so daß keine Aussagen über Signifikanzen möglich sind.

Tab. 5.9.: Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Mangankonzentrationen in den Blättern (I, II, III sind die Probennahmeterminen)
 Signifikanzniveau: ns $\alpha > 0,05$
 * $0,05 > \alpha > 0,01$
 ** $0,01 > \alpha > 0,001$

	<i>C. d.</i>	<i>C. n.</i>	<i>C. p.</i>	<i>C. t.</i>	<i>D. g.</i>	
<i>A. p.</i>	ns	**	ns	**	ns	I
	ns	*	ns	**	*	II
	ns	**	ns	**	*	III
<i>C. d.</i>		**	ns	**	ns	I
		**	ns	**	*	II
		**	ns	**	*	III
<i>C. n.</i>			**	**	*	I
			**	**	*	II
			**	**	*	III
<i>C. p.</i>				**	ns	I
				**	*	II
				**	*	III
<i>C. t.</i>					*	I
					*	II
					ns	III

5.3.4.2. Veränderungen über den Untersuchungszeitraum

Mit Ausnahme von *Dicksonia gigantea* ist bei allen Arten eine Zunahme der Mangankonzentration in den Blättern mit der Zeit festzustellen. Die geringsten Veränderungen treten bei *Alsophila polystichoides* auf (Abb. 5.10).

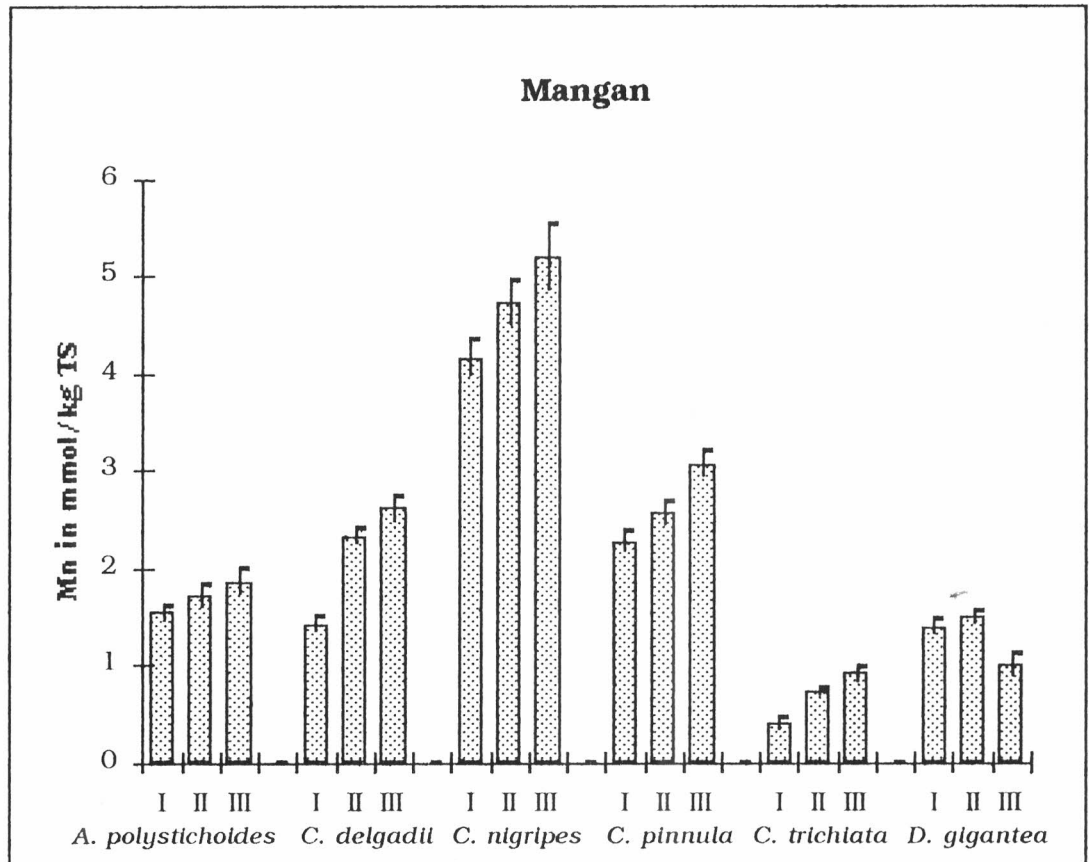


Abb. 5.10.: Mittelwerte und Standardabweichungen der Mangan-
gehalte in den Blättern der Baumfarnarten zu den drei
Probennahmeterminen (I, II, III)

5.3.5. Zink

5.3.5.1. Vergleich der Baumfarnarten

Der Vergleich der Mittelwerte der Zinkkonzentrationen läßt auf nur geringfügige Unterschiede zwischen den Arten schließen. Die Werte liegen im Bereich von 0,302 bis 0,573 mmol/kg TS. *Cyathea trichiata* weist auch hier die geringsten Werte auf. Die höchsten Zinkgehalte wurden in den Blättern von *Cyathea nigripes* und *Cyathea pinnula* nachgewiesen (Tab. 5.10).

Tab. 5.10.: Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der Zinkkonzentrationen in den Blättern der Baumfarnarten in mmol/kg TS

	\bar{x}	s
<i>Alsophila polystichoides</i>	0,472	0,073
<i>Cyathea delgadii</i>	0,465	0,100
<i>Cyathea nigripes</i>	0,573	0,081
<i>Cyathea pinnula</i>	0,543	0,087
<i>Cyathea trichlata</i>	0,302	0,068
<i>Dicksonia gigantea</i>	0,459	0,056

Die Ergebnisse des U-Tests (Tab. 5.11.) zeigen signifikante Unterschiede in den Zinkgehalten der Blätter von *Cyathea trichlata* gegenüber denen der fünf anderen Arten. Der Vergleich aller übrigen Arten zeigt keine weiteren Signifikanzen auf.

Tab. 5.11.: Ergebnisse des U-Tests für den Vergleich der Arten bezüglich der Zinkkonzentrationen in den Blättern (I, II, III sind die Probenahmeterminale)

Signifikanzniveau: ns $\alpha > 0,05$
 * $0,05 > \alpha > 0,01$
 ** $0,01 > \alpha > 0,001$

	<i>C. d.</i>	<i>C. n.</i>	<i>C. p.</i>	<i>C. t.</i>	<i>D. g.</i>	
<i>A. p.</i>	ns	ns	ns	**	ns	I
	ns	ns	*	**	ns	II
	ns	ns	ns	**	ns	III
<i>C. d.</i>		ns	ns	**	ns	I
		ns	ns	*	ns	II
		ns	ns	*	ns	III
<i>C. n.</i>			ns	**	ns	I
			ns	**	ns	II
			ns	**	ns	III
<i>C. p.</i>				*	ns	I
				**	ns	II
				**	ns	III
<i>C. t.</i>					*	I
					*	II
					*	III

5.3.5.2. Veränderungen über den Untersuchungszeitraum

Die Betrachtung der Veränderungen der Zinkkonzentrationen in den Blättern der Farne läßt für *Alsophila polystichoides*, *Cyathea trichlata* und *Dicksonia gigantea* eine kontinuierliche Abnahme mit der Zeit erkennen. Die übrigen Arten weisen lediglich geringe Konzentrationsschwankungen in den Blättern auf (Abb. 5.11).

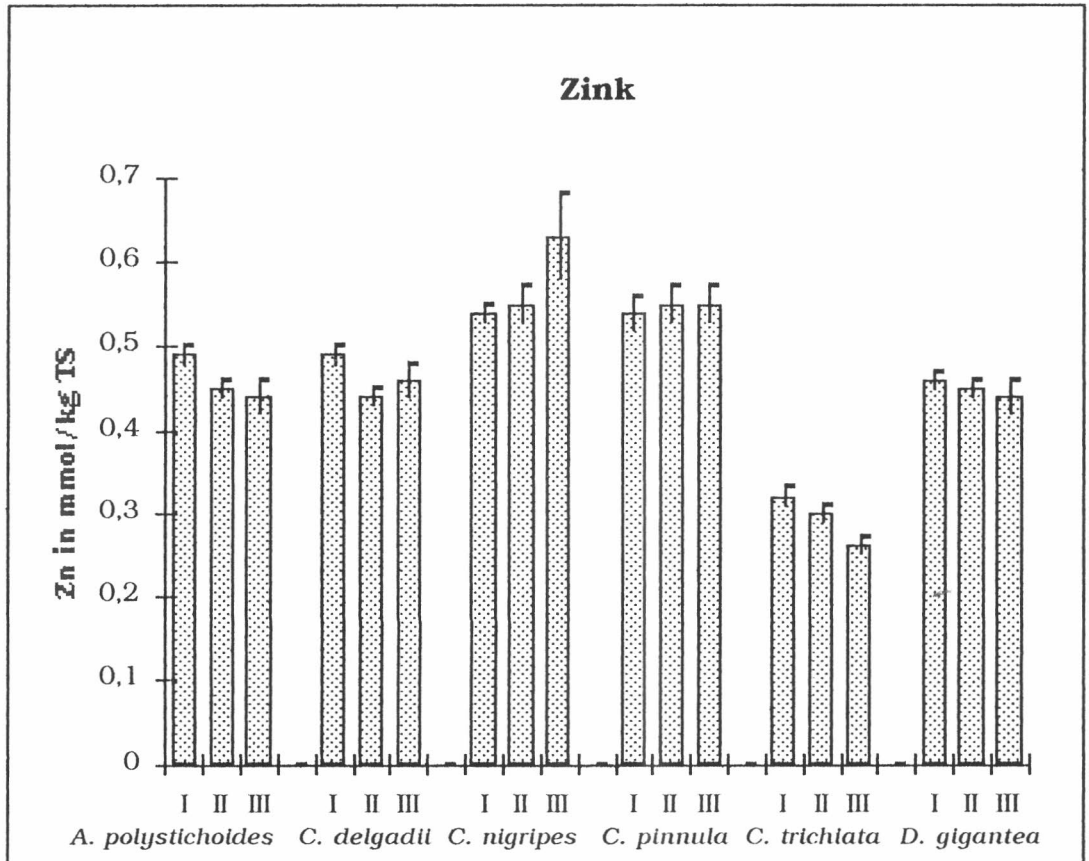


Abb. 5.11: Mittelwerte und Standardabweichungen der Zinkgehalte in den Blättern der Baumfarnarten zu den drei Probenahme-terminen (I, II, III)

5.4. Zusammenhänge zwischen den Kationengehalten im Boden und den Elementkonzentrationen in den Farnblättern

Zur Überprüfung der Meßergebnisse auf Zusammenhänge zwischen den Kationengehalten in Boden und Blättern wurde für die jeweiligen Stichprobenpaare getrennt nach Untersuchungsflächen und Arten der SPEARMAN-Rangkorrelationskoeffizient ermittelt.

Es zeigen sich für die am Südhang wachsenden *Cyathea nigripes*-Exemplare eine signifikante Boden-/Pflanzenkorrelation bezüglich der Calcium- und der Mangangehalte. Außerdem konnte für *Cyathea pinnula* am Nordhang ein enger Zusammenhang zwischen den

Kaliumgehalten im Boden und in den Blättern festgestellt werden, sowie am Südhang bezüglich der Mangankonzentrationen. *Cyathea trichata* weist bezüglich der Calciumkonzentrationen im Blatt eine signifikante Korrelation zum Calciumgehalt im Boden auf. In bezug auf die Zinkgehalte sind signifikant starke Zusammenhänge zwischen Boden und Blättern für die Arten *Alsophila polystichoides* (Nordhang), *Cyathea delgadii* (Nordhang) und *Dicksonia gigantea* festzustellen. Für die übrigen untersuchten Individuengruppen konnten keine signifikanten Korrelationen zu den Elementkonzentrationen im Boden nachgewiesen werden.

Tab. 5.12.: Korrelationen der Elementkonzentrationen zwischen Blättern und Boden, dargestellt durch den SPEARMAN-Rangkorrelationskoeffizient (* : $\alpha = 0,05$; ** : $\alpha = 0,01$; ns = nicht signifikant)

		n	Ca	K	Mg	Mn	Zn
A.p.	J	9	0,233 ns	-0,646 ns	0,042 ns	0,292 ns	0,775 *
	T	9	0,567 ns	0,100 ns	0,638 ns	0,325 ns	0,196 ns
C.d.	J	6	0,714 ns	-0,771 ns	0,771 ns	-0,771 ns	0,900 *
	S	15	-0,068 ns	-0,115 ns	-0,213 ns	0,401 ns	0,196 ns
C.n.	J	9	-0,866 **	-0,266 ns	-0,150 ns	0,800 *	0,033 ns
	T	9	0,466 ns	0,125 ns	0,083 ns	0,083 ns	0,508 ns
C.p.	J	9	0,317 ns	-0,383 ns	-0,063 ns	0,683 *	-0,496 ns
	T	9	0,367 ns	0,769 *	-0,583 ns	0,358 ns	-0,133 ns
C.t.	S	15	0,604 *	-0,076 ns	-0,418 ns	-0,271 ns	-0,368 ns
D.g.	T	12	-0,093 ns	-0,035 ns	0,028 ns	0,455 ns	-0,598 *

5.5. Vergleich der auf unterschiedlichen Untersuchungsflächen wachsenden Individuen

Der Vergleich der Untersuchungsflächen zeigte bezüglich der pH-Werte und der Calciumgehalte im Boden signifikante Unterschiede. Für die Untersuchung der Arten ist es daher auch interessant zu schauen, ob sich die Arten auf den unterschiedlichen Flächen verschieden verhalten. Hierzu wurden die Konzentrationen der einzelnen Elemente in den Blättern gegen die Bodengehalte graphisch aufgetragen und miteinander verglichen. Da nicht alle Arten auf unterschiedlichen Untersuchungsflächen vorkamen wird dieser Vergleich nur für die Arten *Alsophila polystichoides*, *Cyathea delgadti*, *Cyathea nigripes* und *Cyathea pinnula* durchgeführt.

5.5.1. *Alsophila polystichoides* Christ (Cyatheaceae)

Der Vergleich der Lage der Wertepaare bezüglich der Calcium- und der Magnesiumkonzentrationen (Abb. 5.12. a) und c)) zeigt ein ähnliches Verteilungsbild. Auf der Untersuchungsfläche am Nordhang wurden sowohl die höchsten als auch die niedrigsten Calcium- und Magnesiumkonzentrationen im Boden nachgewiesen. Die Werte für den Südhang liegen zwischen diesen beiden sich ergebenden Punktwolken. Der Standort T20 scheint eine Sonderstellung einzunehmen. Die Verteilung hinsichtlich der Kaliumkonzentrationen (Abb. 5.12.b)) zeigt keine so krasse Trennung zwischen den beiden Untersuchungsflächen. Die niedrigeren Kaliumwerte wurden für die *Alsophila*-Standorte am Nordhang, die höheren für den Südhang festgestellt. Für den Südhang wird der Trend sichtbar, daß mit zunehmender Kaliumkonzentration im Boden die Konzentrationen im Blatt zurückgehen. Die Verteilung der Mangankonzentrationen (Abb. 5.12.d)) zeigt ebenfalls einen deutlichen Unterschied zwischen den Pflanzen am Nordhang und denen am Südhang: Die Individuen am Nordhang wachsen auf Böden mit geringeren Mangangehalten im Vergleich zu denen am Südhang und weisen auch im Blatt geringere Konzentrationen auf. Bezüglich der Zinkkonzentrationen (Abb. 5.12.e)) lassen sich kaum Unterschiede

zwischen den Individuen der beiden Untersuchungsflächen feststellen.

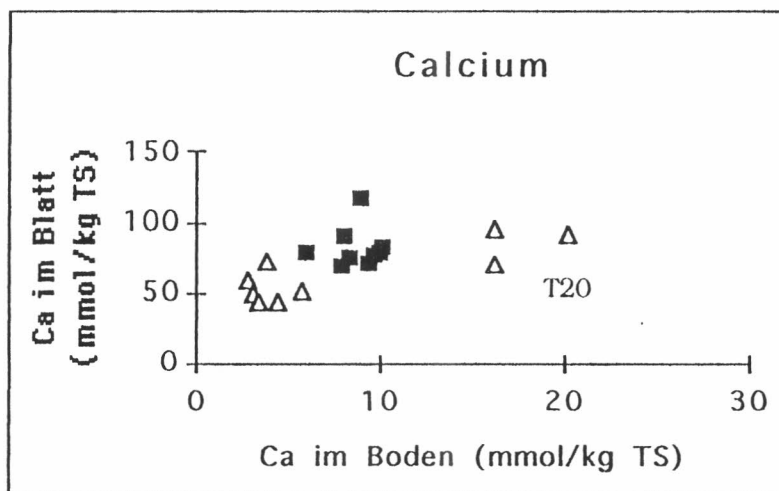


Abb.5.12.a)

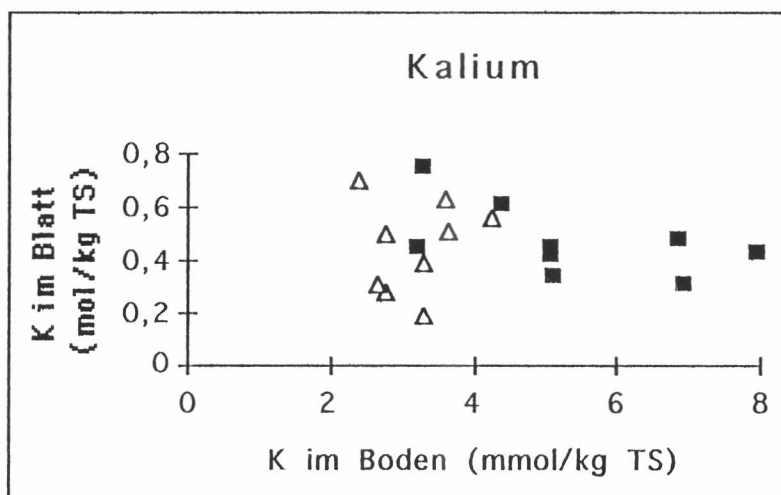


Abb. 5.12.b)

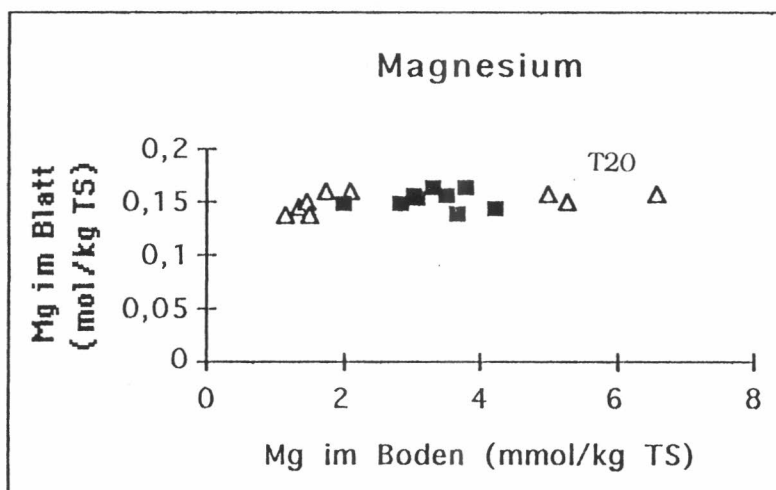


Abb. 5.12.c)

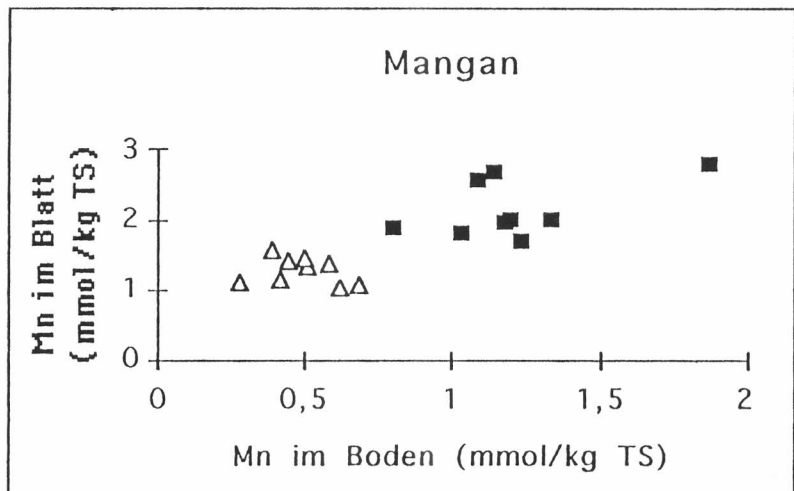


Abb. 5.12.d)

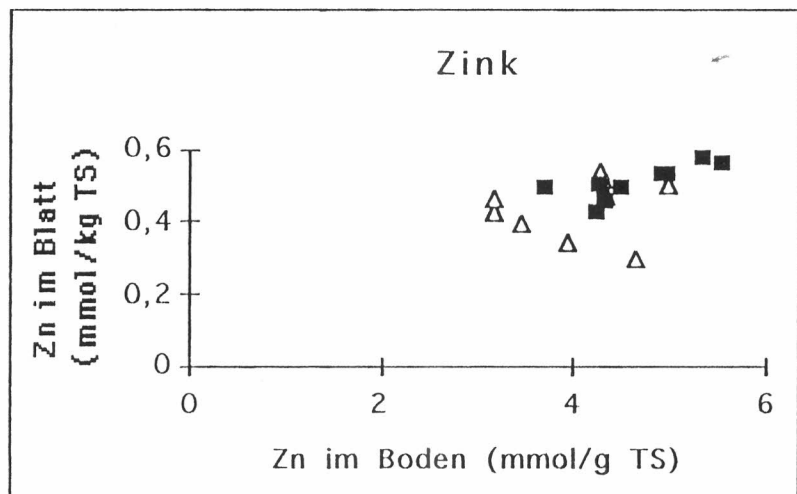


Abb. 5.12.e)

Abb. 5.12.: Abhängigkeit der Elementkonzentrationen in den Blättern der *Alsophila polystichoides*-Individuen am Nord- und Südhang von den Elementkonzentrationen im Boden (Δ Nordhang \blacksquare Südhang)

5.5.2. *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae)

Für die Elemente Calcium (Abb. 5.13.a)), Magnesium (Abb. 5.13.c)) und Mangan (Abb. 5.13.d)) ergeben sich ähnliche Verteilungsmuster. Die Individuen am Südhang sind auf Böden mit relativ enger Konzentrationsspanne zu finden, während die Pflanzen im Sekundärbereich eine große Variationsbreite bezüglich der Calcium-, Magnesium- und Mangankonzentrationen ausnutzen. Trotz der überwiegend

geringeren Elementkonzentrationen im Boden liegen die Werte der Elementgehalte in den Blättern der Individuen am Südhang höher als die der Vergleichspflanzen im Sekundärbereich. Hinsichtlich der Kalium- (Abb. 5.13.b) und Zinkkonzentrationen (Abb. 5.13.e)) in Boden und Blatt sind keine Unterschiede zwischen den Individuen der beiden Untersuchungsflächen zu erkennen.

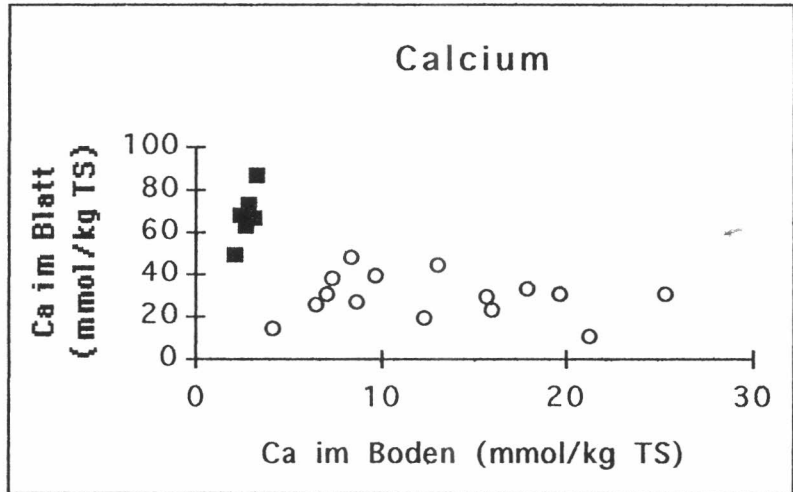


Abb. 5.13.a)

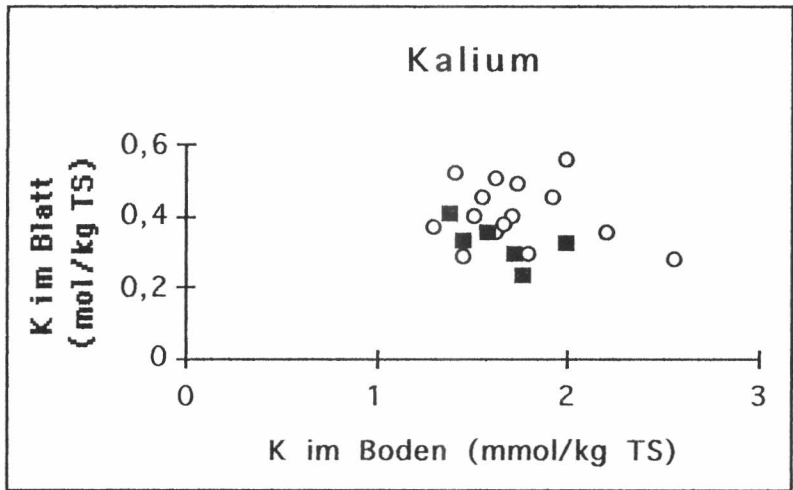


Abb. 5.13.b)

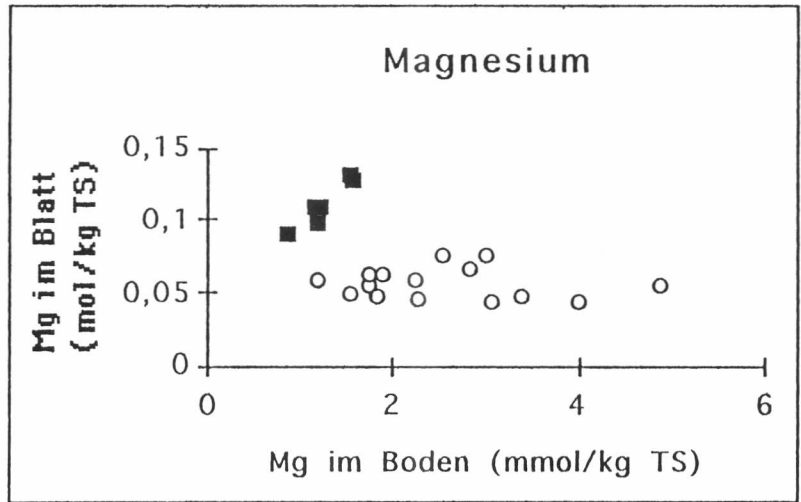


Abb. 5.13.c)

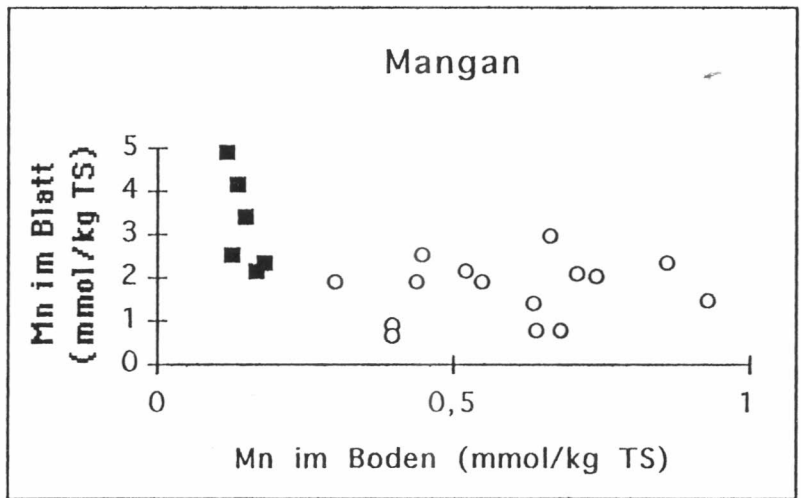


Abb. 5.13.d)

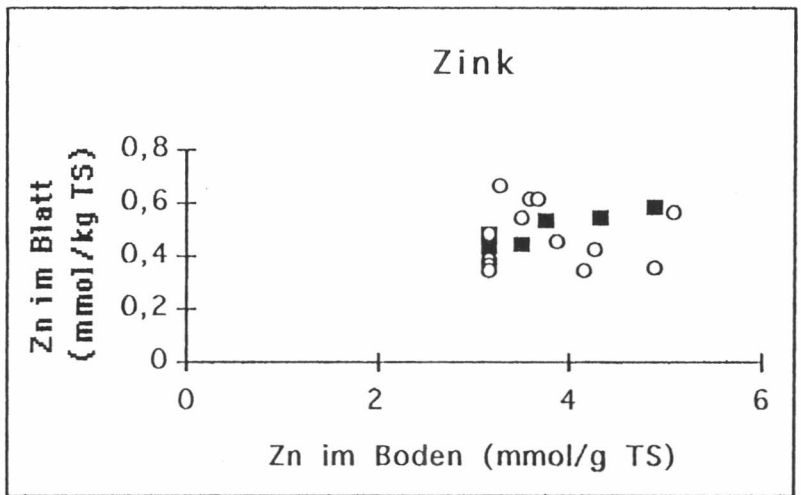


Abb. 5.13.e)

Abb. 5.13.: Abhängigkeit der Elementkonzentrationen in den Blättern der *Cyathea delgadti*-Individuen am Nordhang und im Sekundärbereich von den Elementkonzentrationen im Boden. (■ Südhang ○ Sekundärbereich)

5.5.3. *Cyathea nigripes* (C. Chr.) Domin (Cyatheaceae)

Die größten Unterschiede zwischen den Individuen der zwei Standorte zeigen sich beim Vergleich der Mangankonzentrationen (Abb. 5.14.d) in Boden und Blatt. Die Pflanzen am Südhang wachsen bevorzugt auf Böden mit geringen Mangankonzentrationen, während die Individuen am Nordhang sowohl eine größere Konzentrationsspanne bezüglich des Mangans als auch höhere Bodengehalte ausnutzen. Die Blattkonzentrationen sind auf beiden Flächen annähernd gleich. Für die übrigen Elemente sind nur geringfügige Unterschiede festzustellen. Auffällig ist das unterschiedliche Verhalten der Individuen bezüglich der Calciumkonzentrationen (Abb. 5.14.a)). Die Individuen am Südhang zeigen mit zunehmender Ca-Konzentration im Boden eine Abnahme hinsichtlich dieses Elementes im Blatt. Am Nordhang nehmen hingegen die Blattkonzentrationen mit ansteigendem Ca-Gehalt im Boden zu. Hinsichtlich der Kaliumkonzentrationen (Abb. 5.14.b)) wurden für die Individuen am Nordhang höhere Werte in den Blättern nachgewiesen.

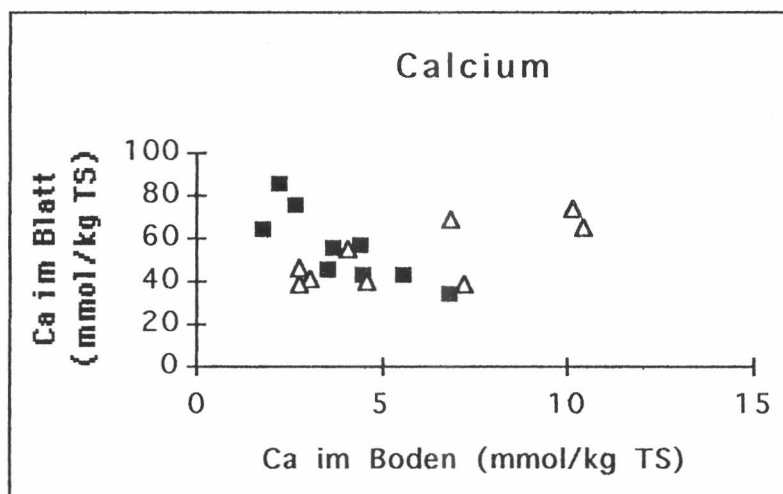


Abb. 5.14.a)

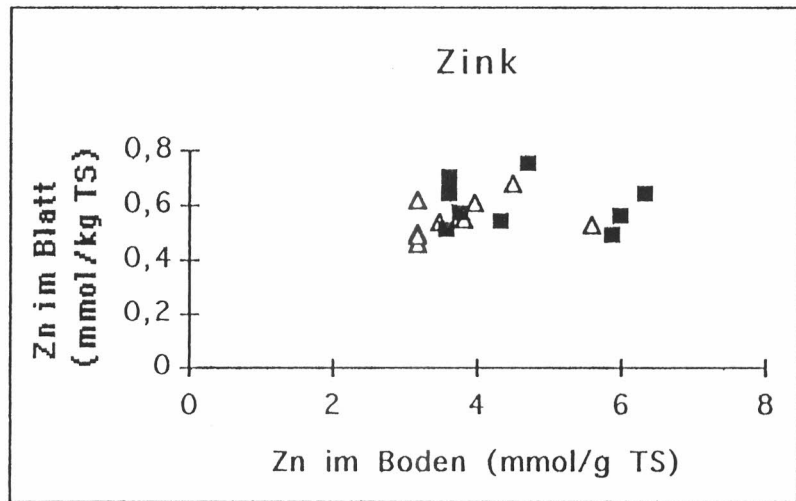


Abb. 5.14e)

Abb. 5.14.: Abhängigkeit der Elementkonzentrationen der *Cyathea nigripes*-Individuen am Nord- und Südhang von den Elementkonzentrationen im Boden
 (Δ Nordhang ■ Südhang)

5.5.4. *Cyathea pinnula* (H. Christ) Domin (*Cyatheaceae*)

Die Individuen am Nordhang wachsen auf Böden mit einer größeren Ca-Konzentrationsspanne und weisen geringfügig höhere Blattgehalte auf als die Vergleichspflanzen am Südhang (Abb. 5.15.a)). Mit Ausnahme von T17 wurden für die *Cyathea pinnula*-Standorte am Nordhang höhere Bodenkalkiumgehalte (Abb. 5.15.b)) nachgewiesen. Auch die Blattkonzentrationen der am Nordhang wachsenden Individuen liegen über denen der Vergleichspflanzen am Südhang. Die größten Unterschiede werden auch hier bezüglich der Mangankonzentrationen (Abb. 5.15.d)) deutlich. Am Südhang sind die Bodengehalte einheitlich niedrig, während die Blattgehalte etwas weiter streuen. Für die Individuen am Nordhang kehrt sich dieses Verhältnis um: Die Bodenkonzentrationen zeigen eine größere Spannweite auf, wohingegen die Blattgehalte innerhalb enger Grenzen schwanken.

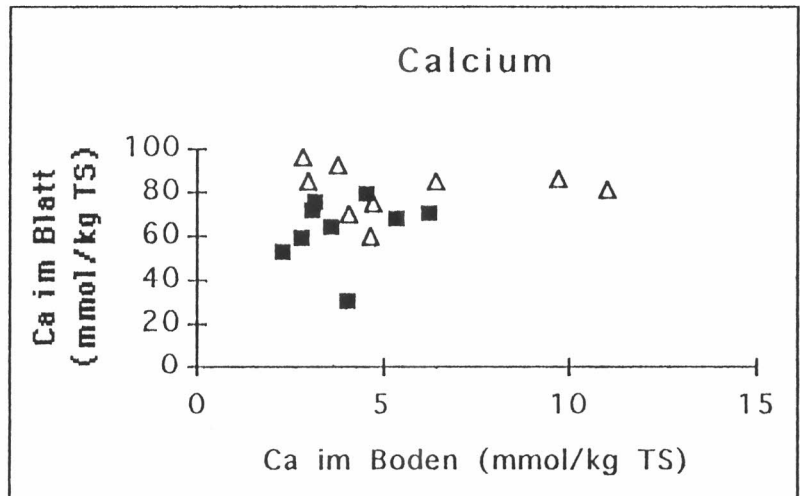


Abb. 5.15.a)

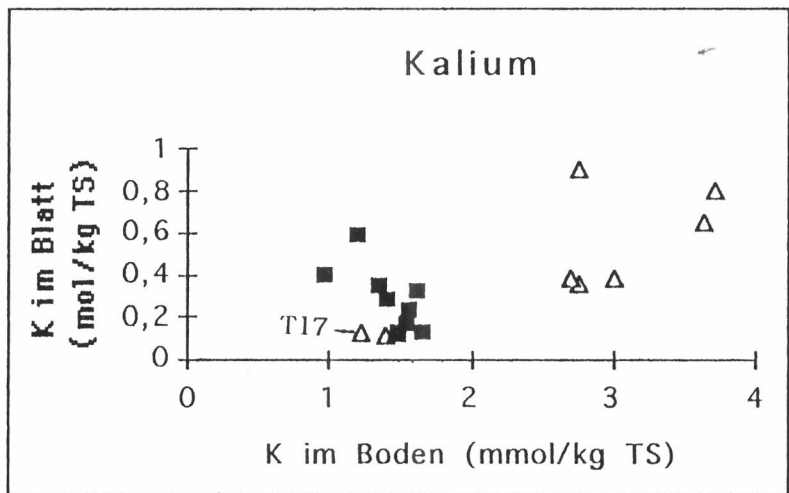


Abb. 5.15.b)

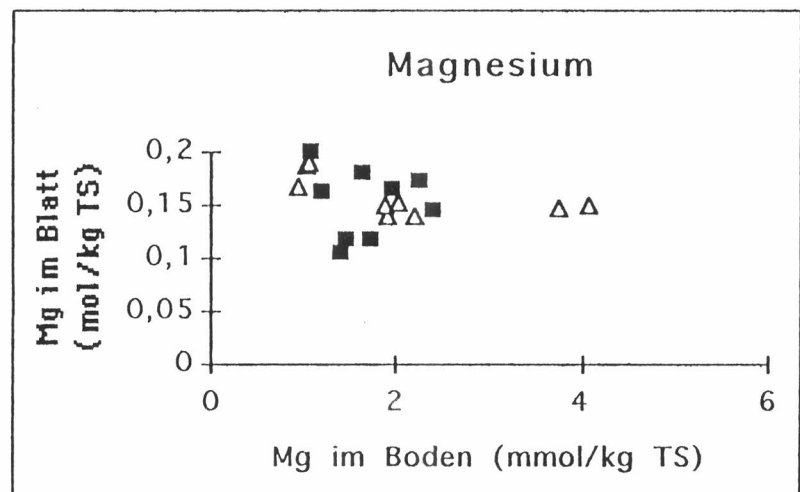


Abb. 5.15.c)

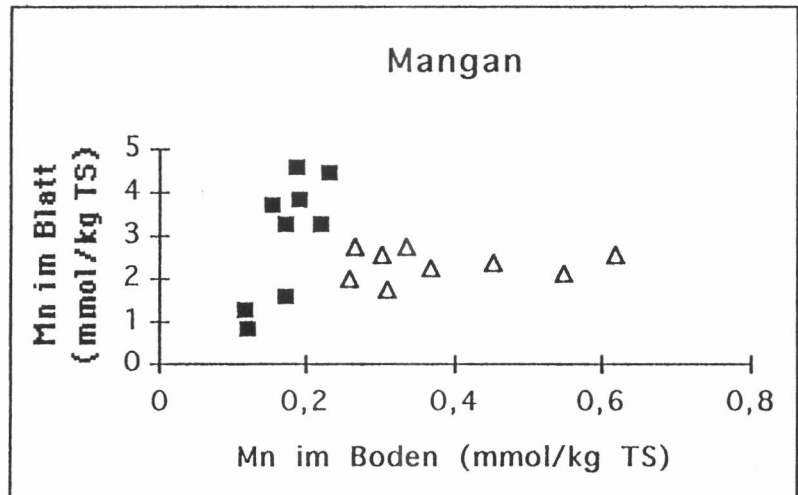


Abb. 5.15.d)

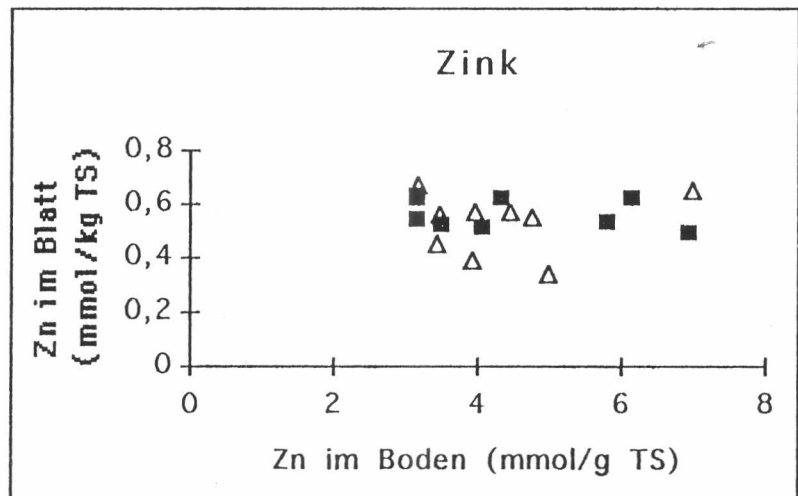


Abb. 5.15.e)

Abb. 5.15.: Abhängigkeit der Elementkonzentrationen der *Cyathea pinnula*-Individuen am Nord- und Südhang von den Elementkonzentrationen im Boden
 (Δ Nordhang ■ Südhang)

6. Diskussion

6.1. Interpretation der Elementkonzentrationen im Boden

Zur Beurteilung des Bodens im Hinblick auf die Verfügbarkeit von Nährstoffen müssen Vergleiche herangezogen werden. Geeignet sind hier Vergleiche mit landwirtschaftlichen Systemen, für die Grenz- und Optimalwerte vorliegen. Es gilt jedoch zu bedenken, daß diese vom Menschen beeinflussten Systeme, nicht mehr dem nahezu geschlossenen Nährstoffkreislauf eines Primärwaldes unterliegen. Daher werden auch Vergleiche zu anderen tropischen Wäldern angestellt. Probleme ergeben sich hier jedoch aufgrund der verschiedenen Vorbehandlungen (Probenentnahme, Trocknen, Sieben), Extraktionsmethoden und Bezugsgrößen (Bodenvolumen statt Trockengewicht).

Die dadurch bedingte hohe Variabilität der analytischen Ergebnisse erlaubt daher nur eine ökologische Beurteilung der Böden, jedoch nicht eine Aussage über ihre landwirtschaftliche Tauglichkeit.

Zur Beurteilung der Elementkonzentrationen im Boden gemäß landwirtschaftlicher Maßstäbe werden die vom CENTRO DE INVESTIGACIONES AGRONOMICAS (CIA) empfohlenen Richtlinien herangezogen (Tab. 6.1.).

Tab. 6.1.: Richtlinien für die Interpretation von Bodenanalysen (CENTRO DE INVESTIGACIONES AGRONOMICAS). Die Werte sind unter Berücksichtigung der Bodendichte von 0,8g/ml von cmol/l bzw. mg/l umgerechnet in mmol/kg

	niedrig	mittel	hoch
pH) ¹	< 5,5	5,5-6,5	> 6,5
Ca) ²	< 50	50-150	> 150
Mg) ²	< 12,5	12,5-62,5	> 62,5
K) ³	< 2,5	2,5-7,5	> 7,5
Mn) ³	< 0,11	0,11-1,1	> 1,1
Zn) ³	< 0,04	0,04-0,2	> 0,2

)¹ : bestimmt in H₂O , 1:2,5

)² : extrahiert mit 1 N KCl, 1:10

)³ : extrahiert nach Olsen (modifiziert), 1:10

Zum Vergleich mit anderen Ökosystemen wurden vorwiegend Ergebnisse von Untersuchungen herangezogen, bei denen die Kationen ebenfalls mit Ammoniumacetat extrahiert wurden. Außerdem sollten die Vergleichsböden vulkanisch beeinflusst sein.

Gemessen an den Richtlinien des CIA zur Beurteilung der Bodenfruchtbarkeit (Tab. 6.1.) weisen die untersuchten Böden in San Ramón für Calcium, Magnesium, und Zink geringe Gehalte auf. Die Werte für Kalium sind für die Untersuchungsflächen an Nord- und Südhang als mittelmäßig einzuordnen. Eine mittlere Versorgung der Böden mit Mangan konnte auf allen drei Untersuchungsflächen nachgewiesen werden. Aufgrund der geringen Gehalte austauschbarer Kationen ist die Fruchtbarkeit der Böden in der RB als gering bis mäßig einzustufen.

Aufgrund der gegenseitigen Beeinflussung der Elemente bezüglich ihrer Verfügbarkeit sind bei der Beurteilung der Bodenfruchtbarkeit auch die Verhältnisse bestimmter Nährstoffe zueinander zu berücksichtigen. Die Verhältnisse von Ca zu Mg mit 2,6-4,5:1 und Mg zu K mit 0,8-1,4:1 bewegen sich gemäß des Booker Tropical Soil Manual (LANDON, 1984) in einem durchschnittlichen Rahmen. Die Verfügbarkeit der Makroelemente im Boden ist als recht ausgeglichen anzusehen. Mängel,

die durch das Vorherrschen eines konkurrierenden Nährelementes im Boden bedingt sind, können daher ausgeschlossen werden.

Neben der Elementkonzentration im Boden ist die Bodenreaktion ein wichtiger Indikator fruchtbarkeitsbestimmender oder beeinflussender Bodeneigenschaften. Zwischen der Löslichkeit und somit auch der Verfügbarkeit verschiedener Nährstoffe, besonders der Mikronährstoffe, bestehen enge Korrelationen (PAGEL, ENZMANN & MUTSCHER, 1982). Von einer Abnahme der Verfügbarkeit mit abnehmendem pH-Wert ist für Ca, K und Mg auszugehen, während die Konzentration der Mangankationen in der Bodenlösung mit sinkendem pH-Wert ansteigt. Mit einem pH-Bereich von pH_{KCl} 4-5 ist der Boden in der RB als mäßig bis stark sauer einzuordnen. In diesem Bereich wirken sowohl variable Ladungen, die an organischen und anorganischen Austauschern lokalisiert sind (Austauscher-Pufferbereich), als auch Hydroxy-Al-Polymere und andere Aluminiumverbindungen (Aluminium-Pufferbereich) puffernd. Es ist daher bei den Böden in der RB mit einer erhöhten Aluminiumkonzentration in der Bodenlösung zu rechnen (ZIECHMANN & MÜLLER-WEGENER, 1990).

Der Vergleich mit den Ergebnissen von BULJOVICIC (1994) (Tab. 6.2.) läßt zunächst den Eindruck entstehen, als seien die Elementkonzentrationen auf den eigenen Untersuchungsflächen geringer. Unter Berücksichtigung der untersuchten Bodentiefen kann jedoch davon ausgegangen werden, daß die Konzentrationen in ungefähr gleichen Größenordnungen liegen, da, wie von BULJOVICIC (1994) nachgewiesen, sich die Gehalte an austauschbarem Ca, K und Mg im Boden schon in den obersten 10 cm um etwa die Hälfte verringern. Bezüglich der Mangankonzentration liegen die eigenen Werte über denen der Vergleichsstudie.

Verglichen mit weiteren Untersuchungen von tropischen Böden (Tab. 6.2.) sind die Nährstoffgehalte auf den Untersuchungsflächen der RB als gering einzustufen. Lediglich für die von GRIEVE, PROCTOR & COUSINS (1990) am Vulkan Barva untersuchten Böden wurden geringere Konzentrationen der Elemente Ca und Mg nachgewiesen. Mit den Böden in San Ramón vergleichbar sind die von STEINHARDT (1979) untersuchten Humitropepts in San Eusebio. Die Kationengehalte dieser Böden liegen in der gleichen Größenordnung wie die in der RB. Die von

MARTINI (1970) in verschiedenen Gebieten durchgeführten Analysen von Andosolen zeigen trotz der im Vergleich höheren Kationengehalte eine geringe Fruchtbarkeit dieser Böden. Die nachgewiesenen Elementkonzentrationen liegen mit Ausnahme der Calciumwerte in den Böden am Poás über denen der Untersuchungsflächen. MARTINI (1970) beurteilt die Andosole in Costa Rica als Böden mit starkem Mangel an Ca und geringerem Mangel an K und Mg. Eine Untersuchung der optimalen Nährstoffgehalte dieser Böden für das Wachstum von Tomatenpflanzen führten zu folgenden Ergebnissen: Ca 50 mmol/kg TS, K 50 mmol/kg TS und Mg 35 mmol/kg TS (MARTINI, 1970). Diese Ergebnisse decken sich mit dem vom CIA (Tab. 6.1.) als mittelmäßig eingestuften Konzentrationsbereich mit Ausnahme der Kaliumwerte. Die Böden in San Ramón sind auch gemäß dieser Studie als wenig fruchtbar zu bewerten.

Auffällig sind die von FASSBENDER (1972) (Tab. 6.2.) nachgewiesenen hohen Konzentrationen von Nährelementen in Andosolen in Zentralamerika. Der pH-Wert dieser Böden liegt wesentlich über denen der Vergleichsstudien. Die pH-abhängige Verfügbarkeit der Nährstoffe wird hierdurch verdeutlicht.

Bezüglich der Mikroelemente Mn und Zn liegen wenig vergleichbare Untersuchungen vor. Im Vergleich mit den vorliegenden Studien weisen die Böden der Untersuchungsflächen die geringsten Zinkkonzentrationen auf. Etwa 20% der Werte liegen unterhalb der Nachweisgrenze. Es ist von einer schlechten Versorgung der Böden mit Zink auszugehen. Die für die drei Untersuchungsflächen nachgewiesenen Mangankonzentrationen liegen etwa in der gleichen Größenordnung wie sie STEINHARDT (1979) (Tab. 6.2.) für die Böden in San Eusebio nachgewiesen hat. Im Vergleich mit anderen tropischen Böden kann die Manganversorgung als gut bewertet werden.

Tab. 6.2.: Konzentrationen austauschbarer Kationen und pH-Werte einiger tropischer Böden
(gemessen in)¹ H₂O,)² 0,01 M CaCl₂,)³ 0,1 M KCl)

Gebiet	Höhe [mNN]	Tiefe der Probenentnahme [cm]	pH-Wert	Ca [mmol/kg TS]	K [mmol/kg TS]	Mg [mmol/kg TS]	Mn [mmol/kg TS]	Zn [mmol/g TS]								
"San Eusebio" Venezuela (STEINHARDT, 1979) Humitropept	2.200-2.500	0-20		6,8±4,3	3,6±0,5	2,9±1,3	0,6±0,4									
		20-40		3,8±2,8	2,2±0,5	1,7±0,8	0,4±0,2									
		40-60		2,5±1,8	1,5±0,5	1,3±0,8	0,2±0,1									
San Carlos, Costa Rica (KREBS, 1974) brauner Latosol	500	0-10	4,9-5,5) ¹	12,4-14,8	3,4-4,6	6,3-7,5	0,27-0,29	0,06-0,1								
		10-20	5,1-5,5) ¹	7,4-7,9	1,2-3,5	5,9-6,8	0,13-0,22	0,05-0,1								
		20-30	5,0-5,3) ¹	4,5-6,2	0,7-2,2	3,8-6,2	0,11-0,24	0,05-0,08								
Costa Rica (MARTINI, 1970) Andosole																
									Turrialba-Irazú	0-25	5,5) ¹	18,9	6,2	5,8		
									Barba	0-25	5,5) ¹	18,5	23,2	7,4		
									Poás	0-25	5,0) ¹	5,5	23,3	3,2		
Volcan Barva, Costa Rica (GRIEVE, PROCTOR & COUSINS, 1990) Humitropept	1.000	0-15	4,0) ²	1,05±0,8	2,6±1,4	1,2±0,65										
Zentralamerika (FASSBENDER, 1972) Andosole		A-Horizont	5,92±0,07) ²	84,45±3,5	7,1±1,1	15,2±2,8										
Costa Rica, RB (BULJOVICIC, 1994) Inceptisole	1.000	5	5,2) ¹ (4,3 ³)	10-15	3,2	4,6	0,09-0,3	6,2*10 ⁻³								
		10	5,2) ¹ (4,4 ³)	5-10	1,8	2,5	0,16-0,22	4,6*10 ⁻³								
Costa Rica RB (eigene Werte) Inceptisole																
									Nordhang	0-30	4,35) ³	6,1	2,4	2,0	0,45	<3,2-7,9*10 ⁻³
									Südhang	0-30	4,25) ³	5,1	2,6	2,0	0,45	<3,2-6,9*10 ⁻³
Sekundärbereich	890-930	0-30	4,45) ³	10,4	1,7	2,3	0,55	<3,2-6,2*10 ⁻³								

6.1.1. Veränderungen des pH-Wertes und der Elementkonzentrationen mit zunehmender Bodentiefe

Die Betrachtung der Veränderungen im Bodenprofil sollen weitere Auskünfte über die Nährstoffversorgung des Bodens geben. Bis zu einer Bodentiefe von 60 cm sind Übereinstimmungen mit den Untersuchungen von BULJOVIC (1994) zu erkennen. Die Elemente K, Ca, Mg, Na und Zn zeigen bis zu dieser Bodentiefe eine Konzentrationsabnahme. Der im Vergleich mit dem P3-Horizont höhere Gehalt an Kationen (Ausnahme Mn) im P2-Horizont läßt sich durch einen höheren Anteil an organischer Masse erklären. Neben dem Adsorptionsvermögen, das es ermöglicht, durch Niederschläge eingebrachte Nährstoffe zu binden, dient die organische Substanz als langsam fließende Nährstoffquelle, in dem die in ihr festgelegten Nährstoffe durch Bodenflora und -fauna in eine pflanzenverfügbare Form umgewandelt werden. Die Nährstoff-Akkumulation in der oberen Bodenschicht korreliert eng mit der hohen Dichte der Feinwurzeln in dieser Bodenschicht. In einer Untersuchung der Wurzelmassen in einem Tieflandregenwald in Amazonien zeigte KLINGE (1973), daß die Hälfte aller Feinwurzeln in den oberen 30 cm zu finden sind.

Im P4-Horizont werden für die Elemente Ca, Mg und Na Werte erreicht, die über denen des Oberbodens liegen (Für diese Bodentiefe liegen jedoch keine Vergleichswerte aus oben genannter Arbeit vor). Es ist anzunehmen, daß diese Elemente unter dem Einfluß der Niederschläge mit dem Sickerwasser im Boden aus dem Wurzelbereich ausgewaschen wurden. Die Verlagerung der Ca-Ionen ist am stärksten, was auf eine hohe Ca-Sättigung des Bodens schließen läßt (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1984). Trotz der geringeren Bindungsstärke im Vergleich zum Ca^{2+} werden die Mg- und Na-Ionen in geringerem Maße verlagert. Im unteren Bodenhorizont kommt es zur Ablagerung dieser Ionen. Auch HARCOT (1980) konnte eine Nährstoffanreicherung im Unterboden aufzeigen, während in der oberen Bodenschicht eine Abnahme der Nährstoffkonzentrationen festzustellen war. Die Ergebnisse der Bodenanalyse decken sich mit den Beobachtungen bezüglich der farblichen Veränderungen im Bodenprofil, die auf die Ausbildung eines gebleichten Eluvialhorizontes über einem rötlich-braunen Illuvialhorizont und somit einer Verlagerung von Fe schließen

lassen. Als profilprägender Prozeß spielt hier offenbar die Pseudovergleyung eine wichtige Rolle. Infolge schlechter Durchlüftung entstehen zumindest zeitweilig anaerobe und reduzierende Verhältnisse im Boden, die zu Verlagerungen insbesondere von Fe, Mn und S in wurzelferne Bereiche führen (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1984).

Die Kaliumkonzentration im untersten Bodenhorizont liegt etwa in der gleichen Größenordnung wie im P3-Horizont, d.h. bezüglich der Kalium-Ionen kommt es zu keiner Umlagerung in tiefere Schichten. Die in tieferen Schichten verstärkt vorkommenden Allophane und Aluminiumsilikate wirken als Adsorbens und führen zu einer Fixierung der K-Ionen. Die sorptiv gebundenen Ionen werden weniger leicht ausgewaschen als die Ionen in der Bodenlösung (POKORNY, 1981). Im oberen Horizont liegt das Bodenkalium dagegen vorwiegend in austauschbarer Form in der Bodenlösung vor.

Ebenso wie bei Kalium ist auch für Zink keine Konzentrationszunahme im P4-Horizont festzustellen. Aufgrund des niedrigen pH-Wertes ist jedoch hier nicht von einer Festlegung in schwerlöslichen Verbindungen auszugehen.

Die Manganverteilung im Bodenprofil zeigt keinerlei Übereinstimmung mit den übrigen Elementen. Die höchsten Konzentrationen wurden im P3-Horizont (Eluvialhorizont) gemessen, die geringsten im P4-Horizont. Die Manganverfügbarkeit im Boden nimmt mit steigender H^+ -Ionenkonzentration und abnehmendem Redox-Potential des Bodens zu (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1984). Auffällig ist jedoch, daß in dem Horizont mit der höchsten Mn-Konzentration auch der pH-Wert die höchsten Werte erreicht. Eine mögliche Erklärung wäre zum einen die Verlagerung von Mn^{2+} aus dem P2-Horizont in den P3-Horizont, zum anderen die Reduktion von Mn-Oxiden. Der durch die Reduktionsreaktionen bedingte Verbrauch von H-Ionen würde ebenfalls den pH-Wertanstieg in diesem Horizont erklären.

Der geringere pH-Wert im oberen Horizont ist wahrscheinlich auf die Protonenfreisetzung infolge von mikrobiellen Vorgängen des Stoffabbaus und -umbaus sowie auf die Bildung von Huminstoffen zurückzuführen. Beim ebenfalls recht niedrigen pH-Wert im Unterboden kann es sich um einen durch die pH-Messung selbst begründeten Effekt handeln. Durch die Messung in KCl-Lösung werden die in Aggregationen mit

Tonmineralen vorliegenden Aluminiumoxide und -hydroxide ausgetauscht. Der gemessene Wert ist somit beeinflusst durch den höheren Tongehalt im Unterboden. Eine offenbar negative pH-Abhängigkeit vom Tongehalt wurde von HASE (1981) bei Bodenuntersuchungen auf Banco-Standorten in Venezuela festgestellt. Die pH-Messungen in CaCl₂-Lösung zeigten auch hier eine Abnahme des pH-Wertes mit zunehmender Tiefe, die mit einer Zunahme des Tongehaltes einherging.

6.1.2. Vergleich der Untersuchungsflächen

Der Vergleich der Mittelwerte zeigt vor allem Unterschiede zwischen den Primärwaldflächen und dem Sekundärbereich bezüglich der Calcium- und Kaliumkonzentrationen. Die statistische Auswertung läßt dagegen auf Signifikanzen hinsichtlich der pH-Werte zwischen dem Südhang und der Sekundärfläche, sowie Ca-Konzentrationsunterschiede zwischen Primärwald und Sekundärbereich schließen. Als Ursache für die Diskrepanz zwischen den Ergebnissen ist die Heterogenität des Bodens und die somit bedingte hohe Variabilität der Elementkonzentrationen an den Einzelstandorten anzusehen. Speziell auf der Untersuchungsfläche am Nordhang lassen sich drei Reliefstandorttypen unterscheiden, die jedoch aufgrund der ohnehin schon großen Zahl der untersuchten Variablen nicht getrennt untersucht wurden.

Zur Erklärung der Unterschiede zwischen den Primärwaldflächen und dem Sekundärbereich sollen die mikroklimatischen Faktoren herangezogen werden. Im geschlossenen Bestand der Primärwaldflächen ist die Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit annähernd konstant, die Luft ist dauernd dampfgesättigt. Die Böden sind ständig durchfeuchtet, wodurch die chemische Verwitterung primärer Silikate und die Auswaschung von Ca-, Mg-, K- und Na-Ionen verstärkt wird (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1984). Der Boden der Sekundärfläche unterliegt aufgrund der offeneren Fläche stärkeren Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsschwankungen. In niederschlagsärmeren Zeiten kann

es daher auch zum oberflächlichen Austrocknen des Bodens kommen. Bedingt durch die stärkere Evapotranspiration kommt es zur Bildung von Carbonat-Konkretionen im Grenzraum Boden/Organische Auflage (LAMBERT, ARNASON & GALE, 1980). Die im Vergleich zu den Primärwaldflächen höheren Calciumkonzentrationen auf der Sekundärfläche lassen sich durch dieses Phänomen erklären.

Die auf der Sekundärfläche höheren Calciumkonzentrationen bedingen den ebenfalls höheren pH-Wert, da die Ca-Ionen und -Verbindungen an den Neutralisation- und Pufferungsprozessen im Boden mitwirken (POKORNY, 1981).

Die relativ geringen Kaliumkonzentrationen im Sekundärbereich können auf die Kationen-Selektivität der Austauschere im Boden zurückzuführen sein. Bedingt durch unterschiedliche Wertigkeiten und Hydratationsenergien werden die Ionen unterschiedlich stark adsorbiert. Im allgemeinen nimmt die Adsorbierbarkeit in der Reihenfolge $\text{Na} < \text{K} < \text{Mg} < \text{Ca} < \text{Al}$ zu. Die hohe Konzentration an Calcium führt zu einer Verdrängung des Kaliums aus den Schichten der aufweitbaren Tonminerale (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1984).

6.2. Interpretation der Elementkonzentrationen in den Blättern

Der Nährstoffgehalt von Pflanzen oder einzelnen Organen ist als direktes Maß für die Nährstoffversorgung der Pflanzen anzusehen. Neben Aussagen über den aktuellen Ernährungszustand der untersuchten Pflanze sind Rückschlüsse auf die aktuelle Versorgungsleistung des Bodens möglich. In ausgewachsenen Pflanzen spiegeln vor allem die Elementkonzentrationen in den Blättern die Nährstoffzufuhr aus dem Boden wieder (LUNDEGARDH, 1960; PAGEL et al., 1982).

Die Vergleichbarkeit mit anderen Arbeiten wird dadurch erleichtert, daß, im Gegensatz zu den Bodenuntersuchungen, in der Pflanzenanalyse nur Gesamtgehalte bestimmt werden. Meßtechnische Unterschiede können jedoch auch hier aufgrund der Verwendung unterschiedlicher

Aufschlußreagenzien sowie meßanalytischer Methoden auftreten. Problematisch sind außerdem die sich im Verlauf der unterschiedlichen Wachstumsphasen verändernden Elementkonzentrationen. Phänologische Aspekte sind daher bei der Auswertung der Pflanzenanalyse von großer Bedeutung. Auch die große Varianz der Elementkonzentrationen zwischen den Individuen muß bei der Auswertung der Ergebnisse berücksichtigt werden.

Zur Beurteilung des Ernährungszustandes der Farne werden zunächst Grenzwerte für Kulturpflanzen aus tropischen und gemäßigten Breiten herangezogen. Außerdem werden Vergleiche zu Untersuchungen aus Wäldern weiterer tropischer Regenwälder gezogen.

Da kaum Untersuchungen über die Mineralstoffverhältnisse bei Pteridophyten vorliegen, werden auch Vergleiche zu den Höheren Pflanzen herangezogen. Die lückenhaften Analysen haben schon frühzeitig zu der generalisierenden Auffassung geführt, daß die Gefäßkryptogamen stoffwechselphysiologisch recht eng an die Höheren Pflanzen anschließen (WETZEL, 1938).

Für unterschiedliche Waldbäume der gemäßigten Breiten stellte BERGMANN (1983) mehr oder weniger einheitliche Gehalte der einzelnen Elemente fest. Als ausreichende Mineralstoffgehalte gelten für die Arten *Acer* sp., *Betula* sp., *Fagus* sp., *Quercus* sp. und *Tilia* sp. folgende Wertebereiche: 1,0 - 1,5% K, 0,3-1,5% Ca, 0,15-0,3% Mg, 30-150 mg/kg Mn und 15-50 mg/kg Zn.

Im Vergleich zu den Blättern der Laubbäume sind die Gehalte an Makronährstoffen in den Nadeln der Koniferen *Picea exelsa*, *Pinus sylvestris* und *Abies alba* bei ausreichend versorgten Pflanzen geringer (0,5- 1,0 K, 0,3-0,7 Ca, 0,1-0,3 Mg), die Mangangehalte mit Werten von 50-500 mg/kg Mn sind relativ hoch.

Verglichen mit diesen Angaben kann von einer ausreichenden Versorgung der Baumfarne mit den untersuchten Elementen ausgegangen werden. Lediglich die Ca-Gehalte in den Wedeln der Baumfarne erscheinen als relativ gering. Die Mg-Konzentrationen in den Blättern spiegeln bei drei der Arten eine gute Versorgung mit diesem Element wider.

Tab. 6.3.: Gesamtgehalte der Kationen Ca, K, Mg, Mn und Zn in den Blättern von Farnen und Höheren Pflanzen in unterschiedlichen Regenwäldern

Gebiet	Ca [mmol/kg TS]	K [mol/kg TS]	Mg [mol/kg TS]	Mn [mmol/kg TS]	Zn [mmol/kg TS]	Anmerkung
Sekundärwälder in Guatemala und Panama (SNEDAKER & GAMBLE, 1969)	42,5 - 57,5	0,090 - 0,162	0,129 - 0,238	0,164 - 0,455	0,317 - 0,635	<i>Scheela lundellii</i> (Palmae)
	62,5 - 170,0	0,354 - 0,744	0,229 - 0,371	0,236 - 2,255	0,302 - 0,476	<i>Heliconia latispatha</i> (Heliconiaceae)
	122,5 - 155	0,264 - 1,256	0,108 - 0,154	2,13 - 3,73	0,011 - 0,019	<i>Heliconia</i> sp. (Heliconiaceae)
Immergrüner saisonaler Tropenwald, Western Llanos, Venezuela (HASE & FÖLSTER, 1982)	95,0±19,25	0,36±0,064	0,095±0,013			Palmen Unterwuchs
	382,5	0,487	0,203			
tropischer saisonal-immergrüner Primärwald und Regenerations- stadien, Kolumbien . (FÖLSTER et al 1976)	52,5	0,126	0,058	1,09*10 ⁻³		<i>Oenocarpus spec.</i> (Palmae)
	52,5	0,141	0,058	1,64*10 ⁻³		<i>Jessenia polycarpa</i> (Palmae)
	205,0	0,231	0,075	2,0*10 ⁻³		Bäume <3,5DBH (Sekundär- vegetation)
Bergregenwald in Jamaika (TANNER, 1985)	110	0,377	0,233			<i>Blechnum underwoodianum</i>
	250	0,377	0,242			<i>Cyathea fragilis</i>
Bergregenwald in Neu Guinea (GRUBB & EDWARDS, 1982)	170,0	0,574	0,120			<i>Cyathea pycnoneura</i>
	32,5	0,59	0,104			<i>Microlepia</i> cf. <i>pseudohirta</i>
Regenwald im NW Kolumbiens (GOLLEY et al. 1978)	88,75	0,295	0,235	0,491	1,92	Unterwuchs
	97,625	0,262	0,132	0,564	3,52	Kronenblätter
Prämontaner Regenwald in Costa Rica (BULJOVICIC, 1994)	134,75±60,75	0,294±0,095	0,097±0,028	4,42±2,25	0,462±0,123	<i>Elaeagia auriculata</i> (Rubiaceae)
	242,5±80,75	0,199±0,082	0,094±0,024	9,75±4,96	0,292±0,077	<i>Plinia salticola</i> (Myrtaceae)
Prämontaner Regenwald in Costa Rica (eigene Ergebnisse)	72,57±19,98	0,463±0,151	0,152±0,009	1,71±0,54	0,47±0,074	<i>Aisophila polystichoides</i>
	38,38±20,43	0,383±0,087	0,071±0,028	2,12±1,07	0,465±0,100	<i>Cyathea delgadii</i>
	53,31±14,82	0,322±0,213	0,138±0,023	4,69±1,09	0,573±0,081	<i>Cyathea nigripes</i>
	71,89±15,8	0,355±0,238	0,154±0,026	2,64±1,03	0,543±0,087	<i>Cyathea pinnula</i>
	81,63±41,47	0,308±0,113	0,076±0,020	0,66±0,23	0,302±0,068	<i>Cyathea trichiata</i>
	27,78±4,67	0,372±0,112	0,112±0,021	1,33±0,63	0,459±0,056	<i>Dicksonia gigantea</i>

Eine der wenigen Untersuchungen zu den Nährstoffverhältnissen von Farnpflanzen liegen von GRUBB und EDWARDS (1982) (Tab. 6.3.) vor, die in einer Studie über die Mineralstoffverteilung in der oberirdischen Pflanzenmasse verschiedene Lebensformtypen in einem Bergregenwald von Neu Guinea analysierten. Verglichen mit der Baumfarnart *Cyathea pycnoneura* erscheinen die Ca- und K-Konzentrationen in den Blättern aller sechs Baumfarnarten relativ gering. Der Farn *Microlepia* cf. *pseudohirta* weist ebenfalls Kaliumgehalte auf, die annähernd doppelt so hoch sind wie die der Baumfarne in der RB. Die Calciumkonzentration liegt an der unteren Grenze des für die Baumfarnarten nachgewiesenen Wertebereichs. Der Vergleich der Mg-Konzentrationen mit den Ergebnissen von GRUBB und EDWARDS (1982) läßt eine recht gute Magnesiumversorgung der Baumfarne mit Ausnahme der Arten *Cyathea delgadii* und *Cyathea trichiata* vermuten.

Eine Untersuchung von DRECHSEL und ZECH (1991) befaßt sich mit den Nährstoffgehalten in Blättern von verschiedenen, für Aufforstungen genutzten tropischen Bäumen. In Tabelle 6.4. sind für einige der untersuchten Arten die mittleren Nährstoffgehalte in den Blättern zusammengestellt.

Tab. 6.4.: Mittlere Nährstoffgehalte in den Blättern einiger tropischer Bäume nach einer Zusammenstellung von DRECHSEL & ZECH (1991)

Art	Ca [mol/kg TS]	K [mol/kg TS]	Mg [mol/kg TS]	Mn [mmol/kgTS]	Zn [mmol/kgTS]
<i>Anacardium occidentale</i> (Anacardiaceae)	0,05-0,22	0,295	0,054-0,15	0,58-1,75	0,27-0,33
<i>Cassia siamesa</i> (Leguminosae)	0,24-0,46	0,18-0,29	0,075-0,15	0,69-1,75	0,62
<i>Cordia alliodora</i> (Boraginaceae)	0,46-0,64	0,54-0,77	0,27-0,30	0,67	0,45
<i>Parkinsonia aculeata</i> (Leguminosae)	0,34-0,41	0,28-0,67	0,083-0,30	2,15-2,56	0,31
<i>Entandrophragma utile</i> (Meliaceae)	0,1-0,23	0,22-0,41	0,058-0,13	0,78-1,69	0,35-1,32
<i>Gmelina arborea</i> (Verbenaceae)	0,3-0,55	0,13-0,25	0,21-0,39	1,13-3,73	0,23
<i>Tectona grandis</i> (Verbenaceae)	0,18-0,38	0,038-0,054	0,083-0,14	0,62-1,53	0,32-0,57

Die von DRECHSEL und ZECH (1991) erzielten Ergebnisse zeigen recht deutlich die hohe Variabilität bezüglich der Elementkonzentrationen in den Blättern verschiedener Arten. Auch altersbedingte Veränderungen der Nährstoffgehalte kommen in dieser Studie zum Ausdruck.

In bezug auf die Elemente K, Mg, Mn und Zn kann im Vergleich mit anderen tropischen Bäumen von einem mittleren Nährstoffgehalt ausgegangen werden. Ein relativ hoher Mn-Gehalt wurde in den Blättern von *Cyathea nigripes* nachgewiesen. Die Ca-Konzentrationen in den Blättern von *Cyathea delgadii* und *Dicksonia gigantea* liegen deutlich unterhalb des für mittlere Nährstoffgehalte angegebenen Bereichs.

Der Vergleich mit anderen Untersuchungen aus tropischen Wäldern zeigt noch einmal die Variabilität der Pflanzengruppen und -arten bezüglich der Nährstoffakkumulation in den Blättern auf (Tab. 6.3.). Auffällig sind die verhältnismäßig geringen Calciumgehalte und die hohen Kaliumkonzentrationen in den Farnblättern. Lediglich für einige in Kolumbien (FÖLSTER, DE LAS SALAS & KHANNA, 1976) und Guatemala (SNEDAKER & GAMBLE; 1969) (Tab. 6.3.) untersuchte Palmenarten wurden ähnlich geringe Calciumkonzentrationen nachgewiesen. Aber auch im Vergleich zu diesen Palmenarten sind die Ca-Konzentrationen in den Blättern von *Cyathea delgadii* und *Dicksonia gigantea* extrem gering.

Das hohe K/Ca-Verhältnis der Farne (3,8-13,4) läßt auf eine starke Affinität der Pflanzen für Kalium schließen, wobei Unterschiede zwischen den einzelnen Arten auftreten. Die größten K/Ca-Verhältnisse wurden für die beiden Baumfarnarten mit den geringsten Ca-Gehalten in den Blättern nachgewiesen. Ähnlich hohe K/Ca-Verhältnisse bei Farnen der gemäßigten Breiten wurden von WALLAND und KINZEL (1966) festgestellt. Da diese Arten nur geringe Mengen gelösten Calciums im Zellsaft, aber weit größere Mengen an Kalium aufweisen, wurde dieser Stoffwechseltyp von HORAK (1971) als Kaliumtyp bezeichnet. Ursache für die verschiedenen hohen K/Ca-Verhältnisse kann in einer unterschiedlichen Aktivität sowohl des Kalium- als auch des Calciumaufnahme-mechanismus liegen. Bei Kaliumtypen verläuft die Calciumaufnahme oft nur sehr schwach. Hierin könnte die trotz relativ hohem Ca-Gehalt im Boden niedrigen Ca-Konzentrationen in den Blättern

von *Cyathea delgadii* begründet sein.

Aufgrund des von FÖLSTER et al. (1976) nachgewiesenem Kaliumreichtums in Palmen und Palmenstreu, ausgedrückt durch K/Ca-Verhältnisse von 2,5 in Blättern und 1,8-2,4 im Stamm, werden diese in der Literatur als Kaliumakkumulatoren diskutiert, die große Mengen dieses Elementes in den Kreislauf des tropischen Regenwaldes einbinden (VITOUSEK & SANFORD, 1986). Mögliche Ursachen dieser Kaliumakkumulation werden von den Autoren jedoch nicht diskutiert.

Die oben angeführten Vergleiche zeigen die hohe Diversität bezüglich der Nährstoffkonfiguration in Blättern, die sich teilweise auch innerhalb einer Familie nachweisen läßt. Es ist daher schwierig, ausgehend von den vorhandenen Studien, Rückschlüsse auf den Versorgungszustand der untersuchten Baumfarne zu ziehen. Im Vergleich mit Höheren Pflanzen zeichnen sich die Farne durch einen Kaliumreichtum und relativ geringe Ca-Konzentrationen aus. Die höheren Kaliumgehalte bei anderen Farnen könnten eine Mangelversorgung der Baumfarne mit diesem Element vermuten lassen. Da es unter den Pteridophyten ebenso wie unter den Höheren Pflanzen Mineralstoffspezialisten gibt (WETZEL, 1938), ist eine Aussage über eventuelle Nährstoffmängel aufgrund fehlender optischer Symptome nicht möglich. Hierzu fehlen vergleichbare Untersuchungen der Baumfarne aus anderen Gebieten.

Eine weitere Möglichkeit zur Beurteilung der Nährstoffversorgung ist, die Korrelationen zwischen den Elementkonzentrationen von Boden und Blättern zu untersuchen. Die nur wenigen, schwachen Korrelationen zwischen Boden und Pflanzen lassen eine ausreichende Nährstoffversorgung vermuten. Bei genauerer Betrachtung der Pflanzengruppen und der Ionenarten für die Korrelationen aufgezeigt wurden, kristallisieren sich insbesondere die Gruppen heraus, die auf Standorten mit nur geringen Streuungen bezüglich der Konzentration des betreffenden Elementes wachsen. Die Aussagefähigkeit der Korrelationsanalyse darf in diesem Fall nicht überschätzt werden, da bei der Untersuchung von einer zu geringen Individuenzahl unter Berücksichtigung vielfältiger Parameter ausgegangen wurde. In den Arbeiten von GOLLEY, RICHARDSON und CLEMENTS (1978) und BULJOVICIC (1994) wird ebenfalls auf die Schwierigkeit des Nachweises

von Korrelationen zwischen Pflanzen und Boden hingewiesen. Gründe hierfür sind die sich von Art zu Art unterscheidende Ionenaufnahme, die Entwicklung von "Nährstoff-Erhaltungsmechanismen" (dichte Wurzel-matten und Symbiosen mit Mycorrhizapilzen, Rückverlagerung der Nährstoffe vor dem Blattwurf, Ausbildung langlebiger, skleromorpher Blätter), sowie heterogenes Pflanzen- und Bodenmaterial. Besonders für oligotrophe Wälder sind oben genannte Strategien von entscheidender Bedeutung, da sie eine relative Unabhängigkeit von den Bodenvorräten gewährleisten. Desweiteren ist zu bedenken, daß die mit Ammoniumacetat extrahierten Ionen nicht unbedingt dem für die betreffende Art pflanzenverfügbaren Anteil der Bodennährstoffe entsprechen..

6.2.1. Vergleich der Arten

Die unterschiedlichen Nährstoffkonfigurationen der einzelnen Baumfarnarten lassen auf biochemische und physiologische Unterschiede zwischen den Arten schließen. Durch zahlreiche Untersuchungen konnte ein direkter Zusammenhang zwischen Nährstoffaufnahme und der Nährstoffzusammensetzung in den Blättern verschiedener Pflanzen-gruppen festgestellt werden. Kinetische Untersuchungen der Ionenaufnahme verschiedener Gerstensorten ergaben beträchtliche Unterschiede in der Affinität der Mechanismen zu einem bestimmten Ion. (JEFFRIES & EPSTEIN, 1964). BALGIAR und BARBER (1979) weisen Unterschiede in der K-Aufnahmerate bei Getreidegenotypen nach, die auf physiologische Unterschiede der K-Aufnahme zurückzuführen sind. Ebenso variiert der Ca-Gehalt in den oberen Pflanzenteilen sowie die Ca-Aufnahmerate in Abhängigkeit von der Pflanzenart und der Calciumkonzentration in der Nährlösung (LONERAGAN & SNOWBALL, 1969 a,b). Weitere Beispiele, die Unterschiede in der Ionenselektivität verschiedener Pflanzenarten belegen, finden sich in der Literatur (AMBERGER, 1983; EPSTEIN & JEFFRIES, 1964).

Da die physiologischen Unterschiede bezüglich der Ionenaufnahme

zwar genetisch fixiert sind, aber häufig durch Umwelteinflüsse modifiziert werden, müssen auch Standortfaktoren berücksichtigt werden. Es soll daher geprüft werden, ob sich die Unterschiede im Bodenchemismus der Standorte in den Blattgehalten der Baumfarnarten widerspiegeln.

Für die Standorte von *Alsophila polystichoides* wurden relativ hohe Nährstoffgehalte nachgewiesen, die zum Teil doppelt so hohe Werte erreichen wie die Standorte der übrigen Arten. Die Elementkonzentrationen in den Blättern zeigen eine gute Versorgung der Pflanzen, so daß für diese Art von einem Zusammenhang zwischen dem Nährstoffgehalt im Boden und der Kationenkonzentration in den Blättern ausgegangen werden kann. Bei der Betrachtung der Ergebnisse für *Cyathea delgadii* können hingegen keine Parallelen zwischen den Boden- und Blattkonzentrationen aufgezeigt werden. Weder die hohen Calcium- noch die überdurchschnittlich hohen Magnesiumkonzentrationen in den Böden der *Cyathea delgadii*-Standorten reflektieren sich in den Blattgehalten. Es ist anzunehmen, daß die Pflanzen trotz der gering erscheinenden Ca- und Mg-Gehalte ausreichend mit diesen Nährstoffen versorgt sind, da keine Mangelsymptome erkennbar waren. Für das Fehlen von Boden-/Pflanzen-Korrelationen bei *Cyathea delgadii* können folgende Ursachen zugrunde liegen: Die Pflanzen verfügen entweder über eine stark ausgeprägte Ionenselektivität (insbesondere für K) und/oder sie unterliegen einem weitestgehend geschlossenen Nährstoffkreislauf, der sie weitestgehend unabhängig von den Bodenvorräten macht.

Eine mögliche Anpassung der Baumfarne an die klimatischen und edaphischen Bedingungen der prämontanen Regenwälder kann zu der Ausbildung eines dichten Adventivwurzelgeflechts am Stamm geführt haben, das ebenso wie die Wurzelmatte im Boden mit höchster Effektivität Nährstoffe aus dem Stammablauf filtern kann. Die Elementkonzentrationen in den Blättern müßten dann die Ionenkonzentration des Stammablaufs widerspiegeln. Leider liegen aus dem Gebiet keine Untersuchungen über die Ionenkonzentrationen im Freilandniederschlag bzw. im Kronendurchlaß oder Stammablauf vor. Untersuchungen der Nährstoffgehalte von Freilandniederschlägen und Kronentraufen zeigen im allgemeinen eine Ionenanreicherung

insbesondere von K in der Kronentraufe (MC. COLL, 1970; NYE, 1960; STEINHARDT, 1979).

Die Arbeit von STEINHARDT (1979) zeigt die Änderungen der Ionenkonzentrationen bei der Passage des Wassers durch das Ökosystem recht eindrucksvoll. Die Kaliumkonzentrationen in der Kronentraufe weisen die 50-fachen Werte im Vergleich zum Freilandniederschlag auf. Die Calciumwerte haben sich etwa verdoppelt, während für Magnesium keine und für Mangan nur eine geringe Zunahme nachgewiesen werden konnte. In einer vergleichenden Studie kommen VITOUSEK & SANFORD (1986) zu dem Ergebnis, daß der Kronendurchlaß für die Elemente N, P und Ca ein relativ unbedeutender Vektor im Nährstoffkreislauf ist, während er für Kalium den wichtigsten Weg der Ionenrückführung darstellt. Die Aufnahme von Nährstoffen aus dem Stammablauf könnte somit ebenfalls die hohen Kaliumkonzentrationen in den Blättern von *Cyathea delgadii* bei einem verhältnismäßig geringen K-Gehalt im Boden erklären.

Unterschiede in der Phänologie der Arten zeigen sich unter anderem in unterschiedlichem Höhenzuwachs und Periodismus des Laubfalls (Tab. 6.5.)

Tab. 6.5.: Höhenzuwächse, Blattwurf und Vorkommen der Arten (BITTNER, 1994 bzw. mündl.)

Art	Höhenzuwachs	Blattwurf	Vorkommen
<i>A. polystichoides</i>	0,47 m / 30 Monate	saisonal	Primärwald
<i>C. delgadii</i>	0,53 m / 30 Monate	permanent	Primärwald
<i>C. delgadii</i>	1,57 m / 23 Monate	permanent	Sekundärfläche
<i>C. nigripes</i>	0,43 m / 30 Monate	saisonal	Primärwald
<i>C. pinnula</i>	0,26 m / 30 Monate	permanent	Primärwald
<i>C. trichiata</i>	1,72 m / 23 Monate	permanent	Sekundärfläche

Setzt man den Höhenzuwachs mit den Nährstoffgehalten der Blätter in Relation, lassen sich keine Zusammenhänge zwischen beiden Größen erkennen. Die beiden Sekundärarten weisen untereinander schon so

starke Unterschiede, insbesondere in bezug auf die Ca-, Mn- und Zn-Konzentration in den Blättern auf, daß die allgemein vertretene These, schneller wachsende Pflanzen reichern mehr Minerale und organische Säuren pro g Trockengewicht in den Blättern an (POORTER & BERGKOTTE, 1992), mit diesen Ergebnissen nicht bestätigt werden kann. Das unterschiedliche Wachstumsverhalten ist vielmehr auf Unterschiede bezüglich der Lichtverhältnisse und der relativen Luftfeuchtigkeit zurückzuführen. Aufgrund einer geringeren Nettoassimilationsrate weisen Pflanzen der schnellwachsenden Pionierart *Cecropia obtusifolia* im Unterwuchs eine verminderte Wachstumsrate gegenüber den Pflanzen im Gap auf (POPMA, & BONGERS, 1988). Der Vergleich der Höhenzuwächse von *Cyathea delgadii* im Primärwald und auf der Sekundärfläche führt zu einem ähnlichen Ergebnis. Auffällig ist bei dieser Art auch, daß die Nährstoffkonzentrationen in den Blättern der Primärwaldpflanzen trotz geringerem Kationengehalt im Boden höher ist als bei den Vergleichspflanzen auf der Sekundärfläche. Ähnliche Ergebnisse fand auch LAMB (1977) während einer Untersuchung der Beziehungen zwischen Wachstum und Blattelementkonzentrationen bei *Eucalyptus deglupta*. Für die Elemente K und Mn konnten keine Korrelationen festgestellt werden, Ca und Mg wiesen negative Korrelationen zum Wachstum auf. Mögliche Ursachen der negativen Korrelationen wurden in dieser Studie nicht diskutiert.

Als Ursachen für die höheren Blattelementkonzentrationen bei den langsam wachsenden *Cyathea delgadii*-Individuen wären zum einen ein bei den Pflanzen am Sekundärstandort durch die höhere Assimilationsrate bedingter Verdünnungseffekt, zum anderen Nährstoffverluste durch leaching auf der offeneren Fläche denkbar. Als leaching bezeichnet TUKEY (1970) die Entfernung von Substanzen aus den oberirdischen Pflanzenteilen durch wäßrige Lösungen wie Regen, Reif und Nebel. Besonders bei langanhaltender Benetzung können den Blättern Nährstoffe nach dem Prinzip der Osmose entzogen werden.

Die Baumfarne auf der Sekundärfläche sind viel stärker dem Freilandniederschlag ausgesetzt und somit auch einem möglichen Auswaschen von Nährstoffen aus dem Blattgewebe, als die Pflanzen im Unterwuchs des Primärwaldes, deren Blätter mit dem mit Ionen angereichertem Wasser aus der Kronentraufe benetzt werden.

6.2.2. Nährstoffgehalte der Blätter in Abhängigkeit vom Blattalter

In Abhängigkeit von den Entwicklungsstadien einer Pflanze verändert sich die Nährstoffzusammensetzung in den Organen. Konzentrationsverschiebungen in den Blättern hängen eng mit dem Ausmaß zusammen, mit dem die verschiedenen Elemente in der Pflanze über den Phloemstrom umverteilt werden (GRUBB & EDWARDS, 1982). Mit fortschreitendem Alter sammeln sich daher in den Blättern die in der Pflanze wenig beweglichen Elemente Ca, S, Fe, Mn und B zunehmend an, wogegen die beweglicheren Elemente N, P und vor allem K in jüngeren Blättern am stärksten konzentriert sind und mit dem Heranreifen und Altern der Blätter abnehmen (LARCHER, 1984). Die Fähigkeit mobile Elemente vor oder mit beginnender Seneszenz aus alternden in junge stoffwechselaktive Blätter zu verlagern ist ein wichtiger Beitrag zur Steigerung der Leistungsfähigkeit der Pflanzen im Überlebenskampf (HILL, 1980).

Die Bewertung der Ergebnisse im Hinblick auf eine altersbedingte Nährstoffdynamik kann lediglich als möglicher Trend angesehen werden, da die untersuchte Individuenzahl sehr gering ist und daher atypische Pflanzen stärker die Ergebnisse beeinflussen könnten. Außerdem gilt es zu bedenken, daß die Nährstoffe nicht unbedingt über die gesamte Blattspreite gleichmäßig verteilt sind. GUHA und MITCHELL (1965) wiesen Unterschiede im Nährstoffgehalt in verschiedenen Teilen des Blattes und Blättern verschiedener Positionen am Baum nach. Aufgrund der diversen Lichtverhältnisse im Unterwuchs können einzelne Teile des Blattes mit unterschiedlichen Intensitäten oder Dauer bestrahlt werden, wodurch Primärproduktion und Transpiration beeinflußt werden.

Ein Ansteigen der Ca-Konzentration in den Blättern wurde für alle Arten außer *Dicksonia gigantea* nachgewiesen. Calcium ist im Phloem zumeist praktisch immobil, da es mit dem freien Phosphat in den Siebröhren schwerlösliche Phosphate bildet (STRASBURGER, 1991). Ein wichtiger Faktor der die Phloemmobilität ebenfalls beeinflußt, ist die geringe Fähigkeit des Calciums ins Phloem einzutreten (HILL 1980). Der Transport erfolgt nur in akropetaler Richtung im Xylem und ist somit in erster Linie vom Transpirationsstrom abhängig. Durch das Fehlen des

Phloemtransportes beim Calcium kommt es zu einer kontinuierlichen Anreicherung in den Transpirationsorganen (STRASBURGER, 1991, AMBERGER, 1983). Eine Zunahme der Calciumkonzentration mit fortschreitendem Alter zeigte sich auch bei Untersuchungen junger und alter Blätter von *Plinia salticola* und *Elaeagea auriculata* (BULJOVICIC, 1994). Die Analysen von GRUBB & EDWARDS (1982) in einem Bergregenwald von Neu Guinea bezüglich der Konzentrationsverschiebungen einiger Makronährstoffe zwischen Blättern unterschiedlichen Alters führten zu ähnlichen Ergebnissen.

Auch in bezug auf die Mangangehalte ist mit Ausnahme von *Dicksonia gigantea* eine Zunahme über den Versuchszeitraum festzustellen. Nach HILL (1980) ist Mangan zu den Nährstoffen mit variabler Mobilität in den Pflanzen zu zählen. In Abhängigkeit von den herrschenden Bedingungen variieren die Nährstoffbeziehungen zwischen jungen und alten Blättern zwischen denen von mobilen und immobilen Nährstoffen. Die kontinuierliche Zunahme über den Versuchszeitraum spricht für eine fehlende Phloemmobilität des Mangans in den Arten der Familie *Cyatheaceae*. Die geringfügige Abnahme der Mangankonzentration mit fortschreitendem Alter der Blätter bei *Dicksonia gigantea* läßt eine geringe Phloemmobilität und somit eine Verlagerung in jüngere Blätter vermuten. Nach AMBERGER (1983) sind die Mangangehalte in rasch wachsenden Pflanzenteilen am höchsten und nehmen mit dem Alter der Pflanze ab.

Die Abnahme der Kaliumkonzentration in den Blättern aller Arten ist auf die hohe Mobilität des Kaliums zurückzuführen, das sowohl in akro- wie auch in basipetaler Richtung verlagert werden kann. Eine bevorzugte Versorgung mit Kalium erfahren dabei meristematische Gewebe sowie Zentren hoher Stoffwechselaktivität. Bei unzureichender Versorgung wird Kalium aus den älteren Blättern mobilisiert und in stoffwechselaktive junge Blätter verfrachtet (AMBERGER, 1983, BAUMEISTER & ERNST, 1978). Die Abnahme der Kaliumkonzentration in den Blättern wird ebenso durch einen Verdünnungseffekt aufgrund einer schnelleren Zunahme von Zellwandmaterial gegenüber dem Zelleninhalt begünstigt (CHAPIN, 1980). Eine Abnahme der Kaliumkonzentration in den Blättern mit zunehmenden Alter wurde auch in den von BULJOVICIC (1994) und GRUBB & EDWARDS (1982) an

verschiedenen Baumarten durchgeführten Untersuchungen nachgewiesen.

Bezüglich der Magnesiumverteilung zeigen die Arten ein recht diverses Verhalten. Unterschiedliche Aussagen über die Mobilität von Magnesium finden sich auch in der Literatur. Nach AMBERGER (1983) wird Magnesium fast ausschließlich akropetal mit dem Transpirationsstrom transportiert. Im Gegensatz zum Calcium scheint jedoch eine Mobilisierung aus den älteren in die jungen stoffwechselaktiven Blätter speziell bei ungenügender Versorgung möglich. STEUCEK und KOONTZ (1970) sprechen dagegen von einem guten basipedalen Transport des Magnesiums, das die Membranen der Siebröhren gut durchdringen und für relativ hohe Konzentrationen im Phloemsaft sorgen kann. Infolge einsetzender Seneszenz wird Magnesium aus alternden Organen remobilisiert und verlagert (MOHR, 1984). Für die Arten *Cyathea delgadii*, *Cyathea nigripes*, *Cyathea pinnula* und *Dicksonia gigantea* ist von einem überwiegend akropetalen Transport des Magnesiums mit dem Transpirationsstrom auszugehen. Eine Zunahme der Magnesiumkonzentrationen mit fortschreitendem Blattalter fand auch BULJOVIC (1994) bei der Analyse zweier Baumarten im gleichen Untersuchungsgebiet. Eine Verlagerung in junge Blätter findet wahrscheinlich erst zu einem späteren Zeitpunkt statt. Die Schwankungen der Magnesiumkonzentrationen in den Blättern von *Alsophila polystichoides* und *Cyathea trichiata* können eventuell mit dem Einsetzen der Elementverlagerung infolge fortschreitender Seneszenz erklärt werden. Auch GRUBB und EDWARDS (1982) konnten bei der Untersuchung von Konzentrationsverschiebungen in den Blättern dreier Baumarten bezüglich des Magnesiums keine einheitliche Aussage machen.

Die Messungen der Zinkkonzentrationen lassen keinen allgemeingültigen Trend in bezug auf Konzentrationsverlagerungen zwischen Blättern unterschiedlichen Alters zu. Nach HILL (1980) zählt Zn ebenso wie Mn zu den Elementen mit variabler Mobilität, d.h. die Verlagerbarkeit variiert je nach Blattalter und äußeren Bedingungen zwischen der von mobilen und immobilen Nährstoffen. Die Beweglichkeit des Zinks wird im allgemeinen als recht gering angesehen (AMBERGER, 1983; PAGEL et al., 1982; BAUMEISTER & ERNST, 1978). Die

Abnahme der Zinkkonzentrationen mit zunehmenden Blattalter bei den Arten *Alsophila polystichoides*, *Cyathea trichiata* und *Dicksonia gigantea* läßt auf die Remobilisierung dieses Elementes infolge fortschreitender Seneszenz schließen.

Die Betrachtung der Konzentrationsverschiebungen in den Blättern zeigt lediglich für Kalium ein für alle Arten übereinstimmendes Ergebnis. Die Unterschiede bezüglich der Verlagerbarkeit der Elemente in den einzelnen Arten ist auf diverse physiologische und phänologische Eigenschaften zurückzuführen. Besonders deutlich werden diese Unterschiede bei der Betrachtung der Magnesiumkonzentrationen bei den Arten mit saisonalem Blattwurf und -austrieb. Nach einer mündlichen Auskunft von BITTNER erfolgte der Blattfall der Arten *Alsophila polystichoides* und *Cyathea nigripes* im Mai, etwa zwei Monate nach der letzten Probennahme. *Alsophila polystichoides* zeigt im März bereits eine Abnahme der Magnesiumkonzentration in den Blättern, während bei *Cyathea nigripes* die Konzentration weiterhin zunimmt. Trotz etwa zeitgleichen Blattwurfs kommt es bei den Arten zu unterschiedlichen Zeitpunkten zum Einsetzen der Seneszenz und somit zu Konzentrationsverschiebungen in der Pflanze.

Das von den übrigen Arten abweichende Verhalten von *Dicksonia gigantea* hinsichtlich der Konzentrationsveränderungen in den Blättern mit zunehmendem Alter kann eventuell auch mit phänologischen Unterschieden erklärt werden. Beobachtungen von BITTNER (mündlich) lassen auf eine Ruheperiode dieser Art zum Ende der Regenzeit schließen. Mit einer Abnahme des Betriebsstoffwechsels wird auch die Transpiration herabgesetzt. Hierdurch würden die annähernd konstanten Konzentrationen des überwiegend im Transpirationsstrom transportierten Calciums erklärt. Die remobilisierbaren Nährstoffe (K, Mn, Zn) werden gleichzeitig in der Pflanze verlagert.

6.3. Bestehen Zusammenhänge zwischen den Gehalten austauschbarer Nährstoffe im Boden und den absoluten Elementkonzentrationen in den Blättern?

Die Rangkorrelationsanalyse nach SPEARMAN bestätigt nur vereinzelt Korrelationen zwischen den Elementkonzentrationen in Boden und Blättern der Baumfarne, wobei die meisten Korrelationen für die Pflanzengruppen am Südhang nachgewiesen wurden. Aufgrund der geringen Stichprobenzahl dürfen diese Ergebnisse nur mit Vorsicht bewertet werden.

Auch die graphischen Darstellungen der Abhängigkeiten (Abschnitt 5.5.) lassen wenig Zusammenhänge zwischen den beiden Parametern erkennen. Auffällig sind hier die sich für manche Elemente und Individuengruppen ergebende Trennung der Wertepaare in Punktwolken. Insbesondere hinsichtlich des Mangans werden für alle Arten zum einen Unterschiede im Vorkommen auf Böden unterschiedlicher Nährstoffversorgung auf den verschiedenen Untersuchungsflächen, zum anderen Unterschiede in den auf diesen Flächen nachweisbaren Elementkonzentrationen in den Blättern deutlich.

Das Vorkommen einer Art auf Böden unterschiedlicher Elementkonzentrationen bringt die Vielschichtigkeit der Faktoren, die das Pflanzenwachstum bestimmen, zum Ausdruck. Im Ökosystem nimmt jede Art eine ökologische Nische ein, in der sie durch ihre Anpassungen gegenüber anderen Arten an Konkurrenzkraft überlegen ist. Umweltgradienten bestimmen ebenso wie die unterschiedlichen konkurrierenden Arten die Gesamtveränderungen im System (WINKLER, 1980). Das Vorkommen der Arten auf den unterschiedlichen Untersuchungsflächen mit verschiedenen Nährstoffkonzentrationen kann somit auf eine Veränderung des ökologischen Wachstumsoptimums zurückgeführt werden.

Eine wichtige Rolle scheint diesbezüglich der Mangankonzentration im Boden beizukommen. Der Vergleich der Individuengruppen zeigt, daß die gleiche Art auf unterschiedlichen Untersuchungsflächen verschiedene Konzentrationsspannen dieses Elementes ausnutzt. Da es in keinem Fall zu einer Überlagerung der Punktwolken kommt (Abb.

5.11.d) bis 5.14.d)) wäre eine, das Vorkommen einer Art auf der jeweiligen Untersuchungsfläche limitierende Wirkung der Mangankonzentrationen im Boden sowie der die Löslichkeit von Mangan bestimmenden Faktoren wie pH-Wert, Redox-Potential, Durchfeuchtung des Bodens etc. denkbar.

Bei der Betrachtung der Grafiken für die Mangangehalte in Boden und Blättern läßt sich keine für alle Arten gültige Abhängigkeit der Blattkonzentrationen von den Bodenvorräten erkennen. Lediglich die *Alsophila polystichoides*-Individuen weisen bei höheren Mangankonzentrationen im Boden des Nordhanges auch höhere Gehalte dieses Elementes in den Blättern auf. Für *Cyathea delgadii* kehrt sich dieses Verhältnis um. Die Manganaufnahme, ebenso wie die Aufnahme der Elemente Calcium und Magnesium, wird somit scheinbar durch andere Faktoren als das Nährstoffangebot bestimmt. Außerdem können die unter Abschnitt 6.2.1. diskutierten Phänomene des Verdünnungseffektes und des leaching nicht ausgeschlossen werden.

Eine direkte Abhängigkeit der Konzentrationen in den Blättern vom Nährstoffangebot kann somit nur in Einzelfällen nachgewiesen werden. Die Verfügbarkeit insbesondere der Mikroelemente im Boden ist von zahlreichen Faktoren abhängig, deren Wirkungen die Beurteilung der Analyseergebnisse außerordentlich erschweren. Der aktiven Mobilisation der Nährstoffe durch die Pflanze wird im allgemeinen eine relativ größere Bedeutung beigemessen, als durch die Extraktionsmethoden erfaßt werden kann (PAGEL et al., 1982).

6.4. Abschließende Bewertung und Ausblick

Die vorliegende Arbeit beinhaltet den Vergleich der Nährstoffkonfigurationen verschiedener Baumfarnarten unter Berücksichtigung standörtlicher und phänologischer Aspekte. Aufgrund der Schwierigkeiten im Gelände geeignete Individuen zu finden, es aber gleichzeitig sinnvoll erschien auch die zeitliche Dynamik der Blattelementkonzentrationen zu untersuchen, basieren die

Untersuchungen auf einer Individuenzahl von vier bis sieben pro Art. Eine statistisch abgesicherte Aussage über die Nährstoffverhältnisse der untersuchten Baumfarnarten ist daher nur bedingt möglich. Die Ergebnisse sind eher als Trend zu bewerten. Die zeitliche Veränderung der Elementkonzentrationen in den Blättern läßt in vielen Fällen eine Verlagerung der Elemente zwischen jungen und älteren Blättern erkennen. Dennoch ist ein Untersuchungszeitraum von drei bis vier Monaten relativ gering, um die physiologisch bedingten Veränderungen der Nährstoffkonzentrationen in den Blättern mit zunehmendem Alter zu erklären. Eine zusätzliche Untersuchung während der Trockenzeit wäre hier von großem Interesse gewesen.

Eine weitere Schwierigkeit bei der Auswertung der Ergebnisse ergab sich aus dem Mangel an vergleichbaren Untersuchungen von Baumfarnen. Somit lassen sich nur vage Aussagen über die Versorgung der Baumfarne in der RB bezüglich der betreffenden Elemente machen, die lediglich gestützt werden können durch das Fehlen von optisch auffälligen Mangelsymptomen, sowie den fehlenden Boden-/Pflanzenkorrelationen.

Zur besseren Interpretation der Ergebnisse wäre eine Bearbeitung folgender Fragenkomplexe hilfreich:

- Welche Elementkonzentrationen weisen die Arten in anderen Gebieten auf?
- Zeigen die Arten Unterschiede in den Blattelementkonzentrationen zwischen Regen- und Trockenzeit auf?
- In welchem Maße können Wasser und Nährstoffe von den einzelnen Arten über stammbürtige Adventivwurzeln aufgenommen werden?
- Wie verändern sich die Elementkonzentrationen in einzelnen Blättern vom Blattaustrieb bis zum Blattabwurf?

Außerdem wäre im Rahmen der "Erforschung der Mechanismen zur Entstehung und Erhaltung der Artenvielfalt in tropischen Regenwäldern" eine genauere Untersuchung der Ursachen für die scheinbar manganabhängige Verteilung der Baumfarnarten im Bestand interessant. Ansatzpunkte für weitere Forschungen wären hier zum einen die Frage, ob tatsächlich die Mangankonzentrationen im Boden eine limitierende

Wirkung auf das Vorkommen der einzelnen Arten hat, oder ob andere Faktoren, die eventuell eng mit der Verfügbarkeit des Mangans im Boden zusammenhängen, diesen Eindruck hervorrufen. Desweiteren wäre zu prüfen, wie das Verhalten anderer Arten aussieht. Lassen sich auch bei Höheren Pflanzen in der RB Verteilungsmuster erkennen, die auf die pflanzenverfügbaren Gehalte eines Elementes im Boden zurückzuführen sind? Vielleicht ergeben sich hier neue Ansätze, Ökosystemstrukturen und Populationsaufbau der tropischen Regenwälder zu erklären.

7. Zusammenfassung

In einem prämontanen Regenwald Costa Ricas wurden sechs dort häufige Baumfarnarten sowie der sie umgebende Boden auf die Gehalte der Nährstoffe Calcium, Kalium, Magnesium, Mangan und Zink untersucht. Mittels Atomabsorptionsspektrometrie wurden die mit NH_4 -Acetat extrahierbaren Kationen im Boden sowie die Gesamtgehalte in den Blättern der Pflanzen bestimmt.

Die Untersuchung der vertikalen Konzentrationsveränderungen im Boden lassen auf einen pseudovergleyten Boden schließen. In der oberen humusreichen Bodenschicht ist die Konzentration aller Elemente verhältnismäßig hoch. Für die Elemente Calcium, Kalium und Magnesium wurden die höchsten Werte in der untersten Schicht (60 - 100 cm) festgestellt. Die Kalium- und Zinkgehalte nehmen mit zunehmender Bodentiefe ab. Für Mangan wurden die höchsten Werte in 15 - 60 cm Tiefe nachgewiesen.

Der Vergleich mit landwirtschaftlichen Maßstäben und Ergebnissen aus Untersuchungen anderer tropischer Waldböden zeigt eine geringe bis mäßige Fruchtbarkeit des Bodens. Die Kaliumgehalte sind im Primärwaldbereich, die Mangangehalte für alle Standorte als durchschnittlich einzustufen. Die Zinkkonzentrationen im Boden sind besonders niedrig.

Im Vergleich mit anderen tropischen Pflanzenarten zeichnen sich die untersuchten Baumfarne durch die besonders geringen Calcium- und die hohen Kaliumkonzentrationen im Blatt aus. Der Vergleich der Arten miteinander deutet auf eine hohe Diversität bezüglich der Nährstoffkonfiguration hin. Die größten Unterschiede zwischen den Arten zeigen sich bezüglich der Mangan- und Calciumkonzentrationen in den Farnwedeln. Die Kaliumkonzentrationen im Blatt liegen bei allen Arten etwa in gleicher Größenordnung.

Die geringen Boden/Pflanzenkorrelationen und die sich auf den verschiedenen Untersuchungsflächen unterscheidenden Nährstoffkonfigurationen lassen eine Abhängigkeit von mikroklimatischen

Faktoren vermuten. Außerdem sind Zusammenhänge zwischen den Mangankonzentrationen im Boden und dem Vorkommen der Arten erkennbar.

Die Untersuchungen der Blattelementkonzentrationen in Abhängigkeit vom Blattalter lassen nur vereinzelt Parallelen zwischen den Arten erkennen. Eine Zunahme der Konzentrationen konnten für alle Arten mit Ausnahme von *Dicksonia gigantea* für die Elemente Calcium und Mangan festgestellt werden. Die Kaliumkonzentrationen nehmen bei allen Arten über den Versuchszeitraum ab. Bezüglich der Magnesiumverteilung wurden ähnlich diverse Ergebnisse erzielt, wie sie auch in der Literatur zu finden sind. Die Arten *Cyathea delgadii*, *Cyathea nigripes*, *Cyathea pinnula* und *Dicksonia gigantea* reichern mit zunehmendem Blattalter Magnesium an, während für die zwei übrigen Arten kein eindeutiger Trend erkennbar ist. Die Veränderungen der Zinkkonzentrationen in den Blättern zeigen nur für die Arten *Alsophila polystichoides*, *Cyathea trichiata* und *Dicksonia gigantea* eine gleichmäßige Abnahme über den Untersuchungszeitraum.

8. Literatur

- AMBERGER, A. (1983): Pflanzenernährung: Ökologische und physiologische Grundlagen; Dynamik und Stoffwechsel der Nährelemente; Ulmer, Stuttgart
- BALGIAR, V.C. & BARBER, S.A. (1979): Genotypic differences of corn in ion uptake; *Agronomy Journal* 71: 870-873
- BAUMEISTER, W. & ERNST, W. (1978): Mineralstoffe und Pflanzenwachstum; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BERGMANN, W. (1983): Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen: Entstehung und Diagnose; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- BITTNER, J. (1994): Vergleichende Untersuchungen zur Phänologie und Ökologie verschiedener Baumfarnarten der Gattungen *Cyathea* und *Alsophila* in der Reserva Biológica Alberto Brenes, Costa Rica; Poster zur 7. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Tropenökologie e.V. vom 17. bis 20. Februar 1994 in Bremen.
- BRECKLE, S.-W. (1994): Tropenökologische Forschung in Costa Rica, San Ramon News, Februar-Ausgabe
- BRICEÑO, J.A. & PACHECO, R. (1984): Metodos analiticos para el estudio de suelos y plantas; Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José.
- BULJOVICIC, J. (1994): Nährstoffgehalte in den Blättern von *Plinia salticola* L. (*Myrtaceae*) und *Elaeagia auriculata* Hemsl. (*Rubiaceae*) sowie im Boden eines prämontanen Regenwaldes in Costa Rica; Diplomarbeit, Universität Bielefeld
- CHAPIN, F.S. (1980): The mineral nutrition of wild plants; *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 11: 233-260
- DRECHSEL, P. & ZECH, W. (1991): Foliar nutrient levels of broad-leaved tropical trees: A tabular review; *Plant and Soil* 131: 29-46
- EPSTEIN, E. & JEFFRIES, R.L. (1964): Genetic basis of selective ion transport in plants, *Annual Review of Plant Physiology* 15: 169-184
- FASSBENDER, H.W. (1972): Chemisches Verhalten der Hauptnährstoffe in Böden der Tropen, insbesondere in Lateinamerika; *Göttlinger Bodenkundliche Berichte* 23
- FÖLSTER, H., SALAS, G. DE LAS & KHANNA, P. (1976): A tropical evergreen forest site with perched water table, Magdalena Valley, Colombia; Biomass and bioelement inventory of primary and secondary vegetation; *Ecologia Plantarum* 11 (4): 297-320

- GOLLEY, F.B., RICHARDSON, T. & CLEMENTS, R.G. (1978): Elemental concentrations in tropical forests and soils of northwestern Colombia; *Biotropica* 10 (2): 144-151
- GRIEVE, I.C., PROCTOR, J. & COUSINS, S.A. (1990): Soil variation with altitude on Volcan Barva, Costa Rica; *Catena* 17: 525-534
- GRIMM, U. & FASSBENDER H.W. (1981). Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. I. Inventarios de las reservas orgánicas y minerales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Al, Na); *Turrialba* Vol 31 (1): 27-38
- GRUBB, P.J. & EDWARDS, P.J. (1982): Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea III. The distribution of mineral elements in the above-ground material; *Journal of Ecology* 70, 623-648
- GUHA, M.M. & MITCHELL, R.L. (1965): The trace and major element composition of the leaves of some deciduous trees; *Plant and Soil* 23: 323-338
- HARCOMBE, P.A. (1980): Soil nutrient loss as a factor in early tropical secondary succession; *Biotropica* 12 (suppl.): 8-15
- HASE, H. & FÖLSTER, H. (1982): Bioelement inventory of a tropical (semi-) evergreen seasonal forest on eutrophic alluvial soils, Western Llanos, Venezuela; *Acta Oecologia / Oecologia Plantarum*, Vol 3 (17): 331-346
- HASE, H. (1981): Nährstoffreserven auf Banco-Standorten der Waldreserve Caparo/Venezuela unter besonderer Berücksichtigung der Plantagenwirtschaft mit Teak (*Tectona grandis*); *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 66
- HEINRICHS, H., BRUMSACK, H-J, LOTFIELD N. & KÖNIG, N. (1986): Verbessertes Druckaufschlußsystem für biologische und anorganische Materialien; *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 149, 350-353.
- HEINRICHS, H., KÖNIG, N. & SCHULTZ, R. (1985): Atom-Absorptions- und Emissionsspektroskopische Bestimmungsmethoden für Haupt- und Spurenelemente in Probenlösungen aus Waldökosystem-Untersuchungen; *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme / Waldsterben*, Bd. 8
- HILL, J.(1980): The remobilization of nutrients from leaves; *Journal of Plant Nutrition* 2 (4): 407-444
- HOLDRIDGE, L.R. (1967): Life Zone Ecology (rev. ed.); Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- HORAK, O. (1971): Vergleichende Untersuchungen zum Mineralstoffwechsel der Pflanze; Dissertationen der Universität Wien 60, Verlag Notring Wien

- JENNY, H. (1980): The soil resource. Origin and behaviour; *Ecological Studies*, Vol. 37, Springer, Berlin
- JORDAN, C.F. & HERRERA, R. (1981): Tropical rain forests: Are nutrients really critical?; *The American Naturalist* 117: 167-180
- KLINGE, H. (1973): Root mass estimation in lowland tropical rain forests of central Amazonia, Brazil I. *Tropical Ecology* 14: 29-38
- KREBS, J.A. (1974): Chemical characteristics of the surface soil of three forests in San Carlos, Costa Rica; *Turrialba* 24: 382-386
- LAMB, D. (1977): Relationships between growth and foliar nutrient concentrations in *Eucalyptus deglupta*; *Plant and Soil*, 47: 495-508
- LAMBERS, H. & POORTER, H. (1992): Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences; in: BEGON, M. & FITTER, A.H. (ed.): *Advances in Ecological Research* 23: 187-261
- LAMBERT, J.D.H., ARNASON, J.T. & GALE, J.L. (1980): Leaf litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest, Belize, C.A.; *Plant and Soil* 55: 429-443
- LANDON, J.R. (ed.)(1984): Booker Tropical Soil Manual, Booker Agriculture International Limited, New York
- LARCHER, W. (1984): Ökologie der Pflanzen auf physiologischer Grundlage; UTB für Wissenschaft, Ulmer, Stuttgart
- LONERAGAN, J.F. & SNOWBALL, K. (1969a) Calcium requirements of plants; *Australian Journal of Agricultural Research* 20: 465-478
- LONERAGAN, J.F. & SNOWBALL, K. (1969b): Rate of calcium absorption by plant roots and its relation to growth; *Australian Journal of Agricultural Research* 20: 479-490
- LUNDEGARDH, H. (1960): Pflanzenphysiologie; Fischer Jena
- MARTINI, J.A.(1970): Caracterización del estado nutricional de los principales andosoles de Costa Rica, mediante la técnica del elemento faltante en el invernadero; *Turrialba* 20,1: 72-84
- MC. COLL, J.G. (1970): Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa Rica; *BioScience* 20: 1096-1100.
- MOHR, H. (1984): "Baumsterben" als pflanzenphysiologisches Problem; *Biologie in unserer Zeit*, Vol.14,4: 103-110
- NISMAN, C. (1965): Estudio taxonómico y ecológico de los helechos arborescentes (*Cyatheaceae* y *Dicksoniaceae*) de Costa Rica; Thesis, Universidad de Costa Rica

- NYE, P.H. (1960): Organic matter and nutrient cycle under moist tropical forest; *Plant and Soil* 13 (4): 333-346
- OVIEDO (1535): Historia de las Indias, fol. XC; zitiert in: HUMBOLDT, A. v. (1807): Ansichten der Natur; Verlag der J.G. Cotta'schen Buchhandlung Nachfolger, Stuttgart, Bd. 2, S. 269
- PAGEL, H., ENZMANN, J. & MUTSCHER, H. (1982); Pflanzennährstoffe in tropischen Böden - ihre Bestimmung und Bewertung; VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- POKORNY, D. (1981): Grundlagen der Düngung und des Pflanzenschutzes; VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin
- POORTER, H. & BERGKOTTE, M. (1992): Chemical composition of 24 wild species differing in relativ growth rate; *Plant, Cell and Environment* 15: 221-229
- POPMA J. & BONGERS, F. (1988): The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species; *Oecologia* 75: 625-632
- SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden; Springer-Verlag Berlin, Heidelberg
- SCHEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P. (1984): Lehrbuch der Bodenkunde; Enke, Stuttgart
- SMSS (Soil Management Support Services) (1982): Taxonomía de suelos, Un sistema básico de clasificación de suelos para hacer e interpretar reconocimientos de suelos. *Technical Monograph* No.5
- SNEDAKER, S.C. & GAMBLE J.F. (1969): Compositional analysis of selected second-growth species from Lowland Guatemala and Panama; *BioScience* Vol. 19: 536-538
- STEINHARDT, U. (1979): Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela; *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 56
- STEUCEK, G.C. & KOONTZ, H.V. (1970): Phloem mobility of magnesium; *Plant Physiology* 46: 50-52
- STOEPLER, M. (1985): Cadmium-Bestimmung in biologischem und Umweltmaterial; in: FRESENIUS, W. et al. (ed.): Analytiker-Taschenbuch Bd. 5, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 199-216.
- STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H. & SCHIMPER, A.F.W. [Begr.] (1991): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York
- TANNER, E.V.J. (1985): Jamaican montane forests: Nutrient capital and cost of growth; *Journal of Ecology* 73: 553-568

- TUKEY, H.B.Jr. (1970): The leaching of substances from plants, *Annual Review of Plant Physiology* 21: 305-324
- VARGAS, G. (1991): Algunas consideraciones geográficas y ecológicas de la Cuenca del Río San Lorenzo, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. In: ORTIZ, V.: Memoria de Investigación Reserva Forestal de San Ramón
- VITOUSEK, P.M. & SANFORD, R.L.Jr. (1986): Nutrient cycling in moist tropical forest; *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 17: 137-167
- WALLAND, A. & KINZEL, H. (1966): Über die Zusammensetzung der Zellsäfte bei Archegoniaten ; *Flora* 156: 597-633
- WELZ, B. (1983): Atomabsorptionsspektrometrie; 3. Auflage, Verlag Chemie Weinheim.
- WETZEL, K. (1938): Chemie und Stoffwechsel. In: VERDOORN, F.R.: Manual of Pteridology, Martinus Nyhoff, The Hague
- WINKLER, S. (1980): Einführung in die Pflanzenökologie; UTB, Fischer Verlag, Stuttgart, New York
- ZIECHMANN, W. & MÜLLER-WEGENER, U. (1990): Bodenchemie, BI Wissenschaftsverlag Mannheim/Wien/Zürich

A. Anhang

Tab. A-1:	Standorte, Stammhöhen, Stammumfänge und Wedelanzahl der einzelnen Individuen	A3, A4
Tab. A-2:	Meßkonditionen für die Bestimmung der Elemente Ca, K, Mg, Mn und Zn mittels AAS	A5
Tab. A-3:	Temperatur und relative Luftfeuchte im Sekundärbereich	A6
Tab. A-4:	Temperatur und relative Luftfeuchte am Nordhang	A6
Tab. A-5:	Gehalte austauschbarer Kationen und pH-Werte im Bodenprofil	A6
Tab. A-6:	Calciumkonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte	A7, A8
Tab. A-7:	Kaliumkonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte	A9, A10
Tab. A-8:	Magnesiumkonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte	A11, A12
Tab. A-9:	Mangankonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte	A13, A14
Tab. A-10:	Zinkkonzentrationen in den Bodenproben der Baumfarne	A15, A16
Tab. A-11:	Calciumkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne	A17, A18
Tab. A-12:	Kaliumkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne	A19, A20
Tab. A-13:	Magnesiumkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne	A21, A22
Tab. A-14:	Mangankonzentrationen in den Blättern der Baumfarne	A23, A24
Tab. A-15:	Zinkkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne	A25, A26

- Tab. A-16:** Durchschnittliche Konzentrationen der austauschbaren Kationen im Boden der Untersuchungsflächen J, T und S A27
- Tab. A-17:** Durchschnittliche Konzentrationen der austauschbaren Kationen im Boden der Farnstandorte A27

Tab. A-1: Standorte, Stammhöhen, Stammumfänge und Wedelanzahl der einzelnen Individuen (*: zu Beginn der Untersuchung erhobene Daten; BA : Blattanlagen)

Tab. A-1a: Sekundärbereich:

	Art	Höhenlage [m NN]	Stammhöhe* [m]	Stamm- umfang* [cm]	Wedel- anzahl*
S1	<i>C. trichiata</i>	890	3,70	33	17
S2	<i>C. delgadii</i>	890	3,40	20	13
S3	<i>C. trichiata</i>	890	2,55	31	12
S4	<i>C. trichiata</i>	900	3,10	30	10+2BA
S5	<i>C. delgadii</i>	910	3,40	20	14
S6	<i>C. delgadii</i>	910	1,40	28	†1+1BA
S7	<i>C. delgadii</i>	910	2,40	17	10+1BA
S8	<i>C. delgadii</i>	910	1,60	37	10+2BA
S9	<i>C. trichiata</i>	920	1,40	26	10+3BA
S10	<i>C. trichiata</i>	930	1,05	27	5+1BA

Tab. A-1b: Nordhang:

	Art	Höhenlage [m NN]	Stammhöhe* [m]	Stamm- umfang* [cm]	Wedel- anzahl*
T2	<i>C. nigripes</i>	982	2,75	21	7
T3	<i>C. nigripes</i>	1.013	1,60	27	6
T4	<i>D. gigantea</i>	1.040	2,90	37	11
T6	<i>A. polystichoides</i>	1.110	2,05	20	5
T9	<i>A. polystichoides</i>	1.160	3,20	31	9
T10	<i>D. gigantea</i>	1.230	3,40	43	9
T12	<i>C. nigripes</i>	1.080	2,80	26	5
T14	<i>C. pinnula</i>	1.079	2,00	25	8
T15	<i>C. pinnula</i>	1.035	1,80	17	10
T17	<i>C. pinnula</i>	950	2,30	11	9+1BA
T18	<i>D. gigantea</i>	1.013	1,85	35	11
T19	<i>D. gigantea</i>	1.040	3,10	37	14
T20	<i>A. polystichoides</i>	890	2,35	27	9

Tab. A-1c: Südhang

	Art	Höhenlage [m NN]	Stammhöhe* [m]	Stamm- umfang* [cm]	Wedel- anzahl*
J1	<i>A. polystichoides</i>	910	2,45	27	5
J2	<i>A. polystichoides</i>	910	3,00	35	6
J3	<i>A. polystichoides</i>	910	3,50	25	7
J4	<i>C. nigripes</i>	990	2,60	27	6
J5	<i>C. nigripes</i>	990	3,30	28	8
J6	<i>C. nigripes</i>	970	1,90	25	6
J7	<i>C. delgadii</i>	970	1,50	20	4
J8	<i>C. delgadii</i>	960	1,85	16	5
J9	<i>C. pinnula</i>	960	0,45	17	5+1BA
J10	<i>C. pinnula</i>	950	1,15	13	9
J11	<i>C. pinnula</i>	950	1,40	13	5

Tab. A-1 Meßkonditionen für die Bestimmung der Elemente K, Mg, Ca, Na, Mn und Zn (*: in Klammern sind die durchschnittlichen Extinktionen angegeben) (verändert nach HEINRICHS, KÖNIG & SCHULTZ, 1986)

	Kalium	Magnesium	Calcium	Natrium	Mangan	Zink
AAS-Gerätetyp	PE 380	PE 380	PE 5100	PE 380	PE 380	PE 380
Wellenlänge nm	766,5	285,2	422,7	589	279	213,9
Spaltbreite nm	2	0,7	0,7	0,7	0,2	0,7
Stromstärke (mA)	12	30	30	12	30	
Meßzeit (sec)	2	2	2	2	2	2
Gasgemisch	Acetylen/Luft	Acetylen/Luft	Acetylen/ Lachgas	Acetylen/Luft	Acetylen/Luft	Acetylen/Luft
Brennerkopf	1-Schlitz	1 Schlitz	Lachgas- brenner	1-Schlitz	1-Schlitz	1-Schlitz
Meßbereich (mg/l)	0,05 - 2,0	0,05-0,5	0,1-5,0	0,05 -1,0	0,5-2,0	0,02-2,0
Standards (mg/l)	2,0 (0,400)*	0,5 (0,435)*	5,0 (0,250)*	1,0 (0,380)*	2,0 (0,180)*	2,0
Probenzusätze	CsCl-Lösung	La(NO ₃) ³ -Lsg.	La(NO ₃) ³ -Lsg.	CsCl-Lösung		
Menge der Zusatzlösung.	1 ml/50 ml	0,5ml/50 ml	0,5ml/50 ml	1 ml/50 ml		

Tab. A-3: Temperatur und relative Luftfeuchte im Sekundärbereich (910 m NN)

	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März	April
Temperatur (°C)	20,3	19,9	19,9	19,9	20,9	22,9
RLF (%)	99	100	99	93	90	97
RLF min. (%)	80	92	80	53	50	55

Tab. A-4 : Temperatur und relative Luftfeuchte am Nordhang (1.040 m NN)

	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	März	April
Temperatur (°C)	18,8	18,9	18,7	18,6	19,8	20,6
RLF (%)	100	100	100	98	97	100
RLF min. (%)	95	90	95	75	60	79

Tab. A-5: Gehalte austauschbarer Kationen und pH-Werte im Bodenprofil

	>1-15 cm	>15-60 cm	>60-100 cm
Ca (mmol/kg TS)	2,53	1,87	7,49
K (mmol/kg TS)	2,07	0,40	0,43
Mg (mmol/kg TS)	0,94	0,34	1,64
Na (mmol/kg TS)	1,31	0,98	2,45
Mn (mmol/kg TS)	0,12	0,18	0,07
Zn (mmol/g TS)	4,35	<3,2	<3,2
pH _{KCl}	4,4	4,9	4,4

Tab. A-6: Calciumkonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte in mmol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probennahmeterminen)

Tab. A-6a: *Alsophila polystichoides*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	9,39	0,33	10,17	0,38	9,68	0,12
J2	7,94	0,30	8,17	0,36	8,46	0,34
J3	5,97	0,01	10,00	0,28	9,01	0,01
T6	2,73	0,01	3,14	0,06	3,83	0,14
T9	3,32	0,10	4,44	0,09	5,77	0,08
T20	16,23	0,37	16,22	0,01	20,11	0,64

Tab. A-6b: *Cyathea delgadit*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	2,19	0,03	2,50	0,03	3,20	0,07
J8	2,76	0,14	2,90	0,13	3,30	0,01
S2	21,28	0,69	16,07	0,63	19,64	0,39
S5	12,43	0,56	17,91	0,18	25,35	0,76
S6	8,78	0,11	7,44	0,15	8,47	0,37
S7	15,79	0,64	9,71	0,16	13,18	0,38
S8	4,30	0,05	6,51	0,10	7,17	0,04

Tab. A-6c: *Cyathea nigripes*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	3,71	0,26	3,60	0,07	4,42	0,12
J5	1,84	0,05	2,70	0,02	2,29	0,08
J6	5,62	0,00	6,85	0,26	4,49	0,01
T2	3,07	0,02	2,79	0,08	2,76	0,12
T3	4,57	0,19	7,24	0,09	4,08	0,08
T12	6,83	0,01	10,41	0,02	10,14	0,13

Tab. A-6d: *Cyathea pinnula*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	2,67	0,07	3,13	0,05	3,21	0,14
J10	4,12	0,03	2,37	0,10	3,68	0,18
J11	6,27	0,24	5,40	0,26	4,62	0,01
T14	6,44	0,16	9,70	0,29	11,04	0,06
T15	4,74	0,08	4,10	0,04	4,67	0,18
T17	3,01	0,13	3,80	0,07	2,85	0,04

Tab. A-6e: *Cyathea trichata*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	9,05	0,27	8,01	0,33	12,00	0,55
S3	4,95	0,20	4,89	0,23	5,48	0,23
S4	7,71	0,24	12,88	0,31	10,62	0,07
S9	7,41	0,08	5,88	0,16	6,62	0,07
S10	6,67	0,31	8,67	0,37	7,85	0,22

Tab. A-6f: *Dicksonia gigantea*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	5,64	0,19	6,76	0,23	6,76	0,10
T10	2,61	0,10	3,59	0,09	4,28	0,17
T18	4,57	0,19	7,24	0,09	4,08	0,08
T19	4,37	0,03	3,70	0,10	5,19	0,07

Tab. A- 7: Kaliumkonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte in mmol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probennahmeterminale)

Tab. A-7a: *Alsophila polystichoides*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	3,30	0,06	4,39	0,06	3,21	0,10
J2	5,07	0,10	5,10	0,16	6,92	0,04
J3	5,07	0,08	7,95	0,06	6,84	0,25
T6	2,40	0,02	3,64	0,02	3,29	0,05
T9	2,76	0,07	2,64	0,05	3,30	0,03
T20	3,61	0,11	2,75	0,04	4,23	0,03

Tab. A-7b: *Cyathea delgadli*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	1,38	0,01	1,58	0,01	1,99	0,03
J8	1,45	0,02	1,72	0,05	1,77	0,02
S2	1,62	0,06	1,56	0,01	1,93	0,04
S5	1,30	0,03	1,62	0,05	1,71	0,01
S6	1,51	0,02	1,67	0,00	1,46	0,05
S7	2,21	0,06	1,81	0,04	2,56	0,08
S8	1,42	0,05	2,00	0,08	1,74	0,05

Tab. A-7c: *Cyathea nigripes*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	1,29	0,03	1,38	0,01	1,97	0,03
J5	1,20	0,01	2,29	0,02	1,91	0,03
J6	2,07	0,09	2,10	0,06	1,70	0,06
T2	1,75	0,01	1,54	0,06	1,67	0,02
T3	1,47	0,00	1,87	0,04	1,58	0,06
T12	1,70	0,04	2,22	0,04	3,02	0,03

Tab. A-7d: *Cyathea pinnula*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	1,54	0,03	1,49	0,06	1,67	0,00
J10	1,20	0,03	0,98	0,02	1,63	0,02
J11	1,36	0,06	1,41	0,01	1,56	0,01
T14	2,75	0,02	3,71	0,01	3,63	0,11
T15	2,75	0,05	3,00	0,00	2,70	0,05
T17	1,23	0,04	1,39	0,01	1,48	0,02

Tab. A-7e: *Cyathea trichata*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	1,56	0,02	2,05	0,07	1,98	0,05
S3	1,05	0,04	1,34	0,05	1,09	0,03
S4	0,98	0,03	1,60	0,01	1,78	0,04
S9	1,66	0,01	1,77	0,05	1,91	0,01
S10	1,62	0,06	1,52	0,01	2,08	0,00

Tab. A-7f: *Dicksonia gigantea*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	1,72	0,01	2,00	0,01	1,46	0,01
T10	1,51	0,06	2,45	0,05	2,08	0,00
T18	1,47	0,00	1,87	0,04	1,58	0,06
T19	3,61	0,11	2,75	0,04	4,23	0,03

Tab. A-8: Magnesiumkonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte in mmol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probennahmeterminen)

Tab. A-8a: *Alsophila polystichoides*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	3,07	0,09	3,51	0,02	3,06	0,00
J2	3,69	0,10	3,81	0,09	4,22	0,01
J3	2,02	0,04	3,32	0,03	2,86	0,01
T6	1,15	0,05	1,35	0,05	1,47	0,06
T9	1,50	0,01	1,75	0,02	2,08	0,02
T20	4,98	0,05	5,26	0,15	6,56	0,18

Tab. A-8b: *Cyathea delgadit*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	0,88	0,03	1,17	0,01	1,59	0,02
J8	1,19	0,02	1,22	0,01	1,56	0,00
S2	4,90	0,05	3,08	0,09	3,39	0,12
S5	1,83	0,03	2,28	0,01	4,02	0,05
S6	1,56	0,02	2,25	0,06	1,90	0,00
S7	2,85	0,04	2,54	0,01	3,00	0,10
S8	1,19	0,00	1,76	0,01	1,75	0,04

Tab. A-8c: *Cyathea nigripes*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	1,30	0,04	1,12	0,04	1,80	0,01
J5	0,98	0,04	1,47	0,06	1,56	0,02
J6	1,42	0,01	2,33	0,09	1,62	0,04
T2	1,08	0,00	0,96	0,01	1,30	0,04
T3	1,12	0,04	1,58	0,01	1,35	0,03
T12	1,92	0,00	2,34	0,01	2,78	0,03

Tab. A-8d: *Cyathea pinnula*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	1,20	0,03	1,64	0,03	1,09	0,03
J10	1,45	0,01	1,39	0,04	1,74	0,02
J11	2,39	0,03	1,97	0,01	2,26	0,03
T14	1,89	0,06	3,75	0,08	4,08	0,07
T15	1,87	0,02	2,18	0,03	2,03	0,04
T17	0,95	0,04	1,03	0,03	1,05	0,04

Tab. A-8e: *Cyathea trichlata*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	2,67	0,05	2,09	0,03	3,01	0,02
S3	1,42	0,01	1,21	0,02	1,16	0,01
S4	2,40	0,05	2,09	0,00	1,83	0,03
S9	2,48	0,08	2,57	0,09	2,31	0,10
S10	1,48	0,05	1,70	0,04	1,37	0,04

Tab. A-8f: *Dicksonia gigantea*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	1,31	0,03	1,55	0,05	1,41	0,00
T10	1,36	0,05	1,86	0,04	1,48	0,04
T18	1,12	0,04	1,58	0,01	1,35	0,03
T19	1,78	0,02	2,00	0,03	2,36	0,06

Tab. A-9: Mangankonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte in mmol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probenahmeterminale)

Tab. A-9a: *Alsophila polystichoides*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	0,802	0,030	1,199	0,005	1,238	0,011
J2	1,184	0,009	1,091	0,004	1,871	0,035
J3	1,030	0,000	1,341	0,019	1,147	0,007
T6	0,441	0,008	0,682	0,021	0,614	0,008
T9	0,276	0,007	0,584	0,013	0,389	0,001
T20	0,419	0,004	0,507	0,007	0,497	0,003

Tab. A-9b: *Cyathea delgadti*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	0,169	0,006	0,129	0,006	0,185	0,008
J8	0,153	0,004	0,139	0,001	0,118	0,003
S2	0,683	0,003	0,713	0,004	0,665	0,009
S5	0,401	0,014	0,452	0,010	0,526	0,021
S6	0,644	0,028	0,637	0,001	0,551	0,026
S7	0,932	0,035	0,744	0,003	0,865	0,027
S8	0,402	0,011	0,302	0,009	0,439	0,020

Tab. A-9c: *Cyathea nigripes*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	0,127	0,002	0,167	0,001	0,165	0,003
J5	0,160	0,002	0,178	0,002	0,176	0,004
J6	0,177	0,002	0,158	0,001	0,211	0,001
T2	0,366	0,010	0,308	0,014	0,480	0,018
T3	0,335	0,008	0,574	0,008	0,416	0,004
T12	0,401	0,011	0,564	0,021	0,523	0,021

Tab. A-9d: *Cyathea pinnula*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	0,172	0,006	0,156	0,004	0,188	0,008
J10	0,121	0,004	0,118	0,004	0,171	0,005
J11	0,222	0,011	0,191	0,003	0,233	0,013
T14	0,308	0,008	0,548	0,001	0,618	0,010
T15	0,264	0,007	0,453	0,017	0,335	0,005
T17	0,257	0,001	0,369	0,011	0,303	0,013

Tab. A-9e: *Cyathea trichiata*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	0,414	0,021	0,353	0,014	0,429	0,006
S3	0,769	0,013	0,615	0,006	0,579	0,014
S4	0,559	0,004	0,557	0,016	0,570	0,005
S9	0,566	0,003	0,485	0,021	0,541	0,005
S10	0,333	0,006	0,348	0,006	0,327	0,013

Tab. A-9f: *Dicksonia gigantea*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	0,196	0,001	0,184	0,003	0,191	0,000
T10	1,005	0,026	0,922	0,028	1,380	0,002
T18	0,335	0,008	0,574	0,008	0,574	0,008
T19	0,154	0,000	0,180	0,008	0,203	0,007

Tab. A-10: Zinkkonzentrationen in den Bodenproben der einzelnen Farnstandorte in mmol/g TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probennahmeterminale); (nn = unterhalb der mittels Flammentechnik bestimmten Nachweisgrenze)

Tab. A-10a: *Alsophila polystichoides*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	4,99	0,64	4,49	1,15	4,27	0,72
J2	5,55	0,22	4,91	1,18	5,34	0,37
J3	4,33	1,01	4,23	0,14	3,69	0,18
T6	4,29	0,57	nn	-	4,27	0,23
T9	nn	-	4,99	0,50	4,33	0,15
T20	3,46	0,01	4,63	0,00	3,93	0,58

Tab. A-10b: *Cyathea delgadit*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	3,76	0,26	4,32	0,39	4,90	0,56
J8	3,52	0,18	nn	-	nn	-
S2	3,29	0,18	5,10	0,34	3,59	0,47
S5	3,67	0,31	nn	-	3,51	0,27
S6	4,27	0,19	4,90	0,25	4,16	0,41
S7	3,87	0,53	nn	-	nn	-
S8	nn	-	nn	-	nn	-

Tab. A-10c: *Cyathea nigripes*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	3,60	0,39	5,90	0,50	5,99	0,61
J5	4,32	0,56	6,32	1,52	4,71	0,40
J6	3,62	0,36	3,79	0,78	3,61	0,288
T2	nn	-	nn	-	nn	-
T3	3,47	0,14	nn	-	3,42	0,32
T12	4,49	1,11	5,58	1,85	3,83	0,22

Tab. A-10d: *Cyathea pinnula*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	nn	-	nn	-	5,82	1,16
J10	6,15	1,34	4,32	0,64	6,93	0,35
J11	3,52	0,38	nn	-	4,06	0,85
T14	3,97	0,07	4,43	0,52	nn	-
T15	3,48	0,54	4,75	0,19	6,97	0,31
T17	4,98	0,38	3,93	0,43	3,42	0,28

Tab. A-10e: *Cyathea trichlata*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	4,78	0,75	6,22	0,58	5,10	0,66
S3	3,52	0,61	nn	-	nn	-
S4	nn	-	nn	-	3,41	0,19
S9	3,99	0,32	3,27	0,51	3,46	0,38
S10	3,59	0,11	3,36	0,71	3,87	0,29

Tab. A-10f: *Dicksonia gigantea*-Standorte

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	3,90	0,11	3,68	0,54	6,52	0,37
T10	nn	-	nn	-	nn	-
T18	3,47	0,14	nn	-	3,42	0,63
T19	4,46	1,18	7,91	0,11	7,49	0,14

Tab. A-11: Calciumkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne in mmol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probenahmetermine)

Tab. A-11a: *Alsophila polystichooides*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	69,96	3,88	81,84	5,59	75,41	1,30
J2	67,76	3,65	88,82	5,01	74,08	3,30
J3	78,16	2,37	78,07	6,64	117,07	10,62
T6	58,46	2,48	50,44	6,03	72,16	3,81
T9	43,16	1,53	43,53	0,69	51,57	2,58
T20	69,68	2,12	95,04	4,99	91,11	3,04

Tab. A-11b: *Cyathea delgadii*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	47,96	2,08	67,02	1,71	66,42	2,87
J8	61,57	0,96	71,54	0,39	85,83	0,75
S2	10,03	0,90	21,91	0,47	30,10	1,42
S5	18,99	1,06	31,78	0,94	30,41	0,64
S6	25,97	0,70	37,87	1,86	46,75	2,35
S7	28,27	0,95	39,15	1,24	43,50	0,92
S8	14,16	0,38	25,30	1,39	30,45	5,99

Tab. A-11c: *Cyathea nigripes*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	54,15	7,24	45,16	1,26	55,54	2,75
J5	62,80	1,59	74,31	7,51	84,07	0,84
J6	42,85	5,35	33,52	3,79	42,40	2,40
T2	40,80	1,25	46,32	6,68	38,91	7,26
T3	39,96	0,95	38,27	5,82	54,12	3,03
T12	68,20	2,92	64,40	4,22	73,36	1,76

Tab. A-11d: *Cyathea plinnula*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	58,68	2,63	70,48	5,85	74,84	0,98
J10	29,40	0,61	52,48	1,72	63,57	2,11
J11	70,12	2,39	68,45	9,98	78,42	3,52
T14	84,71	4,65	86,24	4,65	80,54	4,56
T15	74,63	7,04	69,48	5,14	59,54	2,08
T17	85,07	2,77	91,62	4,80	95,68	5,19

Tab. A-11e: *Cyathea trichiata*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	67,74	1,37	96,67	7,0	167,59	8,67
S3	18,78	1,84	52,42	5,89	75,73	4,90
S4	48,90	4,46	96,92	6,49	116,17	10,24
S9	31,22	3,56	67,23	4,53	28,75*	3,26
S10	46,30	3,38	113,72	9,83	136,84	3,43

Tab. A-11f: *Dicksonia gigantea*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	28,27	0,42	25,16	1,30	25,01	0,92
T10	25,53	0,47	33,33	1,79	10,61*	0,71
T18	21,55	0,84	22,41	0,43	24,62	2,02
T19	33,02	0,50	31,74	1,76	34,64	2,48

*: Die Blattproben stammen von einem anderen als dem markierten Wedel; die Werte wurden daher bei der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Elementkonzentrationen nicht berücksichtigt.

Tab. A-12: Kaliumkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne in mol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probenahmetermine)

Tab. A-12a: *Alsophila polystichoides*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	0,75	0,09	0,61	0,01	0,46	0,02
J2	0,43	0,01	0,34	0,02	0,31	0,02
J3	0,45	0,12	0,43	0,04	0,48	0,04
T6	0,70	0,05	0,52	0,02	0,39	0,04
T9	0,28	0,02	0,31	0,03	0,19	0,04
T20	0,64	0,03	0,50	0,02	0,56	0,02

Tab. A-12b: *Cyathea delgadii*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	0,41	0,01	0,36	0,00	0,32	0,01
J8	0,33	0,00	0,30	0,00	0,24	0,01
S2	0,50	0,08	0,45	0,01	0,45	0,04
S5	0,37	0,04	0,36	0,01	0,40	0,01
S6	0,40	0,01	0,38	0,01	0,28	0,03
S7	0,36	0,01	0,29	0,01	0,28	0,01
S8	0,52	0,02	0,56	0,01	0,49	0,01

Tab. A-12c: *Cyathea nigripes*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	0,17	0,02	0,19	0,00	0,13	0,01
J5	0,51	0,03	0,25	0,02	0,16	0,02
J6	0,17	0,01	0,14	0,01	0,11	0,01
T2	0,41	0,06	0,52	0,02	0,45	0,09
T3	0,24	0,01	0,22	0,02	0,17	0,03
T12	0,85	0,04	0,61	0,03	0,50	0,02

Tab. A-12d: *Cyathea pinnula*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	0,17	0,02	0,13	0,00	0,12	0,00
J10	0,59	0,01	0,40	0,01	0,32	0,01
J11	0,34	0,01	0,28	0,01	0,22	0,01
T14	0,90	0,02	0,80	0,05	0,65	0,02
T15	0,36	0,03	0,38	0,03	0,38	0,03
T17	0,13	0,01	0,12	0,00	0,12	0,00

Tab. A-12e: *Cyathea trichiata*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	0,38	0,02	0,24	0,03	0,52	0,04
S3	0,43	0,03	0,27	0,01	0,24	0,00
S4	0,38	0,02	0,31	0,01	0,25	0,01
S9	0,39	0,02	0,36	0,04	0,49*	0,04
S10	0,28	0,02	0,16	0,02	0,13	0,01

Tab. A-12f: *Dicksonia gigantea*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	0,50	0,03	0,40	0,02	0,40	0,02
T10	0,45	0,03	0,44	0,02	0,63*	0,02
T18	0,39	0,01	0,31	0,01	0,27	0,01
T19	0,31	0,01	0,29	0,02	0,23	0,01

*: Die Blattproben stammen von einem anderen als dem markierten Wedel; die Werte wurden daher bei der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Elementkonzentrationen nicht berücksichtigt.

Tab. A-13: Magnesiumkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne in mol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probenahmetermine)

Tab. A-13a: *Alsophila polystichoides*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	0,153	0,006	0,156	0,004	0,156	0,001
J2	0,139	0,002	0,163	0,004	0,143	0,006
J3	0,147	0,004	0,163	0,005	0,148	0,003
T6	0,137	0,006	0,146	0,004	0,150	0,005
T9	0,139	0,007	0,162	0,005	0,161	0,005
T20	0,159	0,008	0,152	0,002	0,159	0,005

Tab. A-13b: *Cyathea delgadit*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	0,089	0,002	0,109	0,004	0,127	0,005
J8	0,097	0,001	0,108	0,002	0,130	0,003
S2	0,055	0,001	0,043	0,001	0,047	0,002
S5	0,047	0,002	0,044	0,002	0,043	0,002
S6	0,048	0,002	0,057	0,002	0,061	0,001
S7	0,066	0,002	0,074	0,001	0,075	0,003
S8	0,057	0,001	0,055	0,002	0,061	0,003

Tab. A-13c: *Cyathea nigripes*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	0,157	0,004	0,132	0,002	0,165	0,005
J5	0,149	0,001	0,180	0,006	0,190	0,004
J6	0,129	0,004	0,126	0,003	0,128	0,006
T2	0,144	0,003	0,126	0,003	0,124	0,005
T3	0,094	0,001	0,119	0,006	0,132	0,004
T12	0,123	0,001	0,130	0,003	0,138	0,006

Tab. A-13d: *Cyathea pinnula*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	0,161	0,003	0,180	0,008	0,199	0,008
J10	0,118	0,002	0,104	0,002	0,118	0,002
J11	0,145	0,003	0,165	0,003	0,171	0,005
T14	0,139	0,007	0,146	0,004	0,149	0,002
T15	0,148	0,004	0,140	0,004	0,152	0,005
T17	0,167	0,007	0,186	0,005	0,189	0,004

Tab. A-13e: *Cyathea trichlata*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	0,058	0,003	0,065	0,003	0,047	0,001
S3	0,066	0,003	0,079	0,004	0,076	0,002
S4	0,060	0,002	0,083	0,003	0,085	0,002
S10	0,073	0,001	0,113	0,003	0,114	0,004

Tab. A-13f: *Dicksonia gigantea*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	0,135	0,005	0,145	0,004	0,142	0,002
T10	0,085	0,002	0,092	0,003	0,086*	0,004
T18	0,104	0,002	0,099	0,005	0,100	0,005
T19	0,120	0,003	0,118	0,002	0,112	0,004

*: Die Blattproben stammen von einem anderen als dem markierten Wedel; die Werte wurden daher bei der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Elementkonzentrationen nicht berücksichtigt.

Tab. A-14: Mangankonzentrationen in den Blättern der Baumfarne in mmol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probennehmertermine)

Tab. A-14a: *Alsophila polystichoides*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	1,86	0,13	1,99	0,05	1,68	0,11
J2	1,95	0,03	2,55	0,07	2,78	0,04
J3	1,78	0,08	1,99	0,14	2,67	0,37
T6	1,41	0,06	1,08	0,06	1,03	0,01
T9	1,12	0,04	1,39	0,26	1,56	0,05
T20	1,14	0,00	1,33	0,12	1,44	0,11

Tab. A-14b: *Cyathea delgadii*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	2,13	0,11	2,48	0,13	2,32	0,17
J8	3,34	0,08	4,09	0,03	4,88	0,08
S2	0,72	0,10	2,08	0,03	2,94	0,10
S5	0,89	0,08	2,48	0,08	2,11	0,09
S6	0,78	0,02	1,34	0,04	1,87	0,04
S7	1,44	0,06	1,97	0,06	2,31	0,07
S8	0,63	0,05	1,85	0,13	1,86	0,27

Tab. A-14c: *Cyathea nigripes*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	4,05	0,13	4,22	0,13	4,84	0,43
J5	4,31	0,16	6,25	0,29	6,23	0,37
J6	5,12	0,27	4,62	0,49	5,48	0,20
T2	4,81	0,10	5,59	0,12	5,87	0,55
T3	2,68	0,18	3,00	0,09	2,95	0,23
T12	4,02	0,24	4,69	0,13	5,77	0,22

Tab. A-14d: *Cyathea pinnula*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	3,21	0,10	3,64	0,19	4,55	0,14
J10	0,80	0,04	1,24	0,03	1,58	0,06
J11	3,20	0,07	3,78	0,08	4,41	0,20
T14	1,71	0,14	2,12	0,05	2,56	0,07
T15	2,75	0,18	2,39	0,09	2,74	0,08
T17	1,97	0,09	2,24	0,14	2,57	0,19

Tab. A-14e: *Cyathea trichiata*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	0,46	0,03	0,77	0,03	0,98	0,07
S3	0,31	0,04	0,65	0,04	0,85	0,10
S4	0,35	0,03	0,63	0,04	0,91	0,03
S9	0,37	0,15	0,85	0,07	0,52*	0,01
S10	0,50	0,05	0,76	0,02	0,93	0,06

Tab. A-14f: *Dicksonia gigantea*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	1,38	0,04	1,19	0,02	1,21	0,19
T10	2,15	0,11	2,99	0,12	1,36*	0,03
T18	1,06	0,09	0,88	0,03	0,89	0,04
T19	0,99	0,08	0,90	0,06	0,91	0,07

*: Die Blattproben stammen von einem anderen als dem markierten Wedel; die Werte wurden daher bei der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Elementkonzentrationen nicht berücksichtigt.

Tab. A-15: Zinkkonzentrationen in den Blättern der Baumfarne in mmol/kg TS (Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s der drei Parallelaufschlüsse; I, II und III sind die Probenahmetermine)

Tab. A-15a: *Alsophila polystichoides*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J1	0,530	0,013	0,493	0,007	0,503	0,006
J2	0,556	0,005	0,532	0,005	0,572	0,012
J3	0,454	0,018	0,423	0,015	0,491	0,018
T6	0,516	0,017	0,427	0,010	0,540	0,014
T9	0,460	0,002	0,502	0,007	0,470	0,016
T20	0,392	0,008	0,0297	0,004	0,342	0,018

Tab. A-15b: *Cyathea delgadit*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J7	0,526	0,009	0,537	0,016	0,574	0,017
J8	0,442	0,008	0,431	0,006	0,480	0,005
S2	0,653	0,002	0,557	0,016	0,610	0,045
S5	0,603	0,008	0,476	0,023	0,534	0,012
S6	0,421	0,013	0,345	0,008	0,334	0,002
S7	0,444	0,016	0,366	0,011	0,362	0,006
S8	0,377	0,004	0,356	0,011	0,339	0,012

Tab. A-15c: *Cyathea nigripes*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J4	0,507	0,005	0,483	0,006	0,553	0,000
J5	0,541	0,012	0,632	0,021	0,748	0,027
J6	0,635	0,030	0,564	0,016	0,700	0,022
T2	0,499	0,008	0,460	0,011	0,491	0,025
T3	0,533	0,022	0,615	0,031	0,673	0,001
T12	0,530	0,003	0,545	0,009	0,611	0,014

Tab. A-15d: *Cyathea pinnula*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
J9	0,617	0,027	0,540	0,000	0,527	0,008
J10	0,614	0,016	0,651	0,052	0,487	0,016
J11	0,515	0,010	0,625	0,000	0,508	0,012
T14	0,571	0,020	0,562	0,025	0,663	0,032
T15	0,558	0,011	0,549	0,016	0,647	0,024
T17	0,340	0,006	0,387	0,009	0,447	0,012

Tab. A-15e: *Cyathea trichiata*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
S1	0,236	0,007	0,218	0,001	0,252	0,004
S3	0,356	0,008	0,282	0,005	0,292	0,003
S4	0,295	0,011	0,286	0,004	0,303	0,008
S9	0,420	0,013	0,410	0,014	0,409*	0,013
S10	0,281	0,004	0,285	0,011	0,203	0,010

Tab. A-15f: *Dicksonia gigantea*

	I		II		III	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
T4	0,482	0,011	0,477	0,010	0,494	0,025
T10	0,538	0,014	0,500	0,020	0,551*	0,023
T18	0,429	0,009	0,408	0,003	0,435	0,005
T19	0,396	0,008	0,395	0,018	0,398	0,020

*: Die Blattproben stammen von einem anderemals dem markierten Wedel; die Werte wurden daher bei der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Elementkonzentrationen nicht berücksichtigt.

Danksagung

An erster Stelle möchte ich meinen Eltern für ihre Unterstützung danken, ohne die mir weder das Biologiestudium noch der Aufenthalt in Costa Rica möglich gewesen wären.

Prof. Dr. S.-W. Breckle danke ich für die Betreuung der Arbeit sowie für die Ermöglichung an dem tropenökologischen Projekt in Costa Rica mitzuarbeiten.

Weiterhin gilt mein Dank:

- den Mitarbeitern der RB für ihre Bemühungen, uns das Leben im Wald noch angenehmer zu gestalten.
 - Petra Moser für zahlreiche Diskussionen nicht (nur fachlicher Art) in Costa Rica sowie endlosen motivierenden Telefongesprächen.
 - den Mitstreitern der Abteilung Ökologie für die zahlreichen Anregungen und die ständige Diskussionsbereitschaft, insbesondere Carsten Brackhage und Helmut Dalitz.
 - Ingrid Wattenberg und Jens Bittner für die Bereitstellung von Daten.
 - Sylvia Meincke für das kritische Korrekturlesen.
 - meinem Freundeskreis und meinen Mitbewohnern, die während des Zusammenschreibens für den nötigen Ausgleich sorgten, für die unermüdlichen Aufmunterungen.
-

Erklärung

Hiermit versichere ich, daß ich diese Arbeit selbständig verfaßt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.