

GÖTTINGER
BODENKUNDLICHE
BERICHTE

56

Ulrich STEINHARDT

**Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt
eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela**

1979

ISSN 0340 - 4153

Ulrich STEINHARDT

**Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt
eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela**

Göttinger Bodenkundliche Berichte 56, 1-185
(1979)

Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela

1.	Einführung	1
2.	Das montane Waldökosystem im Untersuchungsgebiet	3
2.1	Der Standort als Gesamtkomplex der Einzelfaktoren (Lage - Klima - Topographie - Geologie/Standortsgliederung	3
2.2	Vegetation	5
2.3	Die Böden	5
3.	Forschungsansatz und Methodik	8
3.1	Grundlagen der Ökosystemanalyse - Kompartimentierung und Flußmessung	8
3.2	Biomassenermittlung	11
3.3	Probenahme und Methodik der chemischen Untersuchungen für Inventur und Flußbilanz (Dynamik)	13
3.3.1	Bodenuntersuchungen	13
3.3.2	Vegetationsproben (Inventur) und Streuproben (Dynamik)	14
3.3.3	Wasseruntersuchungen	16
3.3.3.1	Wassermessungen im Gelände	16
3.3.3.2	Analytik der Wasserproben	20
3.3.3.2.1	Analytische Verfahren	20
3.3.3.2.2	Systematische Fehler	21
3.3.3.2.3	Zufällige Fehler	22
3.3.3.2.4	Zuverlässigkeit der Daten	23
3.4.	Bodenphysikalische Untersuchungen	23
3.5.	Vorratsermittlung (Inventur) und Bestimmung der Flußgrößen (Dynamik)	24
3.6	Statistische Auswertung	26
4.	Bodenchemische Charakterisierung der Böden des Untersuchungsgebietes	28
4.1	pH-Werte	28
4.2	Kohlenstoff und Stickstoff	28
4.3	Gesamtposphat und Phosphatformen	33
4.4	Austauschbare Kationen	34
4.5	Gleichgewichtsbodenlösung	34

4.5.1	Allgemeines	34
4.5.2	Äquivalentverhältnisse	35
4.5.3	Gapon-Koeffizienten	37
4.5.4	Schoffield'sche Potentiale	37
4.6	Repräsentanz der P 3 für das Ökosystem und Signifikanz der Unterschiede zwischen den Standortstypen	40
5.	Bioelement-Inventur	45
5.1	Vorräte und Struktur der organischen Trockenmasse im Ökosystem	45
5.2	Bioelemente in der Vegetation (Darstellung und vergleichende Diskussion)	49
5.2.1	Konzentrationen	49
5.2.2	Vorräte	57
5.3	Bioelemente in der Humusaufgabe und im Mineralboden	57
5.3.1	Konzentrationen	57
5.3.2	Vorräte	61
5.3.3	Statistische Auswertung der Vorräte	63
5.4	Unterschiede zwischen den Standortstypen	63
5.5	Repräsentanz der Parzellen P 1 und P 3 für das Ökosystem	65
6.	Bioelement-Flüsse	68
6.1	Bioelement-Flüsse über die organische Substanz	68
6.1.1	Streufall	68
6.1.1.1	Jahresgang der Streumenge	68
6.1.1.2	Jahresmenge und Jahresgang der Bioelement-flüsse mit der Streu	72
6.1.1.3	Vergleich mit anderen Daten auf den Tropen	75
6.1.2	Streuzersatz	77
6.1.2.1	Abbau der Blattstreu	77
6.1.2.2	Abbau der Zweige	81
6.1.2.3	Gesamt-Streuabbau und Vergleich mit anderen Untersuchungen	81
6.1.3	Zuwachs und Absterben von Bäumen, Abbau von Wurzelstöcken und Stammholz, Wurzelzersatz	84
6.2	Bioelement-Flüsse über das Transportmedium Wasser	86
6.2.1	Die Wasserbilanz als Eingangsgröße der Bioelement-Fluß-Bilanz	86

6.2.1.1	Beurteilung der einzelnen Wasserbilanz- komponenten	86
6.2.1.1.1	Freilandniederschlag	86
6.2.1.1.2	Wasserflüsse im Bestand	90
6.2.1.1.3	Wasserflüsse im Boden	94
6.2.1.2	Wasserbilanzansatz und Evapotranspiration	101
6.2.2	Bioelement-Konzentrationen in den Wasserflüssen	108
6.2.2.1	Vergleich der Konzentrationen zwischen Flüssen im Ökosystem	108
6.2.2.2	Einfluß der Epiphyten auf den Stammablauf	110
6.2.2.3	Jahresgang der Konzentrationen	112
6.2.3	Höhe der Bioelement-Flüsse mit dem Wasser	115
6.2.4	Die Aufnahme des Bestandes	117
7.	Beurteilung der einzelnen Modell- und Bilanzansätze	119
7.1	Kenngrößen für die Beurteilung von Ökosystemen	119
7.2	Stickstoff	121
7.3	Phosphor	124
7.4	Aluminium	124
7.5	Kalium	128
7.6	Calcium	128
7.7	Magnesium	131
7.8	Natrium	131
7.9	Mangan und Eisen	133
8.	Auswirkungen eines Kahlschlages	136
8.1	Änderungen im Wasserhaushalt	136
8.1.1	Unterschiede in der Wasserbilanz zwischen Naturwald (P 3) und Kahlschlag (P 1)	136
8.1.2	Unterschiede in der Saugspannung des Bodenwassers zwischen Naturwald (P 3) und Kahlschlag (P 1)	142
8.2	Änderungen im Bodenchemismus	147
8.3	Unterschiede im Streuabbau zwischen Naturwald (P 3) und Kahlschlag (P 1)	149
8.4	Unterschiede in den Bioelement-Flüssen im Boden	152
8.5	Änderungen der Bioelement-Vorräte	154
8.5.1	Unterschiede zwischen den Bioelement- Vorräten in P 3 und P 1	154
8.5.2	Langfristige Auswirkungen	158
9.	Schlußbetrachtung	161

Verzeichnis der Abbildungen im Text:

	Seite
Abb. 1: Lage des Projektgebietes	4
2: Klimadiagramm für San Eusebio	4
3: Modellansatz des Bioelementhaushalts	7
4: Probenahmeschema	12
5: Unterschiede zwischen verschiedenen Regenmessern	17
6: Installationen zur Messung der Wasserflüsse in der P 3	18
7: Bodenchemische Kennwerte	29
8: Organische Trockenmasse der 13 Aufnahmeparzellen	43
9: Organische Trockenmasse verschiedener Tropenwälder	46
10. Bioelementvorräte verschiedener Tropenwälder	58 x)
11. Streufall	69
12: Bilanz der Bioelementflüsse im absterbenden Blatt	73
13: Abbaukurven der Streuproben	78
14: Niederschlagsmengen	86
15. Bestandesniederschlag	89
16: Unterschiede im Stammablauf zwischen gereinigten und ungereinigten Stämmen	93
17: Interception	93
18: Bodenwasser I	95
19: Bodenwasservorratsänderung	98
20: pF-Kurven der Naturwaldparzelle	98
21: Wasserbilanzansatz	100
22: Evapotranspiration	104
23: Änderung der Bioelementkonzentrationen bei der Passage des Wassers durch das Ökosystem	106
24: Abhängigkeit der Konzentrationen im Stammablauf von der Stammstärke	111
25: N-Modell	122
26: P-Modell	123
27: Al-Modell	125
28: K-Modell	127
29: Ca-Modell	129
30: Mg-Modell	130
31: Na-Modell	132
32: Mn-Modell	134
33: Fe-Modell	135
34: Saugspannungen im Boden (Jahr)	143 x)
35: Saugspannungen im Boden (Februar)	145 x)
36: Saugspannungen im Boden (Mai)	146 x)

Verzeichnis der Tabellen im Text:

	Seite
Tab. 1: Angaben zur Meßgenauigkeit	22
2: Umfang des Datenmaterials für die statistische Auswertung	25
3: Bodenchemische Kennwerte verschiedener tropischer Waldböden	30 ^{x)}
4: Äquivalentverhältnisse	36
5: Gaponkoeffizienten des Eisens	36
6: Matrix der Gaponkoeffizienten	38
7: Spaltensummen der R.T.ln...	39
8: Spaltensummen der R.T.ln pNH ₄	39
9: Bodenchemische Merkmale, bei denen Unterschiede zwischen den Standortstypen feststellbar waren	42
10: Organische Trockenmasse der 13 Aufnahmezellen	44
11: Organische Trockenmasse verschiedener Tropenwälder	47
12: Struktur der Biomasse	48
13: 'Dynamische' Biomassefraktionen	51
14: C-Vorräte in den Tiefen	50
15: Bioelementkonzentrationen in der Vegetation I	52
16: Bioelementkonzentrationen in der Vegetation II	54
17: Bioelement-Vorräte im Ökosystem	55
18: Struktur der Bioelementvorräte im Bestand und im Totholz	56
19: Bioelementvorräte in verschiedenen Tropenwälder	59 ^{x)}
20: Bioelementkonzentrationen in Humusaufgabe und Mineralboden	60
21: Struktur der Bioelementvorräte im Boden	62
22: Unterschiede in den Vorräten zwischen den Standortstypen	64
23: Abweichungen der Bioelementvorräte der P 1 und der P 3 vom Mittel	66
24: Stofftransporte mit der Streu	70
25: Umsatzraten der Streu	73
26: Stofftransport mit der Streu in verschiedenen Tropenwäldern	76 ^{x)}
27: Auswaschungs- und Anreicherungstendenzen beim Streuabbau	80
28: Streuabbau in verschiedenen Tropenwäldern	82
29: Bioelementfluß mit dem Totholz	84
30: Wurzelersatz	86
31: Einfluß der Stammstärke auf den Stammbau	91
32: Vorratsänderung im Bodenwasser	99
33: Strahlungsbilanz für San Eusebio	102
34: Bioelementkonzentrationen in den Wasserflüssen	107
35: Varianzanalyse der Konzentrationen in Lysimeterkerzen und -platten	109
36: Unterschied zwischen den Konzentrationen im Stammbau gereinigter und ungereinigter Stämme	112
37: Korrelationen zwischen Wassermenge und Konzentrationen	114
38: Bioelementtransport mit den Wasserflüssen	116 ^{x)}
39: Berechnung der Aufnahme des Bestandes	118
40: Kenngrößen zum Bioelementhaushalt	120

	Seite
Tab.41: pH-Werte und Al-Konzentrationen in Bodenwässern	126
42: Energiebilanz für P1 und P3	138
43: Wasserbilanz für P1 und P3	140
44: Signifikanzmatrix der bodenchemischen Unterschiede P1 1973 - 1974	148
45: Vergleich der durchschnittlichen Konzentrationen in den Wasserflüssen	153
46: Vergleich der Outputs	153
47: C-, N- und P-Vorräte in der P1	155
48: Vorräte an austauschbaren Kationen in der P1	156
49: Vorräte im Regenerationszyklus	159

x) Die Tabellen wurden aus drucktechnischen Gründen
am Ende des Bandes als Faltblätter eingelegt

1. Einführung

In der Erforschung tropischer Waldökosysteme, die lange Zeit geprägt war durch klimatisch pflanzensoziologische Ansätze, wie den von Holdridge (HOLDRIDGE, 1967), ist der Bioelementhaushalt bisher vernachlässigt worden.

Außerdem mag auch das Konzept des "geschlossenen Nährstoffkreislaufes" (RICHARDS, P.W., 1952), das oft zu sehr generalisiert wurde, mit dazu beigetragen haben, daß die Arbeit von GREENLAND und KOWAL (1960) die häufig zitierte Standardarbeit blieb und daß weitere detaillierte Untersuchungen des Bioelement-Haushaltes¹⁾ unterblieben. So hatten RODIN und BAZILEVICH (1967) Schwierigkeiten, entsprechende Angaben für ihre Zusammenstellung zu finden. Zwar sind in den letzten Jahren mehrere Arbeiten durchgeführt worden (TSUTSUMI et al., 1967; SINGH, 1968; STARK, 1970; ODUM und PIGEON, 1970; LEMÉE, 1975; KLINGE, 1976; FOELSTER et al., 1976; TANNER, 1977; EDWARDS und GRUBB, 1977), jedoch handelt es sich fast immer nur um reine und oft auch nicht vollständige Bioelement-Inventuren. Die dynamischen Komponenten des Haushalts (Input, Output, Flüsse zwischen den Kompartimenten des Ökosystems) fehlen meist. Vereinzelt existieren auch schon Untersuchungen zum Input durch Niederschläge (siehe Kap. 6.2), in größerer Zahl sogar zum Streufall und Streuabbau (siehe Kap. 6.1), aber der Versuch einer umfassenden Darstellung durch eine auf dem Ökosystemkonzept (OVINGTON, 1962) beruhende System-Analyse (WATT, 1966)²⁾ wurde bisher erst bei den Untersuchungen in Panama (GOLLEY et al., 1975) und zum Teil in Puerto Rico (ODUM, und PIGEON, 1970) realisiert, bzw. ist in Venezuela geplant (BRÜNIG et al., 1977).

-
- 1) Bioelemente sind diejenigen chemischen Elemente, die am Stoffhaushalt von Ökosystemen quantitativ wesentlich beteiligt sind (ULRICH und MAYER, 1972)
 - 2) Eine Systemanalyse des Bioelement-Haushaltes von Ökosystemen besteht aus den folgenden vier aufeinander aufbauenden Teilen (ULRICH und MAYER, 1973):
 - a) Inventur der Bioelement-Vorräte in verschiedenen Kompartimenten
 - b) Bilanz der Wasser- und Bioelement-Flüsse
 - c) Entwurf von Modellen
 - d) Anwendung von Simulationstechniken zur Untersuchung möglicher Verhaltensweisen des Systems

Die meisten der bisher untersuchten Ökosysteme sind Tiefland-regenwälder. Nebel- oder Wolkenwälder¹⁾ sind zwar unter dem Aspekt der pflanzensoziologischen Struktur und seiner bioklimatischen Bedingtheit in verschiedenen Ländern schon sehr früh beschrieben worden (SHREVE (1914) und ASPREY und ROBBINS (1953) in Jamaika, GLEASON und COOK (1927) in Puerto Rico, PITTIER (1939) in Venezuela, CARR (1949) in Honduras und MIRANDA und SHARP (1950) in Mexiko). Es liegen bisher aber überhaupt keine Untersuchungen vor aus Projekten, die sich speziell mit dem Bioelement-Haushalt der Nebel- oder Wolkenwälder befassen.

Arbeiten in Jamaika (GRUBB und TANNER, 1976) und in Puerto Rico (ODUM, 1970) erfassen auch Bestände in Lagen mit hoher Wolkendichte und häufiger Nebelbildung. Diese unterscheiden sich aber standörtlich von den Wolkenwäldern Venezuelas (erheblich höhere Niederschläge, andere Böden) und sind auch in der Systematik nicht als eigene Formation ausgeschieden, da die Abgrenzung schwierig ist, weil häufigere Wolkenbildung für alle Bergregenwälder ein durchgehendes aber unterschiedlich stark ausgeprägtes und dadurch differenzierendes Charakteristikum ist (GRUBB und WHITMORE, 1966).

So bot das DFG-Projekt "Standörtliche, waldbauliche und systemanalytische Untersuchungen im Ökosystem des äquatorialen Nebelwaldes in Venezuela" eine Möglichkeit, zu versuchen Lücken zu schließen, indem zum einen der Bioelement-Haushalt des Primärwaldes mit einem bereits erprobten systemanalytischen Ansatz (ULRICH, 1971) beschrieben werden sollte und zum anderen die Auswirkungen eines Kahlschlages auf dieses Ökosystem untersucht werden sollten.

1) Zur Gliederung der montanen Waldgesellschaften siehe HUECK, 1966 und EWEL und MADRIZ, 1968. Die Nomenklaturprobleme behandelt auch HOHEISEL, 1976.

2. Das Montane Waldökosystem im Untersuchungsgebiet

2.1 Der Standort als Gesamtkomplex der Einzelfaktoren

Das Projekt wurde in der Waldreserve "San Eusebio" (La Carbonera), einem Versuchswald der Universidad de los Andes, Mérida, gelegen an einem NO-Hang der Nordkordillere der Sierra de Mérida ($8^{\circ} 37'$ nördl. Breite, $71^{\circ} 21'$ westl. Länge) durchgeführt (siehe Abb. 1). Der Wald bedeckt die Höhenlage von 2200 - 2500 m. Das Klima ist bei Jahresniederschlägen von 1500 mm und einer Jahresmitteltemperatur von $12,6^{\circ} \text{C}$ humid bis perhumid. Jedoch treten abweichend von den langjährigen Mittelwerten in einzelnen Jahren durchaus auch Trockenmonate auf (siehe Abb. 2). Detaillierte Angaben zu Klima und Lage finden sich bei HOHEISEL (1976).

Die topographische Ausformung ist mit ihrem Wechsel von Verebnungen und steilen Stufen vom geologischen Aufbau (schluffig bis tonig verwitternde Kreideformationen im unteren Teil des Gebietes und die tertiäre Formation Mito Juan mit Wechsellagerungen von Tonen und Sandsteinen im oberen Teil) geprägt und durch Einschneidung des Gewässernetzes überformt. Die jüngere Landschaftsgeschichte ist gekennzeichnet durch einen Wechsel von Aktivitäts- und Stabilitätszeiten, so daß die Bodenbildung auf unterschiedlich alten Hangsedimenten über Paleobodenresten stattfand (HETSCH, 1976). Vorherrschend ist jedoch das ältere Hangsediment mit 25 - 50 % Ton, das entweder das ganze Profil einnimmt oder aber wechselnd mächtig über sehr tonigem (> 50 %) Material liegt.

Hetsch entwickelte folgende Modellvorstellung für die Ausbildung verschiedener Standortstypen auf diesen Substraten:

Mit abnehmender Hangneigung und zunehmender Höhe des Stauwasserspiegels nimmt die Mächtigkeit des humosen Oberbodens ab und die hydromorphe Ausprägung der Böden zu. Diesen Standortstypen lassen sich entsprechende Waldtypen zuordnen. Mit zunehmender Hydromorphie des Bodens nehmen die Biomassenparameter ab und Artenzahl und Artenspektrum vermindern sich (HETSCH und HOHEISEL, 1976).

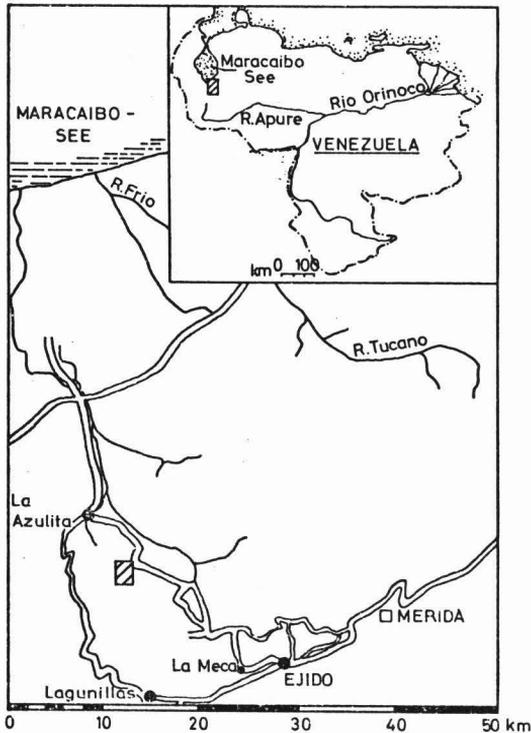


Abb.1 Karte zur geographischen Lage des Untersuchungsgebietes nach HOHEISEL, 1976

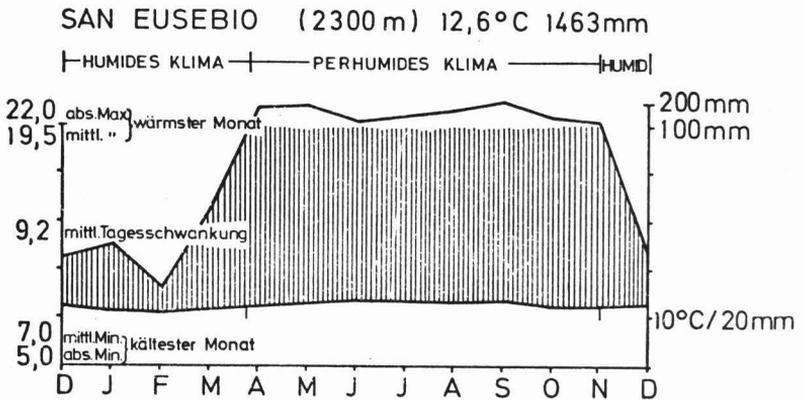


Abb.2 Klimadiagramm nach Walter und Lieth aus HOHEISEL 1976

2.2 Vegetation

Der aufstockende Wolkenwald kann insgesamt trotz geringer einzelstammweiser Exploitations-Eingriffe noch als Primärwald angesehen werden. Die Gesamtfläche ist sehr heterogen; hohe, starke, stammzahlarme und reich gegliederte Bestände an den Hängen wechseln kleinflächig mit stammzahlreichen aber artenarmen, kleinkronigen, fast einschichtigen Beständen auf Rücken und Verebnungen. Die Bestände sind plenterwaldartig aufgebaut. Die wirtschaftlich bedeutendste Baumart ist Podocarpus rospigliosii, die aber nur auf bestimmten günstigen Standorten dominiert. Einige der häufigsten Arten sind Mortiño rosado (Graffenrieda latifolia), Saysay (Weinmannia Jahni), Surure (Myrcia sp.), Platanillo (Myrcia fallax), Tetajira (Eschweilera monosperma), Laurel curo (Beilschmiedia sulcata). Die untersuchten Flächen lassen sich dem Mischwald- und dem Podocarpus rospigliosii-Typ des unteren Wolkenwaldes zuordnen (LAMPRECHT, 1958).

Das Bestandesbild ist geprägt von Ephyphyten, vor allem Bromeliaceen, aber auch Orchideen-, Farn- und Moos-Arten, Araceen und Araliaceen und den Luftwurzeln von Clusia multiflora, die hemiepiphytisch aufwächst und dann zum Baumwürger wird, die aber auch als nicht epiphytische Baumart vorkommt. Eine detaillierte Strukturuntersuchung und Waldtypengliederung ist von HOHEISEL (1976) vorgenommen worden.

Entsprechend der Heterogenität der Bestände variiert die Biomasse. Die Ergebnisse sind erst z.T. veröffentlicht (BRUN, 1976).

2.3 Die Böden

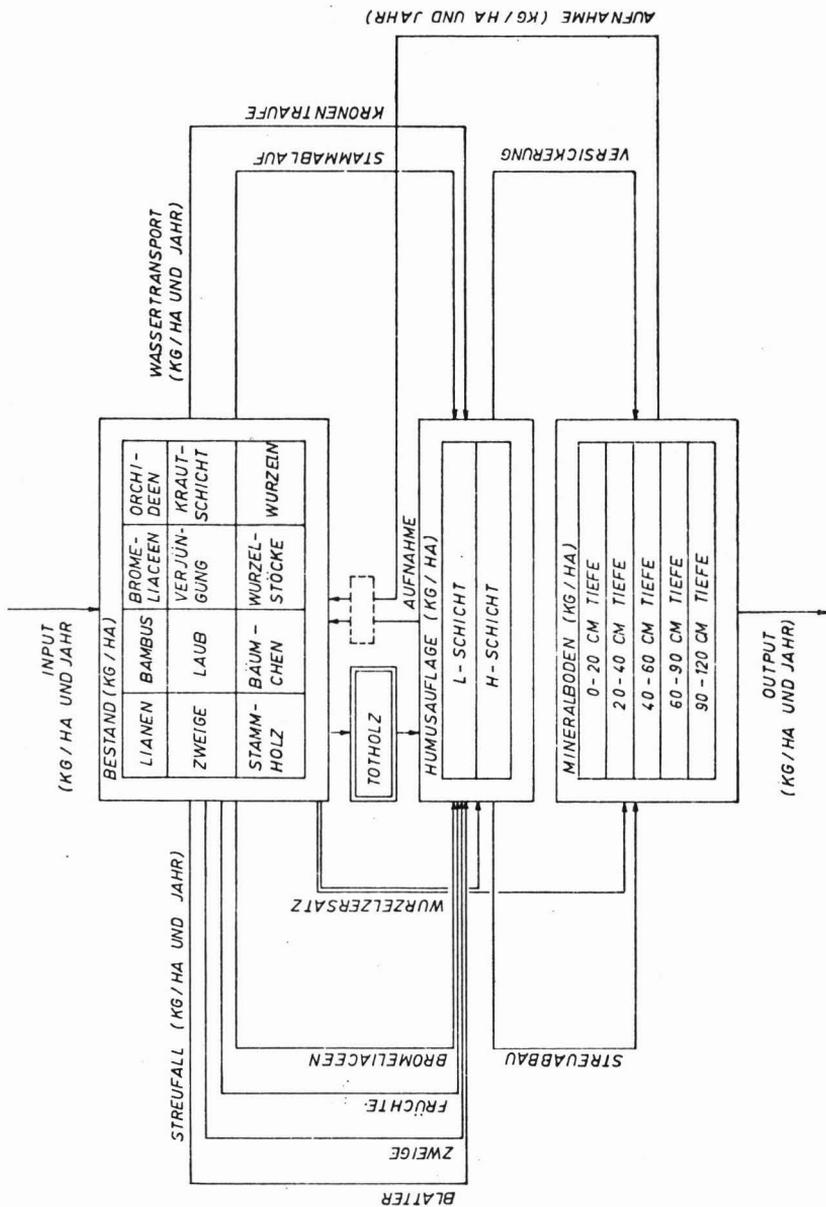
Die Böden können i.a. als Humitropepts (SOIL TAXONOMY, 1975) beschrieben werden, die je nach Grad der Hydromorphie in die oxic- oder aquic-Untergruppe fallen, im Extremfall sogar schon typic Tropaquepts darstellen.

Der A_h-Horizont ist bis zu 20 - 30 cm mächtig, mit sehr schwacher bis deutlich ausgeprägter Bleichungstendenz. Die biolo-

gische Aktivität, ebenso das Gesamtporenvolumen (60 - 70 %), ist sehr hoch, so daß ein krümeliges Subpolyedergefüge ausgebildet wird.

Der B-Horizont, bzw. die Wandlung zum S_w -Horizont ist unterschiedlich deutlich ausgeprägt. Diese Horizonte sind tonreich und haben eine starke Tendenz zur Ausbildung eines Kohärentgefüges sowie einen hohen Feinporenanteil, der durch die abnehmende biologische Aktivität bedingt ist. Genaue Profilbeschreibungen und Angaben über bodenphysikalische Daten (siehe Abb. I u. II im Anhang) finden sich bei HETSCH (1976) (Pedon 2, 3, 4, 5).

ABB.3: MODELL - ANSATZ DES BIOELEMENTHAUSHALTES



3. Forschungsansatz und Methodik

3.1 Grundlagen der Ökosystemanalyse - Kompartimentierung und Flußmessung

Die Analyse eines Ökosystems setzt eine genaue Abgrenzung des Systems und der Teilsysteme (Kompartimente) voraus, wobei Klarheit gewonnen werden muß über das Maß der Übereinstimmung von Meßebene im Gelände mit den Kompartimentgrenzen im Modell. Demnach wird sich die Abgrenzung sehr an den methodischen Möglichkeiten der Messungen orientieren und somit oft etwas willkürlich auf Konvention oder Definition beruhen und die Ausscheidung von Kompartimenten beeinflussen. Die Verhältnisse lassen sich am besten an einem abstrakten Modell des Ökosystems beschreiben (Abb. 3).

Obergrenze des Ökosystems ist die Bestandesoberfläche, eine theoretisch willkürliche Grenze, die nicht in situ direkt erfaßbar ist. Untergrenze ist die gerade noch von Baumwurzeln (Aufnahme) beeinflusste Mineralbodenschicht. Sie wurde hier nach dem Wurzelvorkommen bei 1,20 m angesetzt. Die seitlichen Grenzen sind nicht definiert, da angenommen wird, daß durch sie keine Einwirkungen auf das System stattfinden (Input/Output) oder diese sich gegenseitig ausgleichen. Sicher ist diese Annahme in montanen Ökosystemen mit unterschiedlichen Reliefpositionen grundsätzlich nicht gerechtfertigt. Eine Abgrenzung trifft aber auf große meßtechnische Schwierigkeiten (z.B. Hangwasserzug), und für mittlere Hangpositionen ist diese Annahme auch noch vertretbar. Unter dem Gesichtspunkt des Bioelement-Haushaltes lassen sich sinnvoll drei große Teilsysteme (Bestand, Humusaufgabe und Mineralboden) ausscheiden, wobei die Abgrenzung von Humusaufgabe und Mineralboden normalerweise relativ leicht möglich ist, während "Bestand" alles beinhaltet, was nicht zu diesen beiden Kompartimenten gehört, auch Wurzeln. Als besonderes Kompartiment kann noch das Kompartiment Totholz ausgeschieden werden, da es im Moment des Absterbens zeitweilig einen Sink darstellt, bis es nach seinem Zusammenbruch wieder abgebaut wird.

Die Teilkompartimente im Bestand wurden in Anlehnung an die Biomassenbestimmung durch das Institut für Waldbau (BRUN, 1976) definiert. Zwar können die Beziehungen und Austauschvorgänge zwischen ihnen nicht erfaßt werden, da es sich um komplizierte physiologische Vorgänge handelt, so daß auch keine Bilanzierung zwischen ihnen möglich ist. Trotzdem ist es ökologisch sinnvoll, zumindest bei der Inventur gewissen Teilkompartimente, z.B. Laub, Epiphyten, Holz und Wurzeln zu erfassen, da so Hinweise für kausale Erklärungen der Wirkungen des Bestandes zu erhalten sind.

Ein Kompartiment "Zuwachs", der in jungen Beständen einen Sink darstellt, wurde nicht ausgeschieden, da die Annahme zugrunde gelegt wird, daß sich dieses Ökosystem im Zustand des Fließgleichgewichts befindet, d.h., daß nur soviel zuwächst, wie durch das Absterben einzelner Stämme dem Bestand verloren geht, sich die Gesamtbiomasse des Bestandes aber nicht verändert.

Die Humusaufgabe enthält die Teilkompartimente Streu- (L-) Schicht und H-Schicht. Die H-Schicht stellt im Gelände jedoch keine eigentliche H-Schicht dar. Da die Humusform, i.a. mullartiger Moder, vom Mull bis zum typischen Moder schwankt, ist sie Ausdruck für einen theoretischen Mittelwert aus Flächen, die entweder geringe F- und H-Lagen oder aber ein dickes Paket durchwurzelter H-Schicht aufweisen, wobei der Wurzelfilz derart intensiv und dicht ist, daß er nicht von der Humussubstanz zu trennen ist und somit hohe Wurzelanteile diesen Wert verfälschen.

Der Mineralboden wurde willkürlich bis 60 cm in Straten von 20 cm Mächtigkeit und darunter, - weil nicht mehr mit so starker Differenzierung zu rechnen war -, in Straten von 30 cm eingeteilt. Entsprechend der Verteilung der Wurzelmenen im Boden lassen sich die Straten 1 - 2 (bis 40 cm) zum Teilkompartiment Oberboden und die Straten 3 - 5 (40 - 120 cm) zum Teilkompartiment Unterboden zusammenfassen.

Die dynamischen Komponenten im Ökosystem sind an verschiedene Transportmedien gebunden.

Gasförmiger Transport kann in einigen Fällen, z.B. beim Stickstoff bei hoher Denitrifizierung oder beim Input von gasförmigen SO_2 durch Auslösung aus der Luft (ULRICH et al., 1973), von durchaus erheblicher Bedeutung. Da dieser Fluß im Gelände jedoch nicht meßbar ist, blieb er unberücksichtigt.

In dem Modell wurde davon ausgegangen, daß kein nennenswerter Input oder Output als Feststoff (Erosion, trockene Staubdeposition) erfolgt, so daß In- und Output sowie die nicht an Biomassenumsatz gebundenen Flüsse im Ökosystem über das Wasser erfolgen (rechte Seite des Modells) und den Weg des Wassers durch das Ökosystem beschreiben. Dabei sind Input, Bestandesniederschlag (Kronentraufe und Stammablauf) und Sickerwasser Meßgrößen. Der Oberflächenabfluß ist vernachlässigbar gering (siehe 3.3.3.1). Die Aufnahme ist nicht meßbar und wird daher als Bilanzgröße bestimmt. Dazu wird davon ausgegangen, daß sich der Bestand im stationären Zustand eines Fließgleichgewichts befindet. Die Summe der Inputs in den Bestand muß also der Summe der Outputs aus dem Bestand entsprechen.

Im Modell sind auf der linken Seite die Flüsse dargestellt, die durch den Transport von organischer Substanz erfolgen. Der bedeutendste und i.a. recht gut untersuchte Biomassenfluß ist der vom Bestand zur Humusaufgabe (Streuabfall), dessen Fortsetzung i.w. der Streuab- und Humusaufbau als Fluß von der Humusaufgabe in den Mineralboden darstellt. Für den Fluß der Mineralstoffe ist hierfür jedoch schon keine Angabe zu machen, da bereits in der Humusschicht ein Entzug durch die Aufnahme der Wurzeln erfolgte, dessen Höhe nicht bestimmt werden kann.

Neben diesem ziemlich kontinuierlichen Fluß findet noch ein Biomassenumsatz durch das Absterben und den späteren Abbau von ganzen Einzelbäumen statt (Bestand \rightarrow Totholz \rightarrow Humusaufgabe), der, je geringer die betrachtete Fläche, umso diskontinuierlicher wirkt. Um so größer wird auch der Fehler, wenn man,

von der Annahme ausgehend, daß langfristig und großräumig der Zuwachs im Bestand den Abgang ausgleicht, für diesen Fluß einen kontinuierlichen Jahreswert in Ansatz bringt.

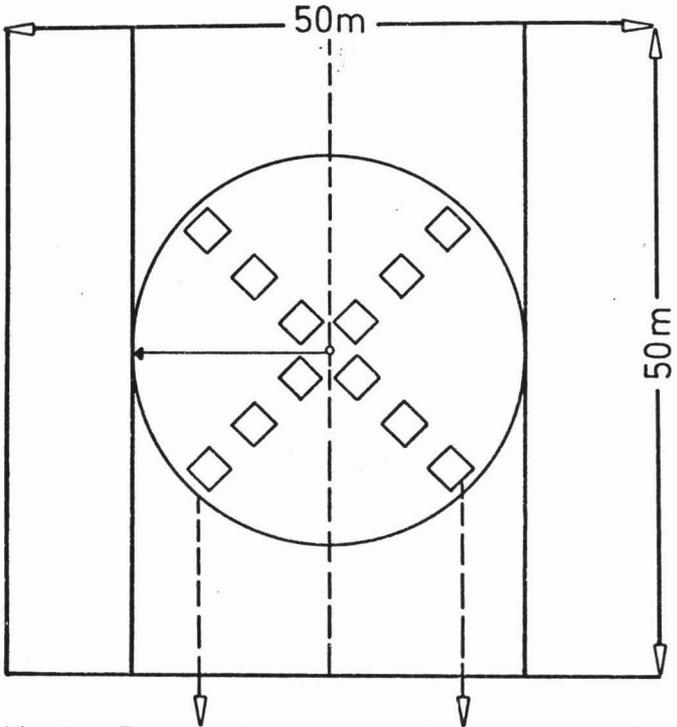
Eine völlige Unbekannte bleibt jedoch die Dynamik der Feinwurzelmasse. Aus methodischen Schwierigkeiten mußte die Erfassung der jährlichen Absterbens- und Neubildungsrate unterbleiben. In der Literatur sind bisher ebenfalls keine Anhaltspunkte für die Periodizität der Feinwurzelmasse in tropischen Wäldern gegeben.*) Da im Untersuchungsgebiet jedoch keine extremen Trockenzeiten vorkommen, kann wohl von einem kontinuierlichen Ersatz der abgestorbenen Feinwurzeln ausgegangen werden. Unter der Annahme des "steady state" auch für den unterirdischen Bestand, entspricht also der Bioelementfreisetzung durch Wurzelersatz eine gleich große Aufnahme zur Erzeugung neuer Feinwurzel-Biomasse, die aber im vorliegenden Modell nicht als Meßgröße erscheint, sondern als Schätzgröße (siehe Kap. 6.1.3), da sie, wenn auch mit Fehlern behaftet, zu bedeutend ist, um ganz vernachlässigt zu werden.

Das Modell der organischen Trockensubstanz (OTM) Biomasse, Humus, Streudynamik) stellt also das Grundgerüst des Modellansatzes für den Bioelement-Haushalt dar, das um die Wasserflüsse erweitert wird.

3.2 Biomassenermittlung

Die Biomasse wurde vom Institut für Waldbau nach dem in Abb.4 dargestellten Aufnahmeschema an 13 Parzellen ermittelt, indem auf den Flächen bestimmte Biomassenparameter gemessen (z.B. Durchmesser) oder geschätzt (z.B. Höhe) wurden, mit denen aus einer Massentafel die Werte für die einzelnen Kompartimente ermittelt wurden (siehe HOHEISEL, 1976 und BRUN, 1976). Die Massentafel wurde auf einer Probestfläche aufgestellt, auf der die gesamte Biomasse durch Vollernte bestimmt wurde. Zu dieser Bestimmung der Biomasse durch Vollernte und zur laufenden Messung der dynamischen Komponenten der Biomasse sowie des

*) Für die Feinwurzelmasse von Grasbrache wurden von (LAUDE-LOUT et al. (1954) sehr hohe Umsatzraten indirekt ermittelt.



Kreis 15m Radius
 Kleine Bäume
 1,31m Höhe - 10cm BHD

Quadrate 2x2m
 Verjüngung
 0-0,3m
 0,31-1,3m

Quadrat: 50x50m
 Große Bäume BHD > 10cm

Abb.4 Schema d. Stichprobenaufnahme
 Aus: Hoheisel (1976)

Bioelementhaushaltes mußten zwei repräsentative Parzellen ausgewählt werden, die auch das Kriterium der "leichten" Zugänglichkeit erfüllten. Die Auswahl erfolgte mangels genauerer Voruntersuchungen an Hand einer groben Vorauswertung der Biomasse-Parameter durch die Mitarbeiter des Instituts für Waldbau, wonach mit Hilfe von aufgenommenen Mikroreliefs von seiten des bodenkundlichen Erscheinungsbildes die Auswahl abgestimmt wurde (siehe 3.5). Ausgewählt wurden als Vollernteparzelle die P 1 und als "Naturwaldparzelle" für die laufenden Untersuchungen die P 3 (siehe 4.6).

3.3 Probenahme und Methodik der chemischen Untersuchungen für Inventur und Flußbilanz (Dynamik)

3.3.1 Bodenuntersuchungen (Inventur)

Die Probenahme für die Bodenuntersuchungen erfolgte in Anlehnung an die Probenahme für die Biomassenbestimmung (siehe: HOHEISEL (1976) und BRUN (1977)) auf den 13 Parzellen der Biomasseninventur (siehe Abb. 4). Dort wurden jeweils auf den sternförmig orientierten 12 Unterflächen nach Ernte des Bodenbewuchses mit Holzrahmen (Oberfläche $0,25 \text{ m}^2$) Proben der Humusauflage (L- und F- bzw. H-Schicht getrennt) gewonnen und schichtenweise mit einem Bohrer bis 120 cm Tiefe Bodenproben entnommen. Aus diesen 12 Einzelproben wurden für alle 7 Tiefen (L-Schicht, H-Schicht, 0-20, 20-40, 40-60, 60-90 und 90-120 cm Bodentiefe) jeweils eine Mischprobe pro Parzelle gebildet.

Aus jeder Mischprobe wurde an einer frischen Probe **G l e i c h g e w i c h t s b o d e n l ö s u n g** gewonnen (FASSBENDER und AHRENS, 1977). In der GBL wurden

pH	mit der Glaselektrode
Na, K, Ca, Mg, Mn	atomabsorptionsspektrometrisch
Al	kolorimetrisch mit Aluminon
Fe	" als Phenanthrolin-Komplex
P	" als Mo-Blau-Komplex

S	kolorimetrisch nach SPANDS-Komplexbildung
Gesamt-N u. $\text{NH}_4\text{-N}$	" als Nitroprussit-NaDTT-Komplex
$\text{NO}_3\text{-N}$	" als Perrhenat-Komplex
und Cl	titrimetrisch

bestimmt (FASSBENDER und AHRENS, 1977).

Anschließend wurden austauschbare Kationen im NH_4Cl -Auszug bestimmt. Die Messung erfolgte für Na, K, Ca Mg, Mn, Al, Fe in gleicher Weise wie in der GBL. Außerdem wurden an getrockneten Proben folgendes Total-Gehalte bestimmt (FASSBENDER und AHRENS, 1977):

C nach Wösthoff

N nach Kjeldahlaufschluß kolorimetrisch als Nitroprussit-NaDTT-Komplex

Gesamt-P nach Säureaufschluß und P-Fraktionierung mit NH_4F (Al-P), NaOCl (Fe-P), H_2SO_4 (Ca-P) und Säureaufschluß.

pH wurde in 0,01 m CaCl_2 mit Glaselektrode gemessen.

In den Humusproben wurde für die Ermittlung der Total-Gehalte nach trockener Veraschung (FASSBENDER und AHRENS, 1977) Si gravimetrisch nach Filtration bestimmt. Im Filtrat wurden die Kationen wie in der GBL bestimmt. N und P wurden in den Proben nach Kjeldahlaufschluß kolorimetrisch bestimmt.

Aus den Meßwerten wurden mit dem institutseigenen BODA-Programm (M. ULRICH, unveröffentlicht) die bodenchemischen Kenndaten (z.B. Äquivalentbrüche, Gapon-Koeffizienten, Schofield'sche Potentiale u.a.) errechnet.

3.3.2 Vegetations- (Inventur) und Streuproben (Dynamik)

Inventur

Die Vegetationsproben wurden wie die Humusproben analysiert. Bei den Proben aus der Vollerntefläche (Parz. 1) wurden für die Kompartimente Laub, Zweige, Stammholz und Wurzelstöcke

die Analysen nach Baumarten getrennt (35 Arten; unterschiedliche Anzahl von Wiederholungen; von Wurzelstöcken nur 30 Proben) durchgeführt. Für die anderen Kompartimente wurden neben Proben aus der P 1 und der P 3 jeweils Mischproben aus dem Material der restlichen 11 Parzellen analysiert.

Dynamik

Streufänger (mit Plastiknetz bespannt Holzrahmen; Auffangfläche $0,8256 \text{ m}^2$) wurden vom Institut für Waldbau jeweils in 12-facher Wiederholung in den Parzellen 2, 3 und 4 auf den Punkten der Probenahme für die Humusaufgabe aufgestellt und zweimal monatlich entleert, um Auswaschungsverluste geringer zu halten. Die Streumenge wurden monatlich, getrennt nach 1. Blattstreu, 2. Zweige, 3. Bromeliaceen und andere Epiphyten und 4. Blüten und Früchte erfaßt. Dabei sind die Angaben für Blüten und Früchte wahrscheinlich zu hoch, da diese schwer von anderen organischen Kleinteilen (kleine Streubruchstücke) zu trennen waren. In diesen Proben wurden die Bioelementkonzentrationen ebenfalls wie in den Humusproben bestimmt.

Zur Erfassung der Umsetzungen in der Streuschicht wurden vier Meßreihen angesetzt. Der Abbau von Blattstreu wurde anhand von Proben von frischen Blättern (gemischt aus den 5 in Kap. 2.2 genannten hauptsächlich auftretenden Arten und geringen Mengen von Pino laso (Podocarpus rospigliosii), Copey (Ternstroemia acrodantha), Canalete (Eugenia sp.), Tampaco (Clusia multiflora) und Bromeliaceen) und der von Reisig an Proben von frischen Zweigen der gleichen Arten bestimmt. In Rahmen von $40 \times 40 \text{ cm}$ Umfang mit einem Boden aus grobmaschigem Plastiknetz, das den Kontakt der Streu mit dem Mineralboden und das Eindringen von Bodentieren (Regenwürmer) ermöglichte, sowie mit einer Abdeckung aus feinmaschigem Plastiknetz, das Kontamination der Proben durch Streufall verhinderte, wurden in je 16facher Wiederholung in etwa gleiche Frischmengen (ca. 250 g Laub $\approx 119 \text{ g TM}$, bzw. ca. 350 g Zweige $\approx 336.5 \text{ g TM}$) exponiert. Alle zwei Monate wurden je zwei Proben entnommen, nach einem Jahr Expositionszeit die jeweils verbleibenden 4 Proben, und es

wurde deren Trockenmasse ermittelt und ihre Bioelementkonzentrationen (wie in den Humusproben). Die Ausgangswerte blieben unberücksichtigt, da es sich um frisches Material aus der Vollernte-Parzelle handelte. Es wurde eine Ausgleichskurve für die Wertfolge ermittelt und aus deren Verlauf die Abbaurate bestimmt. Der Abbau von Stammholz wurde an je drei Stammstücken von Pino aparado (Podocarpus oleifolius), Surure, Saysay, Mortino rosado, Laurel curo, Tetajira und Platanillo untersucht nach einem Jahr Expositionszeit am Boden wurden jeweils die Rohdichte und die Bioelementkonzentrationen (wie in Humusproben) ermittelt (Meßreihe 3). Als Vergleichswerte dienten die Werte aus der Inventur auf der P 1. Der Abbau von Wurzelstöcken wurde an je drei Stöcken derselben Arten auf der P 1 untersucht. Nach einem Jahr wurden volumetrische Bohrsproben entnommen, an denen ebenfalls Rohdichte und Bioelementkonzentrationen ermittelt wurden (Meßreihe 4).

3.3.3 Wasseruntersuchungen (Dynamik)

3.3.3.1 Wassermessungen im Gelände

Freilandniederschlag

Vom Institut für Waldbau wurden Niederschlagsmessungen mit einem Hellmann-Regenschreiber auf der Kahlschlagparzelle (P 1) durchgeführt (HOHEISEL, 1976). Daneben wurden Regenproben für die Bioelementbestimmung in drei Reihen mit je 10 Schumm-Plastikregennessern gewonnen. Die Regenmesser wurden je nach Niederschlagsverhältnissen 1 - 2 Mal wöchentlich und im Mai, sowie Oktober/November, in den Regenzeiten, auch öfter entleert. Die Abb. 5 zeigt einen Vergleich der Hellmann- mit den Schumm-Werten (Sign. X). Die Abweichungen sind in erster Linie darauf zurückzuführen, daß die Entleerungszeitpunkte der Schummgefäße nicht immer genau mit den Monatsgrenzen bei der Auswertung der Hellmann-Streifen zusammenfielen. Da bis auf die Monatsgrenze August/September die Abweichungen nicht so gravierend sind und der Hellmann-Regenschreiber das geläufigere Gerät ist, wurden zur besseren Vergleichbarkeit mit anderen Messungen und weil sie die Möglichkeit zur täglichen Auswertung boten, die Hellmann-Werte zugrunde gelegt. Die Werte

ABB. 5 : REGENMESSUNGEN

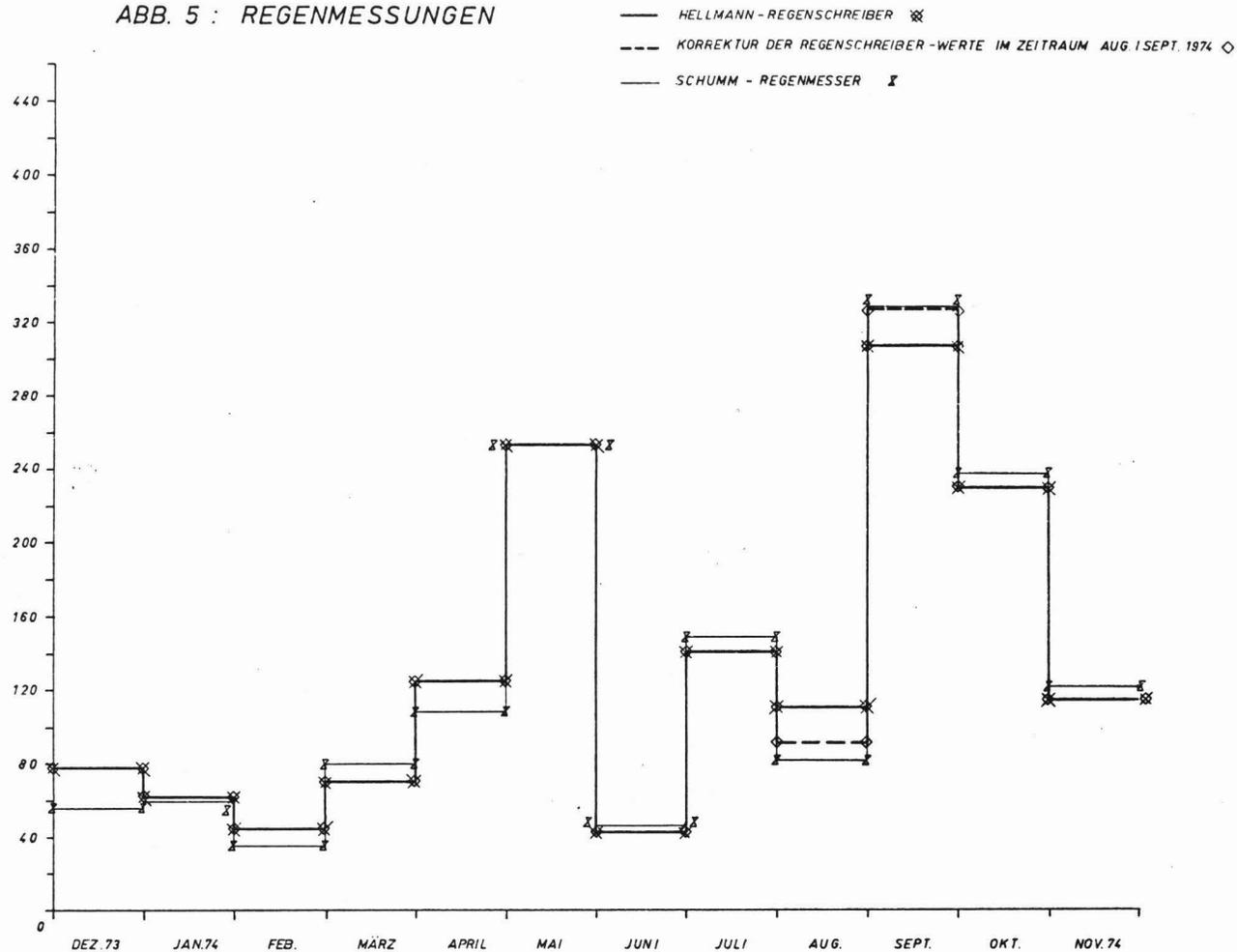
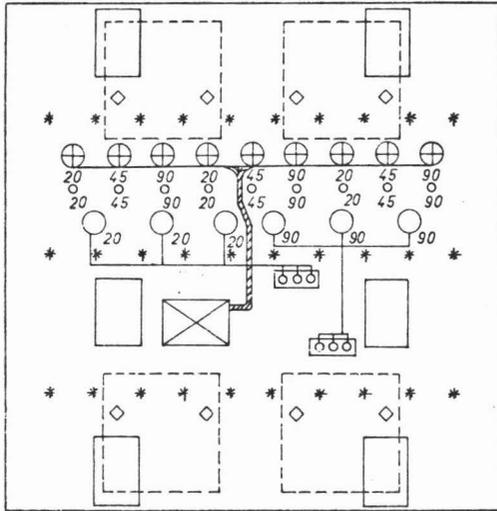


ABB. 6 : SCHEMATISIERTE MEßANORDNUNG ZUR ERFASSUNG DER WASSERFLÜSSE

MEßANORDNUNG AUF DER NATURWALDPARZELLE (P3)



LEGENDE

 UNTERDRUCK- UND SAMMELANLAGE FÜR LYSIMETERKERZEN

 LYSIMETERKERZEN
20 45 90
IN 20 BZW 45 BZW 90
CM TIEFE

 TENSIO-METER
IN 20 BZW 45 BZW 90
CM TIEFE

 LYSIMETER-PLATTEN
IN 20 BZW 90 CM
TIEFE

 UNTERDRUCK- UND SAMMELANLAGE FÜR LYSIMETER-PLATTEN (SIEHE RECHTS)

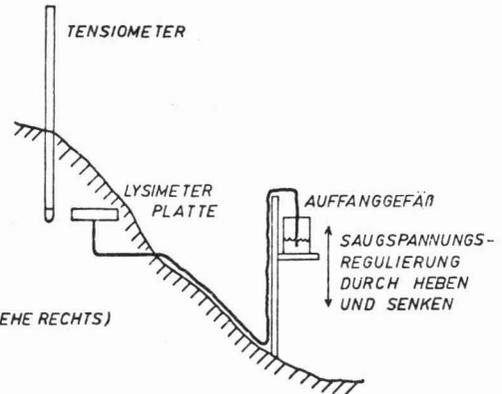
 HUMUS-(TRICHTER-) LYSIMETER

 OBERFLÄCHENABFLUSS-MEßFLÄCHE

 GRENZE DER STAMM-ABLAUFMEßFLÄCHEN

* SCHUMM-REGENMESSER

REGULIERUNG DES UNTERDRUCKS AN LYSIMETER-PLATTEN DURCH „HÄNGENDE WASSERSÄULE“



für August und September wurden jedoch durch Übernahme eines starken Niederschlages aus der Nacht des 31. August in den September korrigiert (Sign \diamond , gestrichelte Linie), da dieser Niederschlag auch die anderen Meßgeräte der Wassermengen beeinflusst hatte. Die korrigierten Hellmann-Werte wurden auch als Regenmenge an der Bestandesoberfläche der P 3 angenommen.

Sonstige Wasserflüsse (s. Abb. 6)

Die Messung der Kronentraufe erfolgte in der Naturwaldparzelle mit 30 Schumm-Regenmessern in gleicher Anordnung wie auf dem Kahlschlag. Der Stammbauflauf wurde in vier Subparzellen der P 3 von 100 m² Größe an allen Stämmen ab 10 cm Brusthöhdurchmesser mit Auffangspiralen erfaßt, die ihn in Sammelgefäße ableiteten. In einer der vier Flächen wurde er, getrennt nach Stärkeklassen, auch an Stämmen unter 10 cm BHD erfaßt (0-5 cm BHD, 5-10 cm BHD, > 10 cm BHD).

Der Oberflächenabfluß wurde an je sechs mit Auffangrinnen abgegrenzten 2 x 5 m großen Flächen gesammelt und in ein Sammelgefäß geleitet. Das Sickerwasser aus der Humusschicht wurde in 8facher Wiederholung in Humuslysimetern (MAYER, 1971) aufgefangen und gemessen.

Das Sickerwasser im Boden wurde in 20 cm Tiefe (Hauptwurzelraum 0-20 cm) und in 90 cm Tiefe (Untere Grenze des Wurzelvorkommens) quantitativ mit Unterdruck-Platten-Lysimetern (MAYER, 1972) in jeweils 3facher Wiederholung gemessen. Zwar kamen auch unterhalb 90 cm noch ganz vereinzelt Wurzeln vor. Der Einbau der Platten in 120 cm Tiefe hätte jedoch zu großen Aufwand für die Unterdruckregulierung erfordert (zu lange Leitungswege, um an dem flachen Hang wieder auf das gleiche Niveau zu kommen). Die Unterdruckregulierung erfolgte anhand von Tensiometerablesungen (3 Wiederholungen in jeder Tiefe) zweimal wöchentlich über eine 'hängende Wassersäule'. Die Werte aus 90 cm Tiefe wurden als Werte an der Output-Ebene angenommen. Daneben wurden in 20 cm (Untere Grenze des Hauptwurzelraums), 45 cm (Untere Grenze der Intensivwurzelzone) und

90 cm Tiefe (als Output-Ebene angenommen) Sickerwasser mit Lysimeterkerzen entnommen (CZERATZKI, 1971), die permanent unter einem höheren Unterdruck standen als die im Boden herrschende Saugspannung.

Die Änderungen im Vorrat des Bodenwassers wurden mit pF-Kurven bestimmt, die von HETSCH (1976) an Stechzylinderproben der Böden ermittelt wurden, indem für die gemessenen Wasserspannungen im Boden die Wassergehalte im Boden abgelesen wurden und deren Differenzen gebildet wurden. Die Wasserspannung im Boden wurde in 20, 45 und 90 cm Tiefe in jeweils 3 Wiederholungen mit Tensiometern (BENECKE/VAN DER PLOEG, 1976) gemessen.

Darüber hinaus wurden für einige Monate das frei aus einer Profilwand austretende Hangwasser mit an der Profilwand angebrachten Auffangrinnen in 20, 45 und 90 cm Tiefe gemessen. Die Profilwand war mit einer Plastikabdeckung gegen Austrocknung geschützt.

3.3.3.2 Analytik der Wasserproben

3.3.3.2.1 Analytische Verfahren

Für die Analyse wurden Monatsmischproben von jedem Fluß hergestellt, die bis zur Messung tiefgefroren aufbewahrt wurden. In diese Mischproben gingen Wasser-Einzelproben aus der i.a. zweimal wöchentlich erfolgenden Entleerung der Meßgefäße im Verhältnis der jeweils gemessenen Wassermengen ein.

Der größte Teil dieser Monatsproben wurde jeweils durch langsames Verdampfen bei ca. 60° C auf das Verhältnis 1 : 10 eingengt, so daß 100 ml Ausgangslösung und 100 ml eingengte Lösung für die Analyse zur Verfügung standen.

In den Wasserproben wurden im Labor des Instituto de Geografia der Universidad de los Andes neben der Leitfähigkeitsmessung folgende Einzelbestimmungen vorgenommen:

pH-Wert	mit Glaselektrode	direkt in der Lösung
Na, K	adsorptionsspektrometrisch mit einem Zeiss-PF5	direkt in der Lösung
Ca, Mg	atomabsorptionsspektrometrisch mit einem Perkin-Elmer 303	nach Lanthanoxid-Zugabe
Fe, Mn, Al, Zn	atomabsorptionsspektrometrisch mit einem Perkin-Elmer 303	nach Einengung der Proben
P	kolorimetrisch als Molybdän-Blau	nach Einengung der Proben
N	nach Kjeldahl-Aufschluß und NaOH-Oxidation durch Rücktitration mit H_2SO_4	nach Einengung der Proben

Außerdem wurden im Labor des Instituts für Bodenkunde und Waldernährung in Göttingen an den Monatsmischproben Schwefel und Schwermetalle bestimmt. Die Ergebnisse werden in dieser Arbeit jedoch nicht ausgewertet.

3.3.3.2.2 Systematische Fehler

Die Konzentrationen in den Wässern sind z.T. sehr gering. Wenn man von Mg absieht, liegt man mit den Werten für den Freilandniederschlag und für die Kronentraufe fast völlig außerhalb des optimalen Meßbereiches (siehe Tab. 1). Z.T. lagen die Werte sogar unter der möglichen Ablesungsgenauigkeit (Ablesungsabweichungen durch Stromschwankungen). Die Proben des Sickerwassers zeigten keine besseren Ergebnisse. Bekanntlich können durch das Verlassen des optimalen Meßbereiches erhebliche Fehler auftreten (ROOS, 1973). Wenn man die Werte von Roos in Ansatz bringt, - eine direkte Übertragung ist zwar nicht möglich, da die Kurven von Roos an einem anderen Gerät gewonnen wurden; aber sie können die mögliche Größenordnung andeuten -, würde sich dadurch für die Extremwerte folgender Fehler ergeben. Für Mangan könnte der Fehler höchstens 0,02 kg/ha/Jahr betragen, was an der Größenordnung des Manganinputs nichts ändert, so daß der Fehler unberücksichtigt bleiben könnte. Beim Eisen liegen die Werte jedoch bereits im Bereich des senkrecht ansteigenden Teiles der Fehlerkurve, so daß für die Größenordnung des Fehlers keine Angabe gemacht werden kann. Er dürfte auf jeden Fall sehr hoch liegen.

Tab. 1: Anzahl der Werte des optimalen Meßbereichs und der Ablesungsgenauigkeit
(Gesamtdatenzahl jeweils n = 36)

	pH	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	
Freilandniederschlag									
außerh.d.opt. Meßbereichs		35v.36	alle	34v.36	4v.36	alle	alle	alle	
unter d. Ablesungsgen.		10v.36	35v.36	9v.36	keine	3v.36	keine	9v.36	
größter Fehler bei Untersch. d.opt.Meßber.						?	0,02 kg/ha		
größter Fehler bei Untersch. d.Ablesungsgen. (in kg/ha)		1,58 = 48 %	4,73 = 182 %	2,60 = 47 %				1,23 = 50 %	
Bestandesniederschlag (Kronentraufe)									
außerh.d.opt. Meßbereichs		35v.36	3v.36	29v.36	5v.36	alle	alle	alle	
unter d. Ablesungsgen.		5v.36	keine	2v.36	keine	5v.36	2v.36	3v.36	
größter Fehler bei Untersch. d.opt.Meßber.						?	0,02 kg/ha		
Variationskoeffizient der Standardwasserprobe		1 %	7 %	8 %	4 %	20 %	12 %	3 %	10 %

3.3.3.2.3 Zufällige Fehler

Analysenparallelen wurden nicht durchgeführt. In Tab. 1 sind jedoch die Variationskoeffizienten für die verschiedenen Elemente einer Standard-Wasserprobe, die im Labor des Instituts für Bodenkunde und Waldernährung in Göttingen zur Prüfung der 'Wiederholbarkeit' der Analysengenauigkeit 10mal gemessen wurden, aufgeführt. Im Labor des Instituto de Geografia in Merida kommt jedoch noch hinzu, daß starke Stromschwankungen die Ablesungsgenauigkeit stark herabsetzten, was die zufälligen Fehler beim Kalium zum Beispiel sehr stark ansteigen läßt.

3.3.3.2.4 Zuverlässigkeit der Daten

Diese Fehlerproblematik wird in bisher erschienenen Arbeiten zur Analyse von Wässern aus ähnlichen Ökosystemen nicht deutlich angesprochen, obwohl sie grundsätzlich überall gilt. Die vorliegenden Daten, insbesondere die Kalium-Werte, sind also für die folgenden Auswertungen mit Vorsicht zu behandeln. Allerdings gilt für die Bioelementflüsse, daß trotz hoher Fehler in den Konzentrationen die absoluten Beträge der Flüsse derart gering sind, daß auch Fehler von 50 % an der Größenordnung des Flusses in bezug auf das ganze Ökosystem nichts ändern. Es ist z.B. bei einem Gesamtvorrat von 189 kg Al/ha im Bestand und über 17000 kg austauschbares Al/ha im Mineralboden unbedeutend, ob der Input 1 oder 3 kg/ha/Jahr beträgt.

3.4 Bodenphysikalische Untersuchungen

Es wurden von allen 12 Proben-Bohrungen einer Parzelle Micro-Boden-Monolithen zusammengestellt, nach deren Erscheinungsbild (Färbung) eine typische Stelle jeder Parzelle zum Profileinschlag ausgewählt wurde. Die Profile wurden von Hetsch beschrieben und fanden Eingang in sein Standortstypensystem. In ihnen wurden aus jeder Tiefenschicht jeweils Stechzylinderproben zur Dichtebestimmung genommen (4 Wiederholungen). Die Bestimmung erfolgte durch Wägung und Trocknung bis zur Gewichtskonstanz bei 105^o C.

Die Korngrößenanalysen wurden nach vorheriger Dispergierung in 0,05 n Na-Hexametaphosphat nach der Pipett-Methode und anschließender Trockensiebung der Fraktionengrößen $\gt 0,02$ mm durchgeführt (HETSCH, 1976). Die Bestimmung von pF-Kurve, gesättigter Leitfähigkeit und spez. Dichte an ungestörten Bodenproben erfolgte in 200 cm³ Stechzylindern. Die Wassergehalte bei Saugspannungen bis 300 cm WS wurden mit einer Unterdruckapparatur ermittelt, höhere Saugspannungen im Drucktopf nach RICHARDS. Die gesättigte Leitfähigkeit wurde mittels Haubenpermeameter gemessen (HETSCH, 1976).

3.5 Vorratsermittlung (Inventur) und Bestimmung der Flußgrößen (Dynamik)

Die Vorräte in Bestand und Totholz wurden durch Multiplikation der Mengen der organischen Trockenmasse (Werte vom Waldbau-Institut; zur Wurzelmengenermittlung, siehe Fußnote ¹⁾) mit Konzentrationen, die an Stichproben der einzelnen Kompartimente gemessen wurden, berechnet. Durch gleiche Multiplikation wurden die Vorräte im Auflagehumus ermittelt. Es handelt sich hier also um mobilisierbare Vorräte.

Im Mineralboden wurden die Konzentrationen mit der Dichte des Bodens (siehe 3.4) multipliziert.²⁾ Dabei handelt es sich bei den Kationen um austauschbare Vorräte, bei P und N um Gesamt-vorräte, auf deren Verfügbarkeit bzw. Mobilisierbarkeit später eingegangen wird (siehe 7.).

Die Bioelementflüsse in der Streu wurden durch Multiplikation der Streumengen (Ausgangswerte vom Waldbau-Institut) mit den Konzentrationen bestimmt. Auf gleiche Weise erfolgte die Flußgrößenermittlung bei den Streuabbauproben (Meßreihe 1 und 2), wobei die Trockenmasse durch Wägung nach Trocknung bis zur Gewichtskonstanz bei 105°C ermittelt wurde.

Bei den Holzabbauproben (Meßreihe 3 und 4) wurde die Mengendifferenz durch Multiplikation der Rohdichte mit den Konzentrationen bestimmt. Die Rohdichte der Stammproben wurde je Probe an 3 Wiederholungen durch Wägung nach Trocknung bis zur Gewichtskonstanz bei 105°C und Volumenbestimmung durch Wasser-verdrängung nach Paraffinierung ermittelt. Das Volumen der Wurzelstockproben wurde aus Bohrtiefe und Bohrerdurchmesser berechnet.

- 1) Es wurden mit einem eingetriebenen Stahlrahmen an je vier Bohrpunkten einer Parzelle (Zufallsauswahl) volumetrische Bodenproben für alle Tiefen entnommen, aus denen durch Auswaschung die Biomasse der Wurzeln im Boden bestimmt wurde.
- 2) Die Werte der Rohdichte des Bodens zeigten zwischen und in den 13 Parzellen eine so starke Streuung, daß davon sämtliche Konzentrationsunterschiede überlagert worden wären. Deshalb wurde für alle 13 Parzellen eine gemeinsame Dichte angenommen.

Tabb. 2: Umfang des Datenmaterials für die Statistische Auswertung

Bodenproben der Inventur 1973

13 Parzellen * 5 Tiefen * 1 Mischprobe (aus jeweils 12 Bohrungen)
9 Parzellen * 5 Tiefen * 1 Mischprobe (aus jeweils 12 Bohrungen)

Humusproben der Inventur 1973

13 Parzellen * 2 Schichten * 1 Mischprobe (aus jeweils 12 Proben)

Vegetationsproben der Inventur 1973

Stammholz: 33 Baumarten * unterschiedl. Anz. Wiederholungen (86 Proben)
Zweige: 34 Baumarten * unterschiedl. Anz. Wiederholungen (90 Proben)
Laub: 33 Baumarten * unterschiedl. Anz. Wiederholungen (55 Proben)
Wurzelstöcke: 14 Baumarten * unterschiedl. Anz. Wiederholungen (30 Proben)
Bromeliaceen, Lianen, Bambus, Orchideen, Moose: einzelne Mischproben
3 Proben (p1, p3, Mischprobe aller 13 Parz.) von: Krautschicht, Totholz, Verjüngung, Feinwurzeln (2 Fraktionen * 5 Tiefen)

Bodenproben der Inventur 1974

2 Parzellen * 5 Tiefen * 2 Mischproben (aus jeweils 6 Bohrungen)

Humusproben der Inventur 1974

2 Parzellen * 2 Schichten * 2 Mischproben (aus jeweils 6 Proben)

Streufall

3 Parzellen * 4 Fraktionen * 12 Monate * 1 Mischprobe (aus jeweils 12 Streufäng.)

Abbauversuche

2 Parzellen * 2 Fraktionen * 7 Entnahmetermine * 2 Wiederholungen
2 Parzellen * 2 Fraktionen * 5 Baumarten * 3 Wiederholungen

Wasserproben (siehe auch Abb. 7)

Niederschlag,
Kronentraufe: 1 Parzelle * 3 Mischproben (aus 10 Einzelproben)
Stammablauf: 1 Parzelle * 4 Flächenmischproben
Humuslysimeter: 2 Parzellen * 4 Mischproben (aus 2 Einzelproben)
Oberflächenabfluß: 2 Parzellen * 3 Mischproben (aus 2 Einzelproben)
Lysimeterplatten: 2 Parzellen * 2 Tiefen * 3 Wiederholungen
Lysimeterkerzen: 2 Parzellen * 3 Tiefen * 3 Wiederholungen
Hangwasser: 1 Parzelle * 3 Tiefen

Die Bioelement-Flußgrößen in Freilandniederschlag, Bestandesniederschlag und Sickerwasser wurden berechnet, indem die monatlichen Konzentrationen mit den monatlichen aus einem Wasserbilanzansatz errechneten Wassermengen (siehe 8.) multipliziert wurden und diese Werte zu Jahreswerten summiert wurden.

3.6 Statistische Auswertung

Der Umfang des Probematerials, das statistisch ausgewertet wurde ist aus Tab. 2 ersichtlich. Für alle Bodendaten wurden für eine statistische Auswertung über die 13 Parzellen hin die statistischen Kenndaten mit dem Programm BMDØ1D¹⁾ für jede Tiefe berechnet. Mit dem Programm BMDØ1V¹⁾ wurde eine Varianzanalyse für die Unterschiede zwischen Freifläche (P1) und Naturwald (P3) durchgeführt. Darauf wird in Kap. 8 eingegangen.

Für die Auswertung der Unterschiede zwischen den Tiefen und zwischen den Standortstypen wurde für die bodenchemischen Werte und für die Bioelementvorräte in Humusaufgabe und Mineralboden von einer Varianzanalyse abgesehen, da die Gleichheit der Varianzen in den Gruppen als Voraussetzung nicht gegeben war. Auf die jeweiligen Gruppen entfielen folgende Parzellen:

1. Standortstyp 2	↓ zunehmende Hydromorphie	Parz. 1, 2, 11
2. " 3		Parz. 6, 7, 8, 9, 10
3. " 4		Parz. 3, 13
4. " 5		Parz. 12
5. uneinheitlich (ST 2/3/4)		Parz. 4, 5

Bei den Vorräten im Bestand wurde, - da die Konzentrationswerte und die Massentafel allein von der Vollernteparzelle (P1) stammen -, auf eine statistische Auswertung verzichtet, da diese nur die Varianz einiger Biomasseparameter und nicht die wirkliche Varianz der Vorräte widerspiegeln würde. Nur die Unterschiede zwischen den Baumarten wurden varianzanalytisch untersucht.

1) Statistische Programmbibliothek des Biomedical Department der UCLA

Die angegebenen Unterschiede zwischen den Standortstypen können also nur größenordnungsmäßig eine Tendenz aufzeigen, die durch nicht erfaßte bodenchemische Unterschiede beeinflußt werden könnte.

Bei den Bioelementflüssen wurden Streuungen für die Wiederholungen für Monatswerte und Jahressummen berechnet. Sie wurden nicht varianzanalytisch ausgewertet, da es sich um Zeitreihen handelt, in denen der Faktor Termine keine voneinander unabhängigen Daten enthält.

Regressions- und Korrelationsanalysen mit Linearitätsprüfung wurden mit dem Programm LIPR des Deutschen Rechenzentrums Darmstadt für den Jahresgang des Streufalls und für den Streuabbau sowie für die Beziehung zwischen den Wasserflüssen durchgeführt.

4. Bodenchemische Charakterisierung der Böden des Untersuchungsgebietes

4.1 pH-Werte

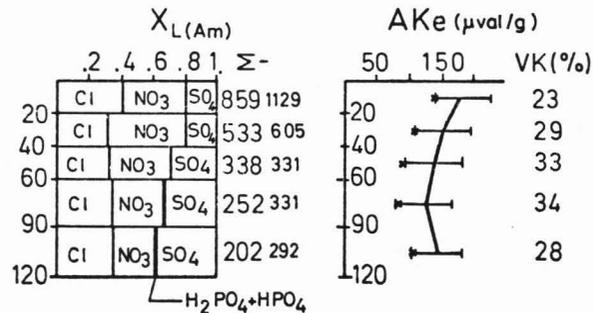
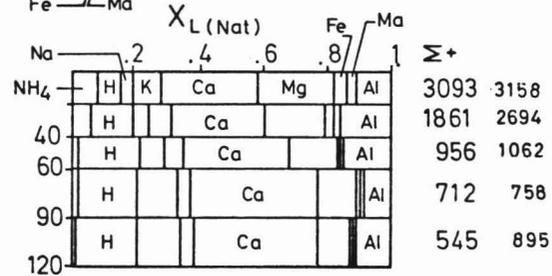
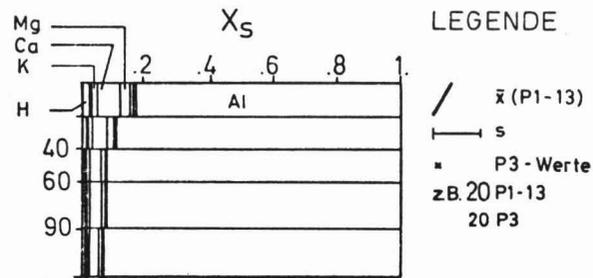
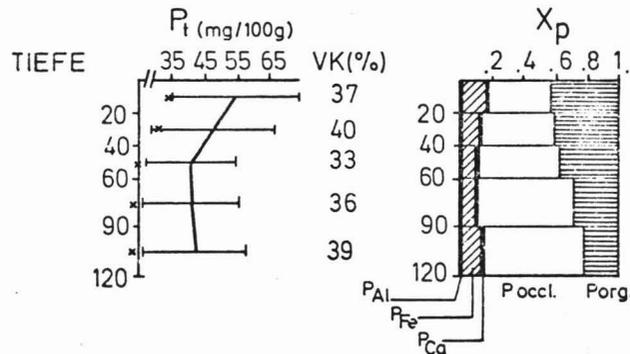
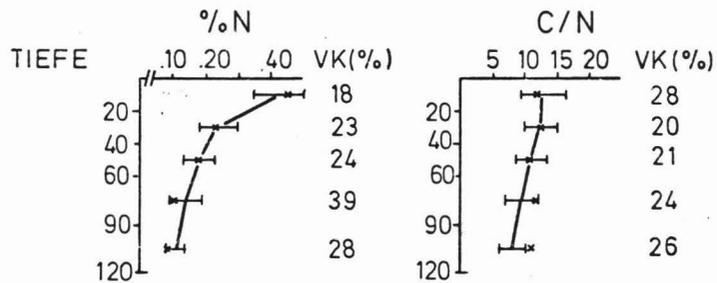
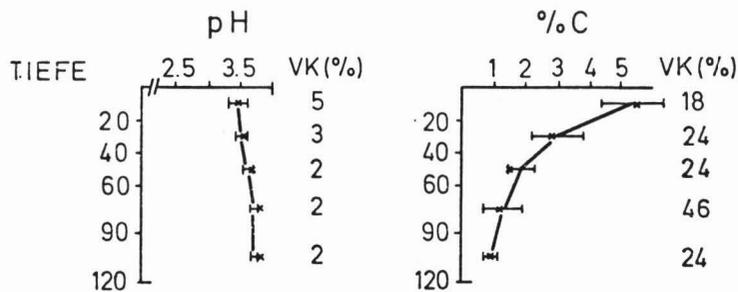
Die pH-Werte (Abb. 7) liegen im Oberboden bei etwa 5,5 und damit allgemein recht niedrig, im Vergleich zu Böden anderer montaner Regenwälder aber im Bereich des Normalen, insbesondere wenn man berücksichtigt, daß Messungen in CaCl_2 noch etwas unter Messungen in Wasser liegen (siehe Tab. 3). Im Unterboden steigen sie geringfügig an, bleiben aber deutlich unter 4, was sie im Vergleich deutlicher an die saure Grenze vorhandener Daten tropischer Waldböden einordnet. Die Werte liegen also im Bereich der Aluminiumpufferung und werden bei den hohen C-Gehalten im Boden und wahrscheinlich auch in der Bodenlösung (siehe dort) durch organische Säuren bestimmt und nicht durch H_2SO_4 , da trotz Stauwasserbeeinflussung nicht mit Produktion von Sulfiden gerechnet werden kann.

4.2 Kohlenstoff und Stickstoff

Die C-Gehalte liegen um 4 % im Oberboden und sind damit für Bergregenwälder (auch ohne Torfbildung) im unteren Bereich des Normalen. Aus dem Unterboden werden C-Gehalte über 1 % jedoch bisher in der Literatur, wenn man von den außergewöhnlichen Werten am Mt. Kerigomna (EDWARDS und GRUBB, 1977) absieht, i.a. nur bei torfbildenden Bergregenwäldern festgestellt. Da jedoch auch ASKEW (1964) in Sabah höhere Werte im "Mossy Forest" ohne Torfbildung, - der dem Nebel- oder Wolkenwald noch am nächsten kommt -, gefunden hat, scheint für derartige Standorte die Anwesenheit großer Mengen organischer Substanz im Unterboden typisch zu sein.

Die Stickstoffgehalte mit $\approx 0,35$ % im Oberboden und $\approx 0,15$ % im Unterboden ergeben C/N-Verhältnisse von etwa 12,5 im Oberboden und etwa 9,5 im Unterboden. Dies sind mittlere Werte und angesichts der großen Schwankungen der vorliegenden Werte ist die Nähe zu den entsprechenden Angaben aus Sabah (12,0 bzw. 8,2) recht eng. Auch die Werte von TANNER (1977) ("Mull Ridge

Abb.7 BODENCHEMISCHE GRÖSSEN



Tab. 3 Bodenchemische Kennwerte

befindet sich aus drucktechnischen Gründen
in der Tabellenbeilage am Ende des Bandes

Forest" und vor allem "Wet Slope Forest" enthalten die "Mist Forests" von ASPREY und ROBBINS (1953)) aus Jamaika liegen in der Nähe.

Für eine Stickstoffanreicherung durch die Vegetation gibt es keine Hinweise. Leguminosen kommen unter den Baumarten nicht vor (HOHEISEL, 1976). Für die Wurzelknöllchen von Podocarpus wird von den meisten Autoren eine N-Fixierung verneint (FURMAN, 1970).

Hohe C-Gehalte in tropischen Bergregenwäldern wegen der durch geringe Temperaturen und hoher Feuchtigkeit herabgesetzten Streuabbauraten sind mehrfach bestätigt (GRUBB, 1974). Daß die Werte aus San Eusebio im Oberboden dabei keineswegs besonders hoch sind, liegt sicher an den noch recht normalen Niederschlägen (1500 mm) und den immer wieder auftretenden Trockenmonaten. Dementsprechend kann (bei einem C/N-Verhältnis von 12,5) auch nicht von einer "Blockade" der N-Versorgung gesprochen werden. Wenn auch die Konzentrationen absolut nicht besonders hoch sind, erscheint die N-Versorgung bei einem Vergleich der Blattspiegelwerte (im Durchschnitt 16,4 g N/kg TM) mit den von GRUBB (1977) angegebenen Werten als gut (siehe Tab. I).

Im Unterboden dagegen wirken sich Staunässeinfluß und geringe Redoxpotentiale dahingehend aus, daß sowohl biologischer als auch oxidativer Abbau der Huminstoffe gebremst werden. Auf diesem Standort mag auch der hohe Aluminiumgehalt von Bedeutung sein, da KOSAKA et al. (1962) ihm eine stabilisierende Wirkung auf die Huminsäuren, wahrscheinlich durch Blockade der aktiven Gruppen, zuschreiben. Weiterhin weist LAUDELOUT (1961) darauf hin, daß das Temperaturoptimum für die Huminsäuresynthese niedriger ist als dasjenige für den Huminsäureabbau. Die auch schon von JENNY (1950) festgestellte und auch von anderen Autoren für die Tropen allgemein konstatierte (JAGNOW, 1967 und 1972), in ihrem genauen Prozeßablauf aber nicht beschriebene, Verzögerung des Abbaus der organischen Substanz im Boden tropischer montaner Ökosysteme setzt jedoch erst einmal das Vorhandensein oder die Entstehung von gewissen Mengen organischer Substanz im Boden voraus. Da es sich hierbei auf diesem Standort nicht um biogene Einmischung handeln kann, muß der Transport in Lösung oder als Kolloidale Suspension mit dem Sickerwasser

erfolgen. Jenny nimmt daher auch, durch hohen Streufall und hohe Niederschläge bedingt, hohe Einwaschungsraten löslicher oder dispergierbarer Abbauprodukte an.

MOHR et al. (1972) halten dagegen eine hohe Wurzelbiomasse für die Ursache des hohen C-Gehaltes. Die von uns bestimmte gesamte "Feinwurzelmasse, $\approx 0,5$ cm \emptyset , beträgt jedoch weniger als der 45. Teil der organischen Trockenmasse im Boden. Außerdem haben die Wurzeln ein C/N-Verhältnis von etwa 70. Im Boden liegt es bei 9,5, so daß erhebliche Mengen unter allmählicher N-Anreicherung umgesetzt werden müßten. Huminstoffquellen müssen daher neben abgestorbenen Wurzeln (die Durchwurzelung ist im Unterboden deutlich schwächer als im Oberboden) auch aus dem Oberboden verlagerte Substanzen sein, wobei grundsätzlich folgende Möglichkeiten gegeben wären.

Denkbar wäre zum einen ein Transport als wasserlösliche Alkali- oder Ammonium-Humate, die im Unterboden durch verstärkten Ca-Eintausch immobilisiert werden. Der dabei transportierte Stickstoff wird mineralisch gebunden, was sich neben dem hohen N-Gehalt der Huminstoffe in der Verengung des C/N-Verhältnisses auswirken würde (siehe dazu auch Kap. 4.5.4).

Eine weitere Möglichkeit wäre der Transport von Fulvosäuren mit der Lösung, die im Unterboden polymerisieren und als Huminsäuren immobilisiert werden. Im sauren Milieu geschieht dies besonders in Gegenwart von Eisenionen (SCHEFFER und ULRICH, 1960). Daß die im sauren Milieu gebildeten Huminstoffe nur noch wenig reaktive Gruppen enthalten (STADNIKOW, 1929, zit. in SCHEFFER und ULRICH, 1960), käme als ein weiteres stabilisierendes Element hinzu. Zwar sind die Äquivalentanteile des Eisens in der Bodenlösung gering (3,7 % im Oberboden und 0,7 % im Unterboden), andererseits werden aber die Fe-Ionen am Austausch am stärksten diskriminiert, besonders im Unterboden (siehe Gaponkoeffizienten), so daß ein derartiger Prozeß zumindest nicht ganz undenkbar wäre.

Eine dritte Möglichkeit wäre der Aufbau von Huminsäuren aus in der Lösung transportierten Phenolen unter Katalyse durch Fe-Oxide und -Hydroxide. Gegenüber der Oxidation von Hydrochinonen in alkalischer Lösung ist im sauren Milieu der Reaktionsverlauf verlangsamt, die Ausbeute jedoch höher (SCHEFFER UND ULRICH, 1960). HETSCH (1976) hat im Unterboden (besonders im Standortstyp 4) hohe diffus verteilte (nicht im Profil sichtbare) Eisenanreicherungen festgestellt. Es ist nichts über die Art der Bildung dieser Eisenanreicherung bekannt, es kann aber wohl angenommen werden, daß auch ein hoher Anteil katalytisch aktiver (gittergestörter, fein verteilter) Fe-Oxide und -Hydroxide vorliegt, so daß diese Katalyse ein Hauptgrund für die hohen Humusgehalte im Unterboden sein dürfte.

4.3 Gesamtphosphat und Phosphatformen

Der Gesamt-Phosphorgehalt der Böden liegt wie Tab. 3 zeigt, in unterer bis mittlerer Größenordnung. Die Abnahme im Unterboden ist jedoch ungewöhnlich gering, z.T. bedingt durch die hohen Humusgehalte im Unterboden. So nimmt denn auch der Anteil des organisch gebundenen P von ca. 40 % im Oberboden nur auf ca. 20 % im Unterboden ab. Dabei wird das C/P-Verhältnis enger. Es nimmt im Profil von oben nach unten kontinuierlich von 540 auf 126 ab (im Mittel 228). Da für tropische Böden Werte von 200 - 300 auftreten (FASSBENDER, 1975), ist dieses Verhältnis recht gut. Die Ca-Phosphate nehmen, dem niedrigen pH-Wert entsprechend nur einen geringen Anteil von ca. 1 - 2 % ein. Die Al- und Fe-Phosphate machen 12 - 15 % aus. Diesem geringen Anteil steht der sehr hohe, im Profil ziemlich kontinuierlich von 40 auf 60 % ansteigende Anteil der Occludierten Phosphate gegenüber, was darauf zurückzuführen sein dürfte, daß es sich nicht um besonders junge und mäßig bis z.T. sehr stark stauwasserbeeinflusste Böden handelt. Dies läßt auf eine schlechte Phosphorversorgung schließen, wenn auch die Blattspiegelwerte (im Durchschnitt 1,1 g N/kg TM) nicht extrem niedrig liegen (siehe Tab. I).

4.4 Austauschbare Kationen

Die effektive Austauschkapazität mit etwa 150 μ val/g Boden ist nicht hoch und entfällt zu etwa 2/3 (Anteilschätzung nach ULRICH (1975) mit 4,5 % Humus und 22 % Ton) auf den Humus, da die Tonminerale vorwiegend Kaolinite sind. Von anderen Bergregenwäldern werden jedoch auch nur selten höhere Werte berichtet, und für die feuchten Tropen i.a. liegen die Werte noch deutlich darunter (siehe Tab. 3). Im Profil nehmen sie nach unten hin ab (Humusgehalt). Der leichte Anstieg im untersten Profildbereich kann auf einem höheren Tonprozent beruhen, da in den meisten Profilen im untersten Bereich tonreicherer Material (Substratwechsel, Tonzerstörung im oberen Profildbereich) ansteht.

Entsprechend dem niedrigen pH-Wert nimmt das Aluminium den größten Platz am Austauscher ein. Sein Anteil nimmt im Profil von oben nach unten von 83 % auf 94 % zu. Dies geschieht vor allem auf Kosten der basischen Kationen, die von 12 % auf 5 % abnehmen. Dabei bleibt der Na-Anteil wie üblich ziemlich konstant. Am bedeutendsten ist das Calcium. Die relativ hohen Werte in der obersten Mineralbodenschicht beruhen auf der Freisetzung durch Humusmineralisierung und dem Input mit dem Bestandesniederschlag. Leider liegen von anderen Bergregenwäldern keine direkt vergleichbaren Daten vor. Die V-Werte, die jedoch oft bestimmt wurden, zeigen, daß ein mittlerer Anteil von ca. 7,5 % basischer Kationen am Austauscher für die Bergregenwälder keinesfalls außergewöhnlich ist, obwohl grundsätzlich die V-Werte je nach Böden beachtlich schwanken können (1 - 89 % in der Übersicht von Fassbender).

4.5 Gleichgewichtsbodenlösung

4.5.1 Allgemeines

Obwohl die Bodenlösung ein entscheidender Informationsträger für die bodenchemische Beurteilung eines Standortes ist (ULRICH,

1970) und sich erst aus der Kenntnis der Bodenlösung Quantitäts-Intensitäts-Beziehungen (z.B. Adsorptionsisothermen, Äquivalentverhältnisse) für den Bioelement-Haushalt (ULRICH, 1967) gewinnen lassen, liegen besonders aus den Tropen nur wenige Vergleichsdaten vor, was die Beurteilung der Werte erschwert.

In der Gleichgewichtsbodenlösung steht im Durchschnitt einer Kationensumme von ca. 1300 $\mu\text{val/l}$ eine Anionensumme von ca. 400 $\mu\text{val/l}$ gegenüber, was auf einen hohen Anteil organischer Anionen schließen läßt und auf einen hohen Transport organischer Substanz mit der Bodenlösung hinweist. Die Ionensummen nehmen mit zunehmender Tiefe nicht im gleichen Verhältnis ab (Σ^+/Σ^- ist 3,6 im Oberboden und 2,8 im Unterboden), was die Verhältnisse in der Ionenaufnahme durch den Bestand, wobei erheblich mehr Kationen aufgenommen werden, widerspiegelt.

Bedeutendstes Anion ist NO_3^- (36 %), dessen relativer Anteil im Profil mit der Tiefe abnimmt (Aufnahme). Da die Konzentrationswerte methodisch beeinflusst sind ist ein Vergleich mit anderen Werten nur über die Äquivalentanteile sinnvoll. Das bedeutendste Kation, Ca (mit 35 % Anteil am Austausch) bewegt sich im normalen Rahmen anderer Werte. Relativ gering sind die Anteile des Kaliums und Magnesiums, deren Anteil im Profil mit der Tiefe abnimmt, während der Ca-Anteil zunimmt. Ziemlich hoch ist der Al-Anteil, der keiner deutlichen Tiefenfunktion folgt.

4.5.2 Äquivalentverhältnisse

Die Äquivalentverhältnisse stellen einen Ausdruck für die Q/I-Beziehungen im Boden dar. Die Äquivalentbrüche der austauschbaren Kationen (X^S) stellen die Quantitäts- und die Äquivalentbrüche der Lösung (X^L) die Intensitätsparameter dar (KHANNA und ULRICH, 1973). Die Werte zeigen, daß in diesen Böden die stark selektive Adsorption von Al $\frac{X^S}{X^L} = 8$) vorherrscht, während die anderen Kationen diskriminiert werden (Tab. 4).

Tab. 4: Äquivalentverhältnisse (K_{X^s}/X^1)

	H	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al
Tiefe								
0 - 20	.3	.08	.2	.2	.1	.3	.4	8.0
20 - 40	.2	.08	.1	.1	.1	.1	.3	6.0
40 - 60	.05	.05	.2	.09	.07	.3	.4	6.0
60 - 90	.05	.04	.3	.1	.08	.1	.5	10.0
90 - 120	.04	.03	.2	.08	.1	.2	.3	9.0
Profil	.08	.04	.3	.1	.1	.2	.4	8.0

Tab. 5: Gapon-Koeffizienten des Eisens

Fe/	T i e f e					Ober- Boden	Unter- Boden	Profil
	0-20	20-40	40-60	60-90	90-120			
H	.0097	.0127	.0161	.0129	.0012	.0117	.0093	.0101
Na	.0444	.0201	.0204	.0158	.0176	.0323	.0176	.0225
K	.0189	.0088	.0046	.0022	.0020	.0139	.0027	.0065
Ca	.4817	.4123	.3907	.2934	.3156	.4470	.3261	.3664
Al	.0676	.0372	.0373	.0221	.0115	.0524	.0219	.0321

4.5.3 Gapon-Koeffizienten

Inwieweit selektive Bindungspositionen an der Adsorption beteiligt sind zeigt im Detail eine Matrix der Gapon-Koeffizienten (ULRICH et al., 1970) (Tab. 6). Dabei fällt auf, daß das Ca nur gegenüber den anderen 2-wertigen Kationen sehr schwach selektive Bindungspositionen besitzt (Werte um 2-3). Hochselektive Bindungspositionen besitzt dagegen das Kalium. Sein geringer am Austausch verbliebener Anteil dürfte deshalb einem weiteren Austausch hohen Widerstand entgegensetzen. Das Eisen hat die geringsten Gapon-Koeffizienten. Es wird also am stärksten am Austauscher diskriminiert. Tab. 5 zeigt, daß dies im Unterboden stärker geschieht als im Oberboden. Die Werte für Aluminium zeigen selektive Positionen gegenüber allen 2-wertigen Kationen.

$K_{Al/Ca}^G$ z.B. beträgt im Durchschnitt 14; ein Wert, der in den von FASSBENDER et al. (zit. in FASSBENDER, 1975) untersuchten tropischen Böden bei weitem nicht erreicht wird. $K_{Ca/K}^G$ mit 0,02 liegt weit unter dem Vergleichswert und zeigt eine starke Selektivität des Kaliums gegenüber dem Calcium an.

Wenn auch die binären Gapon-Koeffizienten das Verhalten der Kationen im Gesamtsystem nicht zuverlässig beschreiben (KHANNA und ULRICH, 1974), kann insgesamt doch gefolgert werden, daß der Kationenaustausch demnach nur noch vorwiegend an dem geringen Anteil von Positionen, die von 2-wertigen Kationen belegt sind, stattfinden wird.

4.5.4 Schofield'sche Potentiale

Einen Aufschluß über die zu erwartenden Austauschvorgänge beim Abwärtstransport der Bodenlösung durch den Boden kann die Differenz der Schofield'schen Potentiale geben (ULRICH, 1969). Da in diesen sehr sauren Böden Ca als Referenzion nicht ausreicht, wurden die Spaltensummen für die jeweiligen Kationen in Ansatz gebracht (KHANNA und ULRICH, 1973). Die Differenzbeträge (Tab. 7) sind alle nur sehr gering. Es ist jedoch beim Übergang

Tab. 6: Matrix der Gapon-Koeffizienten

	H+	Na/	K/	Ca/	Al/			
H		<u>.3</u> .2	<u>.04</u> .9	<u>1.</u> 1.	<u>.03</u> .02	<u>.004</u> .2	<u>.2</u> .3	<u>.3</u> 1.
Na	<u>3.</u> 13.	<u>23.</u> .4	<u>3.</u> 6.	<u>9.</u> 1.	<u>.1</u> .09	<u>.06</u> .009	<u>.8</u> .2	<u>1.</u> .2
K	<u>1.</u> 1.	<u>.9</u> .2	<u>.4</u> .1	<u>.1</u> .04	<u>.02</u> .02	<u>.009</u> .007	<u>.3</u> .2	<u>.2</u> .2
Ca	<u>29.</u> 143.	<u>256.</u> 9.	<u>13.</u> 17.	<u>25.</u> 84.	<u>143.</u> 25.	<u>7.</u> 9.5	<u>11.5</u> 14.	<u>14.</u> 24.5
Mg	<u>69.</u> 219.	<u>367.</u> 19.	<u>41.</u> 30.	<u>49.</u> 227.	<u>405.</u> 2.	<u>2.</u> 2.	<u>13.</u> 28.	<u>44.</u> 44.
Fe	<u>103.73.</u> 271.	<u>62.</u> 78.	<u>849.</u> 23.50.	<u>49.</u> 50.	<u>63.</u> 57.	<u>53.113.</u> 300.	<u>216.454.</u> 3.	<u>493.</u> 3.
Mn	<u>102.</u> 370.	<u>636.</u> 27.	<u>27.</u> 29.	<u>30.</u> 30.	<u>73.</u> 177.	<u>281.</u> 3.	<u>3.</u> 2.	<u>2.</u> 19.
Al	<u>4.</u> 4.	<u>4.</u> 1.	<u>1.</u> 1.	<u>7.</u> 5.	<u>4.</u> 5.	<u>6.</u> 6.	<u>.1</u> .09	<u>.04</u> .04

0-20 20-40 40-60 60-90 90-120
ø

Tab. 7: R T ln Spaltensummen

	pH-	pNa-	pK-	1/2pCa-	1/2pMg-	1/3pAl
Tiefe						
0- 20	-8.	-10.5	-7.5	8.	7.5	10.5
Diff.	-1.	-0.5	+1.5	<u>+0</u>	+0.5	-0.5
20- 40	-7.	-10.	-9.	8.	7.	11.
Diff.	-0.5	-0.5	+2.	-0.5	<u>+0</u>	-1.
40- 60	-6.5	-9.5	-11.	8.5	7.	12.
Diff.	+0.5	-1.	+1.	-0.5	<u>+0</u>	<u>+0</u>
60- 90	-7.	-8.5	-12.	9.	7.	12.
Diff.	+1.	-0.5	+0.5	-0.5	<u>+0</u>	<u>+0</u>
90-120	-8.	-8.	-12.5	9.5	7.	12.

Tab. 8: R T ln Spaltensummen

Tiefe	pNH ₄ -	Diff.	Oberboden	Diff.
0- 20	-9.497	+2.	-10.497	
20- 40	-11.497	+4.5		
40- 60	-15.986	+0.7	Unterboden	+6.2
60- 90	-16.699	+0.6	-16.729	
90-120	-17.255			

vom Oberboden zum Unterboden eine schwache Tendenz zum Eintausch von Kalium auf Kosten des Calcium und Natrium angedeutet.

Eine besondere Betrachtung verdienen die Ammoniumpotentiale (Tab. 8). Hier zeigt sich beim Übergang vom Oberboden zum Unterboden eine deutliche Tendenz zum Eintausch von NH_4 -Ionen (+ 4,5 Kcal/gion), was zu einer Ausfällung von gelösten Ammonium-Humaten durch andere (Ca) Kationen führen könnte. Dies würde die Hypothese von der Anreicherung gelöster Humusstoffe im Unterboden stützen (siehe Kap. 4.2). Ein gleiches Bild ergäbe sich für K-Humate.

4.6 Repräsentanz der P 3 für das Ökosystem und Signifikanz der Unterschiede zwischen den Standortstypen

Nach der Ausscheidung der beiden Dauerbeobachtungspartzen ergab sich im Laufe der weiteren Untersuchungen, daß die Parzelle 1 (Vollernte- und spätere Kahlschlag-Parzelle) und die Parzelle 3 (Naturwaldparzelle für laufende Beobachtungen) nicht dem gleichen Wald- und Standortstyp nach Hetsch/Hoheisel angehörten (HETSCH, mündl. Mitteilung). Die Verteilung der 13 Parzellen auf die Standortstypen (siehe 3.6) zeigt die größten Häufigkeiten beim Standortstyp 3. Parzelle 1 (ST 2) und Parzelle 3 (ST 4) können also beide nicht als wirklich repräsentativ gelten. In der Biomasse liegen beide unter dem Typ 3, aber nicht sehr weit vom Mittelwert der 13 Parzellen. P 1 liegt etwas über dem Durchschnitt, P 3 etwas darunter (siehe 5.1). Im Wasserhaushalt stellt P 3 die hygromorphe und P 1 die trockenere Abweichung (beide jedoch keine Extreme) vom häufigsten Typ dar.

Hier soll die Repräsentanz der Parzelle 3 für die Bestimmung der Bioelementflüsse im Ökosystem anhand der bodenchemischen Daten untersucht werden. Die Abb. 7 zeigt, daß pH-Werte, C- und N-Gehalt recht gut mit den Mittelwerten übereinstimmen. Nur im Unterboden ist der Stickstoffgehalt etwas geringer. Die Werte liegen aber noch innerhalb des Streubereichs

(→ erweitertes C/N-Verhältnis). Beim Gesamt-P-Gehalt ist die Übereinstimmung schlechter. Die Werte liegen im Unterboden schon außerhalb des ohnehin weiteren Streubereichs. Diese Verringerung des Gesamtgehaltes ist begleitet von einer Erhöhung des P_{Fe} -Anteils ($\emptyset = 13 \%$, P 3 = 18 %) und Verringerung des Anteils von P_{Org} ($\emptyset = 42 \%$, P 3 = 33 %) im Oberboden und von einer Senkung des P_{Fe} -Anteils ($\emptyset = 11 \%$, P 3 = 8 %) und einer Erhöhung des P_{Org} -Anteils ($\emptyset = 29 \%$, P 3 = 34 %) im Unterboden. Der Anteil der Occludierten Phosphate bleibt gleich (52 %) und Al- und Ca-Phosphate bleiben unbedeutend, wobei sich der Anteil der Ca-Phosphate ganz schwach verringert. Auch die AK_e ist auf der P 3 geringer (etwa um 30 μ val/g). In der Zusammensetzung der Kationen am Austauscher ergeben sich keine großen Unterschiede, da der Al-Anteil ebenso groß bleibt. Die Konzentrationen in der GBL sind in der P 3 höher. Entscheidend sind jedoch die Veränderungen in der Lösungszusammensetzung. Bei den Kationen steht einem erhöhten Anteil des Aluminiums ($\emptyset = 12 \%$, P 3 = 17 %) und des Kaliums ($\emptyset = 5 \%$, P 3 = 9 %) ein verringerter Ca-Anteil ($\emptyset = 35 \%$, P 3 = 32 %) und ein geringerer Anteil gelöster H-Ionen ($\emptyset = 16 \%$, P 3 = 13 %) gegenüber. Bei den Anionen erhöht sich der Anteil des Nitrat-Ions ($\emptyset = 36 \%$, P 3 = 41 %) vor allem auf Kosten des Sulfat-Ions ($\emptyset = 29 \%$, P 3 = 25 %).

Insgesamt zeigt sich, daß der Bodenchemismus der Parzelle 3 den des gesamten Ökosystems zwar bedingt, aber nicht besonders gut repräsentiert. Die so gewonnenen Werte in Lysimeterwassern und für Streuabbauraten haben also nur bedingten (insbesondere für P) Aussagewert.

Zwischen den Standortstypen traten nur bei einigen wenigen Merkmalen deutliche Unterschiede auf (Tab. 9). Alle anderen bodenchemischen Kenndaten wiesen keine feststellbaren Unterschiede auf. Am stärksten ändern sich die Verhältnisse beim Phosphor aber auch der Stickstoff weist deutliche Unterschiede am Austauscher oder in der Lösung nur im Oberboden auf. Zwischen den Standortstypen scheinen die Abweichungen vor allem den differenzierenden Einfluß

der Vegetationsdecke wiederzugeben. Zwischen den Mittelwerten der Standortstypen 2 und 4, in denen die beiden Dauerparzellen 1 und 3 liegen, waren, abgesehen von X_K^L in 90 cm Tiefe, überhaupt keine deutlichen Unterschiede festzustellen.

Tab. 9: Bodenchemische Merkmale bei denen Unterschiede zwischen den Standortstypen feststellbar waren
 xx sehr starke Unterschiede
 x deutliche Unterschiede

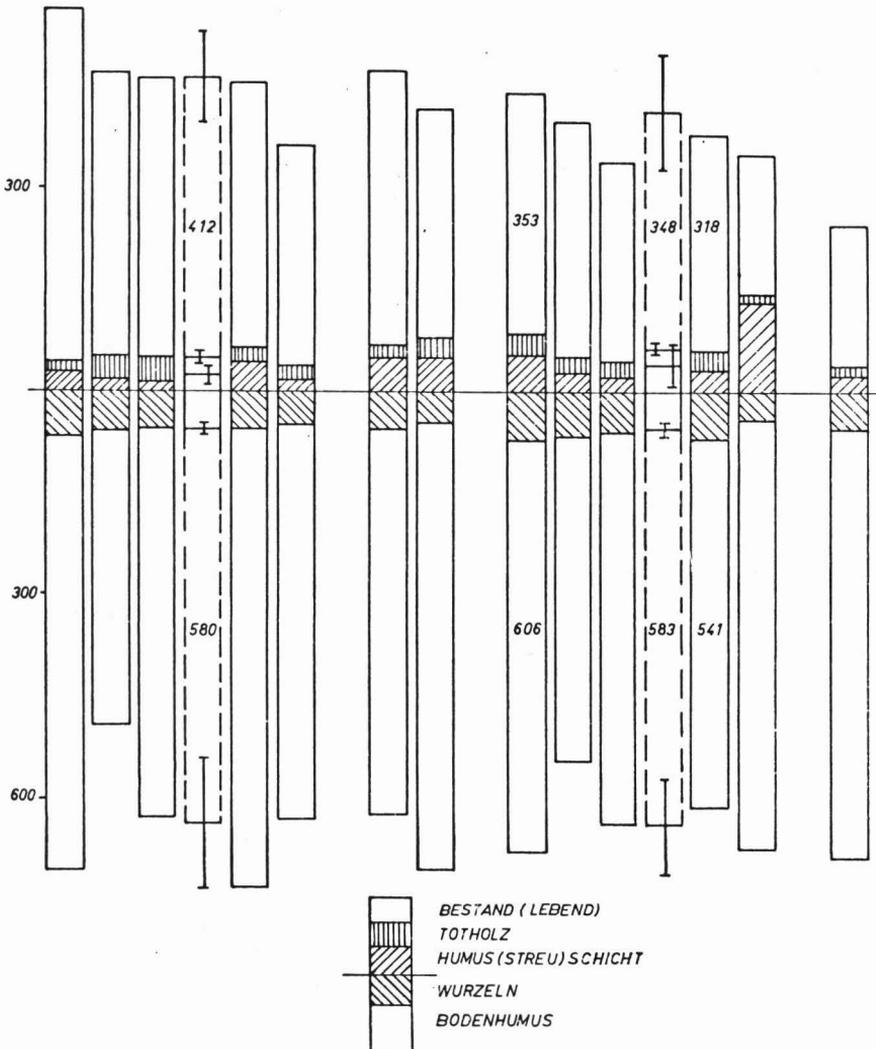
Merkm- mal	Tiefe	0 - 20	20 - 40	40 - 60	60 - 90	90 - 120
% N			x	x	x	x
P_t (mg/100 g)		xx	x	x	x x	x
C/N			x	x	x	x
X_{Fe}^P					x	x
$X_{occl.}^P$		xx		x		
$X_{Org.}^P$		x				
X_H^S		x	x			x
X_{Ca}^S		x				
X_{Mg}^S		x	x			
X_{Fe}^S						x
X_{Mn}^S		x				
$X_{NH_4}^L$					x	
X_H^L						x
X_K^L		x				x
X_{Ca}^L		x				
X_{Mg}^L			x			
X_{Fe}^L		x				
X_{Mn}^L		x				
X_{AlOH}^L		x				
$X_{Al^{3+}}^L$		x				
X_{Al}^L total		x				
$X_{NO_3}^L$				x		

ABB. 8: ORGANISCHE TROCKENMASSE (OTM)

DER 13 AUFNAHMEPARZELLEN IN 1 ha

P1-13

ST3 ST 21314 ST 2 ST 4 ST5
 P10 P6 P7 P8 P9 P5 P4 P1 P2 P11 P3 P13 P12



Tab. 10: OTM der 13 Aufnahmeparzellen in t/ha

St	Bestand lebend	Totholz	Humusauflage	Wurzeln	Bodenhumus
P1/2	353.3	29.8	52.5	74.6	605.5
2/2	345.6	23.8	25.4	67.7	476.0
3/4	318.2	29.0	29.6	71.1	541.2
4/M*)	336.2	30.9	46.2	47.1	658.3
5/M*)	403.6	18.5	47.9	56.7	567.4
6/3	416.3	32.8	19.0	59.0	434.6
7/3	411.0	36.4	13.3	54.7	573.3
8/3	390.1	19.9	45.1	55.5	675.1
9/3	325.2	20.3	15.2	50.3	579.0
10/3	516.0	15.6	28.9	67.0	640.1
11/2	291.9	23.0	20.6	61.2	575.8
12/5	206.2	13.6	21.0	58.4	828.1
13/4	206.2	12.2	128.6	43.5	630.2
∅	347.7	23.5	37.9	56.5	583.4
S	± 84.9	± 7.7	± 30.2	± 9.2	± 69.4
St2 ∅	330.3	25.6	32.8	67.8	552.4
S	33.4	3.6	17.1	6.6	67.8
St3 ∅	411.7	25.0	24.3	57.3	580.4
S	68.6	9.0	13.0	6.2	91.9
St4 ∅	262.2	20.6	79.1	57.3	585.8
S	79.2	11.7	69.9	19.5	62.9

*) Parzellen sind uneinheitlich und können keinem Standortstyp zugeordnet werden

5. Bioelement-Inventur

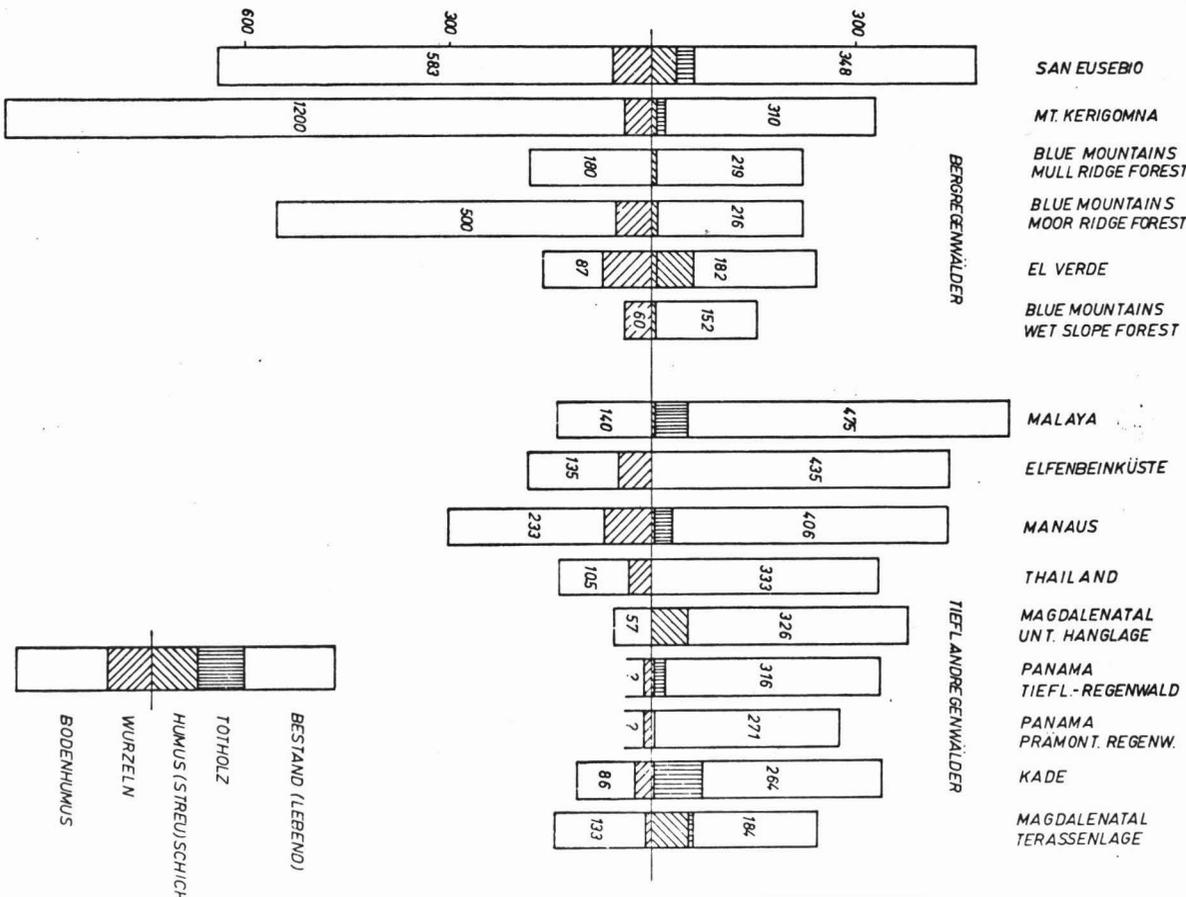
5.1. Vorräte und Struktur der organischen Trockenmasse im Ökosystem

Die Abb. III - V im Anhang zeigen die absoluten Mengen der Kompartimentinhalte in t/ha OTM (organische Trockenmasse). Diese Werte sind zusammengefaßt in Abb. 8 u. Tab. 10 und im Vergleich mit anderen tropischen Waldökosystemen in Abb. 9 und Tab. 11 dargestellt. Der Wolkenwald hat also, gemessen an bisher bekannten Vergleichswerten, eine sehr hohe Biomasse. Das zeigt aber auch bereits, daß derartigen Vergleichen in ihrer Exaktheit Grenzen dadurch gezogen sind, daß die organische Substanz im Boden oft nur unzureichend (nur bis in geringe Tiefen) erfaßt ist, da die Tiefenabgrenzung sich nicht immer an der tatsächlichen unteren Grenze des Ökosystems orientiert. Der Wert für Vorräte im Mineralboden wurde daher auf 10 cm-Schichten umgerechnet, um bessere Vergleichbarkeit zu gewährleisten, obwohl natürlich auch ein Vergleich der absoluten Mengen, wenn sie vollständig erfaßt wären, sinnvoll wäre.

Die Abbildung zeigt, daß nur etwas mehr als ein Drittel den Bestand bildet. Der Rest ist tote Substanz, die zum allergrößten Teil in Bodenumus überführt ist. Dies ist ein entscheidendes Charakteristikum zur Unterscheidung der Bergregenschwälder von den Tieflandregenwäldern, die i.a. nicht nur absolut eine höhere oberirdische Biomasse besitzen, sondern erst recht in Relation zur organischen Substanz im Boden.

Im Bestand (Tab. 12) verhält sich die oberirdische Masse zur Wurzelmasse etwa wie 7 : 1. Der weitaus größte Teil (28 % Holz) des Bestandes nimmt nicht am Biomassen- und damit auch nicht am Nährstoffumsatz teil. Nur 5 % der gesamten OTM gehören Streu produzierenden (dynamischen) Fraktionen an. Wenn man das eine Prozent Feinwurzeln noch hinzurechnet, erhält man 6 % dynamische Fraktionen. Die Verjüngung und Krautschicht mit 9 Promille ist dabei zu vernachlässigen, so daß bei den Streuproduzenten auch wieder der hölzerne Anteil vorherrscht.

ABB. 9: ORGANISCHE TROCKENMASSE (OTM)



Bestand-Nr. 643 430 50195 girm

ZAHLENGABEN: t/ha

Tab. 11: Organische Trocken-Masse (in t/ha) für verschiedene tropische Waldökosysteme

	Oberirdischer Bestand (lebend)	Totholz	Wurzeln	Streu	Humus- auflage	Mineralboden Oberboden	(t/ha/10 cm Tiefe) Unterboden
Wolkenwald, San Eusebio	348	24	57 ⁺	7	38	80 (40)	33 (80)
<u>Bergregenwälder</u>							
Ulu Kali, Malaya (Burnham, 1974)	1005 m			2		43 (50)	
	1310 m			3		73 (50)	
	1615 m			11		82 ⁺ (50)	
	1770 m			6		156 ⁺ (50)	
Mt. Kerigomna, Papua Neuguinea (Edwards/Grubb, 1977)	310	11	40	8		132 (25)	116 (75)
Blue Mountains, Jamaika (Grubb, 1976) (Tanner, 1977)							
	Moor Ridge Forest	216	54	7		111 ⁺	(45)
	Mull Ridge Forest	219		6		45	(40)
	Wet Slope Forest	152		6		20	(30)
	Gap Forest					40	(40)
El Verde, Puerto Rico (Odum, 1970) (Ovington/Olson, 1970)	182		72	6	60	28 (30)	
<u>Tieflandregenwälder</u>							
Panama Golley et al., 1975) Prämontan	271		13	5			
	Tiefland	316	15	11	5		
Magdalena Tal, Kolumbien (Foelster/De las Salas, 1976)							
	Terrasse	184	5	9	7	54	27 (50)
	Untere Hanglage	326				52	11 (50)
Manaus, Brasilien (Klinge, 1976)	406	25	67	6		38 (30)	71 (70)
Kade, Ghana (Greenland/Kowal, 1960)	264	72	25	2		29 (30)	
Banco, Elfenbeinküste (Huttel/Bernhard-Reversat, 1975) (Lemée, 1975)	435		49	1-3-4		20-34 (50)	
Kuala Lumpur, Malaya (Burnham, 1974)	265 m			1		29 (50)	
	500 m			1		21 (50)	
Malaya (Kira, 1977)	475	49		4		14	(100)
Thailand (Ogawa et al., 1965) (Tsutsumi et al., 1966)	333		32			14-16	(70)

⁺) incl.
Wurzelstöcke

⁺) Profile mit Torf-
bildung

() Werte in Klammern =
Mächtigkeit in cm

Tab. 12: Struktur der Biomasse im Bestand und im Ökosystem

	P 1-13	P 1	P 3
Bestand	38.5 %	38 %	39 %
Wurzel	5.5 %	7 %	7 %
Feinwurzeln (12,685 kg/ha)	1 %		
Grobwurzeln	1 %		
Wurzelstöcke	3 %		
Holz (Stämme und Bäumchen)	28. %	26 %	26.5 %
Streuproduzenten	5 %	5 %	5.5 %
Laub	.4 %	.5 %	.6 %
Epiphyten	.3 %	.3 %	.3 %
Zweige, Lianen	4.3 %	4.2 %	4.6 %
Bambus	.09 %	.05 %	.06 %
Verjüngung, Krautschicht			
Totholz	2. %	3 %	3 %
Humusauflage	4. %	5 %	3 %
L-Schicht	.6 %	1 %	.7 %
H-Schicht	3.4 %	4 %	2.3 %
Bodenhumus	55.5 %	54 %	55 %
Oberboden	30.5 %	28 %	29.5 %
Unterboden	25. %	26 %	25.5 %

100 % = 1049 t/ha

100 % = 1116 t/ha

100 % = 989 t/ha

Nur rd. 0,5 % der gesamten OTM, gut 1 % der Bestandesmasse, sind Laub. Dies ist im Vergleich zu anderen Beständen recht wenig (siehe Tab. 13). Der unterirdische dynamische Anteil (Feinwurzeln unter 0,5 cm Ø) ist hier bedeutend größer, wobei nach den wenigen vorliegenden Vergleichsdaten nicht zu entscheiden sein dürfte, was als Normalfall zu gelten hat, da hier sicherlich erhebliche Periodizitätseinflüsse vorliegen.

Der Wolkenwald hat nur einen geringen Anteil an Auflagehumus. Der Vergleich mit anderen Untersuchungen ist nicht leicht zu führen. Dort wo Humusaufgaben gesondert erfaßt werden, liegen die Werte etwas über den Mengen im Wolkenwald. Meist ist jedoch nur über die Streuschicht berichtet. Es geht aus den Arbeiten nicht eindeutig hervor, inwieweit auch bei Beständen ohne Torfbildung hier und da noch dünne organische Auflagen mit in den Humusvorrat des Mineralbodens eingehen. Meist wird man jedoch von der Humusform Mull ausgehen können, so daß die Streu dem gesamten Auflagehumus entspricht.

Die Vorräte im Mineralboden, sowohl für den Oberboden als auch für den Unterboden liegen erheblich über den Werten für Tieflandregenwälder. Aber auch für Bergregenwälder sind sie, wenn man die außergewöhnlich hohen Werte von EDWARDS und GRUBB (1977) für den Mt. Kerigomna und die torfbildenden Standorte außer acht läßt, noch recht hoch. Ihre Tiefenstruktur (hohe Unterschiede zwischen Auflagehumus und Ober- und Unterboden) tritt deutlich hervor.

5.2 Bioelemente in der Vegetation (Darstellung und vergleichende Diskussion)

5.2.1 Konzentrationen

Tab. 15 zeigt die Bioelement-Konzentrationen in den 3 bedeutendsten Kompartimenten. Die Werte sind die unmittelbar aus den Vegetationsproben der Vollerntefläche gewonnenen Konzentrationen, so daß Interpretationen aus diesen Daten für das

Tab. 14: C-Vorräte in den Tiefen (t/ha)

Tiefen	Mittel	Standardabweichung
L	2.9874	1.2216
H	16.0112	15.1089
0 - 20	91.0483	21.3555
20 - 40	68.6146	20.6841
40 - 60	46.3205	9.9649
60 - 90	50.0015	23.6837
90 - 120	35.7518	9.3303

Tab. 13: Anteile der "dynamischen Biomassefraktionen" an der Bestandesmasse (lebend)

	Laub	Epiphyten	Feinwurzeln
San Eusebio	4.6 t = 1.14 %	2.8 t = .70 %	12.7 t = 3.14 %
Mt. Kerigomna (GRUBB/EDWARDS, 1977)	8.9 t = 2.54 %	2.0 t = .57 %	2.8 t = .80 %
El Verde (ODUM, 1970)	9.4 t = 5.15 %		7.5 t = 4.12 %
Panama (GOLLEY et al., 1975)			
prämontan	10.0 t = 3.06 %	.002 t = .0006 %	
Tiefland	10.9 t = 3.83 %	1.4 t = .54 %	

gesamte Waldgebiet nur bedingt möglich sind. Sie zeigen die übliche Abnahme der Werte von Laub zum Stammholz. Im Vergleich zu Werten anderer Tropenwälder (GRUBB, 1977) (siehe Tab. I im Anh.) sind sie in den Blättern teilweise recht hoch (N, P, K, Mn), bis auf das Calcium, das deutlich unter den Vergleichswerten liegt.

Die Unterschiede zwischen den Arten sind fast überall hochsignifikant. Nur das Eisen fällt deutlich heraus. Die Konzentrationen in den Blättern zeigen dabei deutliche Hinweise auf das unterschiedliche Vermögen der Holzarten, sich aus dem Nährstoffpool zu versorgen. Der Cedrillo (Guarea Kunthiana), eine Meliaceenart, die keineswegs besonders hohe Kreisflächenteile hat, hat im Mittel deutlich überdurchschnittliche Konzentrationen (außer beim Al), beim K, Ca und P sogar die maximalen. Die meisten minimalen Mittelkonzentrationen hat dagegen der Copey (Ternstroemia acrodantha), eine Theaceenart, die auf den schlechten Standortstypen 5 und 6 (geringe Konkurrenz ?) recht hohe Kreisflächenanteile hat (HETSCH/HOHEISEL, 1976). Auch die anspruchslosere und häufigere der beiden Podocarpus-Arten (P. oleifolius) hat über alle Nährstoffe hin geringe Gehalte in den Nadeln.

Tab. 15: Bioelement-Konzentrationen in der Vegetation (mg/g TS) I.

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P	Si
Laub	.052	12.5	4.57	2.44	.138	.423	1.64	16.4	1.112	2.29
Zweige	.043	4.8	3.31	.78	.087	.127	.27	3.6	.147	.69
Stammholz	.029	3.1	1.87	.54	.060	.090	.18	2.0	.120	.44

Signifikanz zwischen den Arten

Laub	***	n.s.	*	**	n.s.	*	***	**	n.s.	
Max*	<u>5.57+.003</u> Say say	<u>19.9+ 6.5</u> Cedrillo	<u>9.21+1.31</u> Cedrillo	<u>5.11+1.60</u> Say say	.48 + .56 .60 + .05 unbekannt Manteco	<u>.75 + .07</u> Tuno	<u>15.55+.35</u> Mort.ros.	<u>24.3+1.2</u> Laur.bab.	<u>1.60+.25</u> Cedrillo	_____
Min*	<u>.011+.000</u> Mamey	<u>7.1 + 1.7</u> Laur.am.	<u>1.35+.16</u> Tetajira	<u>1.33+.34</u> P.aparado	<u>.08 + .01</u> Copey	<u>.02 + .00</u> Copey	<u>.04 + .03</u> Corazon	<u>10.2+ .0</u> Copey	<u>.50 + .02</u> Copey	_____
Zweige	n.s.	***	**	***	n.s.	***	***	***	***	
Max*	<u>.095+.154</u> Mamey	<u>16.2+9.2</u> Jague	<u>6.99+4.82</u> Manteco	<u>1.85+.60</u> Jague	<u>.13 + .04</u> Granizo	<u>.60 + .25</u> Quino bl.	<u>1.38 +.95</u> Mort.ros.	<u>6.5 + 1.8</u> Laur.am.	<u>.34 + .20</u> Granizo	_____
Min*	<u>.005+.002</u> Mort.negro	<u>1.9 + .2</u> Say say	<u>1.39 +.26</u> Granizo	<u>.34 + .05</u> Laur.bab.	<u>.04 + .01</u> Mort.negro	<u>.02 + .01</u> Cobalongo	<u>.01 + .01</u> Platanillo	<u>1.3 + .1</u> Say say	<u>.08 + .01</u> Say say	_____
Stammholz	*	***	***	**	n.s.	***	***	***	***	
Max*	<u>.085+.067</u> Laurel curo	<u>5.8 +1.4</u> Aranguren	<u>4.82+1.86</u> Platanillo	<u>.77 + .27</u> Platanillo	<u>.11 + .00</u> Aranguren	<u>.20 + .10</u> Platanillo	<u>1.28+ .33</u> Mort.ros.	<u>4.0 + .2</u> Laur. am.	<u>.19 + .05</u> Corazon	_____
Min*	<u>.010+.000</u> Copey	<u>1.5 + .4</u> Tuno	<u>.93 + .29</u> Mort.ros.	<u>.26 + .10</u> Laur.esp.	<u>.02 + .00</u> P.aparado	<u>.01 + .00</u> Copey	<u>.03 + .03</u> Canalete	<u>.8 + .2</u> Mamey	<u>.07 + .02</u> Tuno	_____

* Mittel + Streuung
Art

Hohe Gehalte im Holz sind dagegen wohl auf autonome physiologische Prozesse in der Pflanze zurückzuführen. So ist der Platanillo (Myrcia fallax), der die meisten mittleren maximalen Konzentrationen im Holz hat, eine extreme Hartholzart. Auffallend ist das Verhalten zweier Arten in bezug auf einzelne Bioelemente. Der Mortiño rosado (Graffenrieda latifolia), eine Melastomaceenart mit sonst durchschnittlichen Konzentrationen hat in allen Organen die höchsten Al-Konzentrationen. Über die Ursache ist nichts bekannt; es könnte sich aber um eine geringere Empfindlichkeit gegenüber der Toxizität des Aluminiums handeln, weil allgemein das Aluminium bei der Aufnahme wahrscheinlich diskriminiert wird (X_{Al} in der GBL = 12 %, X_{Al} in der Aufnahme = 8 %). Laurel amarillo, eine Lauracee, weist in fast allen Organen die höchsten Stickstoffkonzentrationen auf, - nur beim Laub wird sie von einer anderen Lauraceenart übertroffen -, obwohl sie bei den anderen Elementen eher nach unten vom Durchschnitt abweichende Konzentrationen zeigt. Es ist nicht bekannt, ob es sich hierbei um artspezifische Selektivität in der Aufnahme oder um symbiontisch erhöhte N-Aufnahme handelt. Die Tab. 16 zeigt die Konzentrationen in den anderen Kompartimenten. Die Wurzelstöcke weisen, wie zu vermuten, bei den meisten Elementen ähnliche Konzentrationen auf wie das Holz. Die höheren Werte bei Na, Fe, Al, und Si könnten durch Kontamination durch Erdreich verursacht sein, da in anderen Untersuchungen (GOLLEY et al., 1975/Tab. 4.30) die Wurzeln bei diesen Elementen nicht so stark abweichen. Bei den Grabungen von Wurzelstöcken kann eine Auswertung nach Arten keine ausreichenden Ergebnisse bringen, aber der geringe erfaßte Teil zeigt jedoch bis auf Mg und Fe hochsignifikante Unterschiede zwischen den Arten (Maximalkonzentrationen auch hier wieder oft im Platanillo). Die übrigen Wurzelkompartimente zeigen für alle Bioelemente einen zunehmenden Anstieg zu den Feinwurzeln hin.

Das Totholz hat ebenfalls Konzentrationen, die nahe beim Holz liegen. Die geringen Werte für K und Mn dürften auf die leichtere Auswaschbarkeit dieser Elemente zurückzuführen sein. Die höheren Ca-Werte können durch Verlagerung ins Holz vor dem Absterben bedingt sein.

Tab. 16: Bioelement-Konzentrationen in der Vegetation
(mg/g TS) II

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P	Si
Wurzelstöcke	.051	2.8	1.44	.44	<u>.799</u>	.083	<u>1.48</u>	2.3	.114	<u>9.11</u>
Wurzeln (auch Fein- wurzeln)	<u>.074</u>	2.4	4.38	1.01	<u>1.060</u>	.149	<u>2.37</u>	6.4	.383	<u>9.04</u>
Feinwurzeln	<u>.104</u>	2.4	4.88	1.28	<u>1.524</u>	.169	<u>3.36</u>	8.2	.485	<u>13.68</u>
Totholz	.032	1.2	3.64	.63	.052	.179	.27	2.5	.149	.43
Linanen	.046	11.4	5.04	1.50	.139	.268	.16	5.8	.410	.58
Bambus	.057	10.7	1.23	.54	.047	.113	.13	4.5	.366	5.79
Bromel.	.080	14.1	2.05	1.51	.130	.326	.29	5.5	.566	1.67
Orchid.	.029	10.8	6.93	1.53	.239	.437	.22	6.5	.570	.28
Verjüngung	.081	17.6	8.46	3.74	.110	.630	3.93	11.2	.848	2.27
Krautsch.	.088	22.3	7.24	4.28	.134	.770	1.33	15.7	1.260	8.46
Ges.Bestand	.036	3.6	2.22	.63	.183	.105	.47	2.74	.164	1.72
höchste Kon- zentration	Fein- wur- zeln	Kraut- schicht	Ver- jün- gung	Kraut- schicht	Fein- wur- zeln	Kraut- schicht	Ver- jün- gung	Laub	Kraut- schicht	Fein- wur- zeln

Unterstrichene Werte wahrscheinlich durch Kontamination verfälscht.

Auch Bambus hat noch holzähnliche Konzentrationen. Nur Na, K, N und Si liegen darüber, während die Lianen sich schon mehr an die Konzentrationen im Laub annähern. Nur Al, N, P und Si-Gehalte sind geringer. Bei den Epiphyten haben beide Gruppen recht ähnliche Konzentrationen, die auch den Blattwerten nahekommen. Beim Ca liegen allerdings die Orchideen darüber und die Bromelia-aceen, die auch etwas höhere Si-Werte haben, darunter. Al-, N- und P-Gehalte sind in beiden geringer als im Laub.

Verjüngung und Krautschicht haben fast durchgehend (Ausnahmen Fe, N und P) höhere Konzentrationen als die Blätter. Für den Gesamtbestand ergeben sich an der Biomasse gewogene Durchschnittskonzentrationen, die bis auf Fe, N und Si den Holzwerten ähneln, so daß sich dessen großer Biomassenanteil hier durchschlägt. Diese Werte liegen, wenn man nach Höhenstufen gegliederte Vergleichswerte von GRUBB (1977) heranzieht, für K über den Referenzwerten. Ansonsten können sie als

Tab. 17: Bioelementvorräte P 1 - 13 (kg/ha)

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
Sa.Bestand	14.7	1469.	899.	254.	73.9	42.5	189.	1107.	66.4
Wurzeln	1.82	58.1	108.	24.9	26.2	3.68	58.4	157.	9.44
Krautschicht	.005	1.3	.434	.257	.008	.046	.080	.94	.076
Orchideen	.007	2.60	1.66	.367	.057	.105	.053	1.56	.137
Bromeliaceen	.207	36.4	5.31	3.91	.337	.845	.747	14.3	1.47
Verjüngung	.070	15.1	7.28	3.21	.095	.542	3.38	9.65	.729
Wurzelstöcke	1.62	89.5	45.8	14.0	25.5	2.64	47.0	74.2	4.59
Bäumchen	.899	130.	54.0	15.0	1.03	2.50	11.7	65.8	4.44
Laub	.278	63.2	22.8	12.2	.636	2.01	7.05	75.3	4.96
Bambus	.036	6.78	.780	.340	.030	.072	.085	2.82	.232
Lianen	.052	13.1	5.75	1.72	.158	.306	.178	6.58	.468
Zweige	1.85	206.	143.	33.6	3.77	5.50	11.7	155.	7.53
Stammholz	7.82	846.	504.	145.	16.2	24.3	48.8	543.	32.4
Totholz	.754	28.3	85.8	14.8	1.23	4.22	6.44	58.0	3.51
Sa.Humusaufgabe	7.22	59.4	216.	54.5	192.	14.8	245.	583.	29.2
L-Schicht	.380	12.3	55.5	14.2	6.30	3.98	10.9	64.4	3.96
H-Schicht	6.84	47.0	160.6	40.4	186.	10.8	243.	519.	25.2
Sa.Mineralboden	188.	934.	1859.	449.	203.	217.	17217.	27197.	6424.
90 - 120 cm	53.	211.	372.	86.	14.	38.	5088.	4603.	1774.
60 - 90 cm	49.	201.	426.	93.	17.	40.	4160.	5381.	1608.
40 - 60 cm	31.	139.	245.	62.	16.	31.	2802.	4321.	1007.
20 - 40 cm	31.	190.	335.	87.	39.	46.	2760.	5508.	1089.
0 - 20 cm	24.	243.	482.	121.	116.	63.	2408.	7384.	945.

Tab. 18: Struktur der Bioelement-Vorräte im Bestand
und im Totholz

	Holz	Laub	Wurzeln	Sonstiges	Totholz
Na	72 %	2 %	23 %	3 %	5 %
K	81 %	4 %	10 %	5 %	2 %
Ca	78 %	3 %	17 %	2 %	10 %
Mg	76 %	5 %	15 %	4 %	6 %
Fe	28 %	1 %	70 %	1 %	2 %
Mn	76 %	5 %	15 %	4 %	10 %
Al	38 %	4 %	56 %	2 %	3 %
N	69 %	7 %	21 %	3 %	5 %
P	67 %	7 %	21 %	5 %	5 %
Bio- masse	83 %	1 %	14 %	2 %	5 %

Die Quersummen ergeben mehr als 100 %, da das Totholz nicht zum Bestand gerechnet wird.

normal für die Stufe des unteren montanen Bergwaldes gelten (siehe Tab. II im Anhang).

5.2.2 Vorräte

Über die Höhe der Bioelement-Vorräte im Bestand und im Totholz gibt die Tab. 17 Aufschluß, über deren Struktur die zusammenfassende Tab. 18. Es zeigt sich deutlich, daß der größte Anteil der Vorräte im Holz steckt und somit temporär immobilisiert ist. Allerdings ist dieser Anteil (i.a. 70 - 80 %) etwas geringer als der entsprechende Biomassenanteil. Das Laub hat dagegen einen deutlich höheren Anteil (um 5 % schwankend) als es seiner Biomasse entspricht. Die unterirdischen Bestandteile im Bestand haben je nach Element einen sehr unterschiedlichen Anteil. Die hohen Anteile beim Al- und Fe, wo der Holzanteil dafür weit unter 70 % sinkt, sind mit Vorbehalt zu betrachten, da hier Kontamination bei der Ermittlung der Konzentrationen mitgewirkt haben kann.

Neben dem Bestand befinden sich Vorräte in Höhe von ungefähr 5 % der Bestandesmengen im Totholz im langsamen Abbau. Dieser Anteil entspricht in etwa der relativen Biomasse, nur beim leicht löslichen K ist er geringer, beim Ca und Mn dagegen höher.

Die zusammengefaßten absoluten Mengen zeigen Tab. 19 und Abb. 10 im Vergleich mit anderen Ökosystemen für die Elemente, für die Vergleichsdaten vorliegen. Die Relation der Vorräte im oberirdischen Bestand zu denen des unterirdischen scheint normal (der Vergleichswert aus Puerto Rico erscheint unrealistisch gering). Die Gesamtmengen in San Eusebio liegen dem Durchschnitt für Bergregenwälder nahe. Was dabei die einzelnen Elemente anbelangt, so ist im Wolkenwald der Schwerpunkt zum Kalium verschoben, in dem zum Vergleich aufgeführten Tieflandregenwald in Manaus dagegen zum Stickstoff. Der Totholzanteil ist im Wolkenwald vergleichsweise hoch.

5.3 Bioelemente in der Humusauflage und im Mineralboden

5.3.1 Konzentrationen

Die Tab. 20 zeigt die Konzentrationen in Humusauflage und Mineralboden. In der Humusauflage finden sich für fast alle

Abb. 10 u. Tab. 19: Bioelementvorräte verschiedener
tropischer Waldökosysteme

befinden sich aus drucktechnischen Gründen
in der Tabellenbeilage am Ende des Bandes

Tab. 20: Bioelementkonzentrationen (mg/g TS od. Boden) II

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
Bestand	.036	3.60	2.22	.63	.183	.105	.47	2.74	.164
Humusaufbl.	.190	1.56	5.69*	1.43	5.058	.389 *	6.45	15.35 *	.769
L-Schicht	.062±.036	2.12±.63	10.00±4.37*	2.49±.52	.929±.992	.687±.211*	1.84±1.25	11.05±1.82*	.720±.224
H-Schicht	.234±.118	1.48±.47	6.24±4.62*	1.50±.72	6.180±4.086	.424±.243*	7.71±2.98	13.62±3.16*	.790±.291
Min.Boden	.013	.07	.13	.03	.017	.016	1.20	2.03	.447
0 - 20	.017±.003	.141±.02	.27±.17	.07±.03	.066±.045	.035±.020	1.39±.34	4.30±.76	.540±.197
20 - 40	.014±.004	.085±.02	.15±.11	.04±.02	.017±.009	.020±.010	1.23±.36	2.44±.57	.478±.191
40 - 60	.013±.004	.06 ±.02	.10±.07	.03±.02	.006±.002	.013±.004	1.15±.39	1.77±.48	.412±.137
60 - 90	.012±.003	.05 ±.01	.10±.10	.02±.02	.004±.001	.010±.003	1.05±.36	1.36±.54	.411±.150
90 - 120	.013±.004	.05 ±.02	.09±.07	.02±.01	.003±.001	.009±.001	1.22±.34	1.10±.31	.424±.163

*) Die Werte mit Streuungsangaben stellen Mittel aus den 13 Konzentrationsmessungen dar, die Durchschnittswerte ohne Streuung sind dagegen an den Trockenmassen gewogene Mittelwerte, so daß sie von den arithmetischen Mittelwerten abweichen.

1
0
1

Elemente die höchsten Konzentrationen, nur das Kalium hat im Bestand höhere Werte.

Im Profil nach unten gehend (vom Humus zum Mineralboden und innerhalb des Mineralbodens) findet bei allen Elementen eine Konzentrationsabnahme statt. Die Konzentrationen nehmen bei den meisten Kationen um ca. 98 % ab, beim Stickstoff nur um 93 %. Aluminium nimmt nur auf 16 % der Konzentrationen in der Auflage ab; die P-Konzentrationen verringern sich sogar nur um die Hälfte.

Innerhalb der Humusaufgabe ist die Konzentrationsabnahme nach unten beim Fe und Al nicht gegeben, eventuell durch Komplexbildung mit organischer Substanz bedingt. Die Zunahme bei N und P ist nicht so erheblich und beruht wahrscheinlich auf dem Einbau in Humussubstanz.

Allgemein liegen die Konzentrationen im Rahmen des Normalen. Für Ca und Mg sind sie etwas niedrig; für P dagegen sehr gut.

5.3.2 Vorräte

Tab. 17 zeigt die Vorräte und Tab. 21 die Struktur der Vorräte im Boden. Dabei fällt der hohe Anteil der Vorräte im Mineralboden*) auf. Nur bei K, Ca und Mg ist der Anteil in der Vegetation etwas größer, beim Ca und Mg fast 1/3, bei K über die Hälfte. Beim Kalium befindet sich also der größte Teil im Umlauf, während z.B. Stickstoff und Phosphor fast vollständig im Boden in organische Substanz eingebaut sind. Der Phosphor ist zum größten Teil auch occludiert. Bei den langsamen Abbauraten des Humus im Boden ist damit ein erheblicher Teil der Vorräte festgelegt.

Die Mengen, die sich in der Humusaufgabe befinden, sind sehr klein, mit Ausnahme des Eisens, von dem ein erheblicher Teil in der H-Schicht gebunden ist.

Im Mineralboden hat der Unterboden i.a. den größeren Teil der Vorräte trotz geringerer Konzentrationen. Hier wirken sich vor allem höhere Rohdichte und größere Mächtigkeit aus. Wenn man die Vorräte auf 10 cm Bodentiefe bezieht (siehe Tab. 19)

*) Dabei sei daran erinnert, daß es sich bei den Vorräten für Na, K, Ca, Mg, Fe, Mn u. Al im Mineralboden nur um austauschbare Vorräte handelt; bei N und P jedoch um Gesamtvräte.

Tab. 21: Prozentuale Anteile der Kompartimente am Gesamtvorrat der Bioelemente

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
Bestand	7	58	30	34	16	15	1	4	1
Humusauflage	3	2	7	7	41	5	1	2	.5
L-Schicht	.2	.5	1.9	1.9	1.3	1.4	.06	.2	.06
H-Schicht	2.8	1.5	5.1	5.1	39.7	3.6	.94	1.8	.44
Mineralboden	90	40	63	59	43	80	98	94	98.5
Oberboden	26	17	19	27	33	39	29	45	31
Unterboden	64	23	44	32	10	41	69	49	67.5

verändert sich das Bild schon wieder etwas beim Ca, Mg, K und N. Im Vergleich mit Werten anderer Tropenwälder können die N-Vorräte im Oberboden als normales Mittel angesehen werden, im Unterboden sind sie jedoch außergewöhnlich hoch. Sehr hoch sind auch die P-Vorräte. Hoch wären mit Sicherheit auch die Al-Werte; aber hierfür liegen keine Vergleichswerte vor. Niedrig fallen jedoch gegenüber den anderen Beständen die K-, Ca- und Mg-Vorräte aus. Dabei müssen aber noch die Mengen berücksichtigt werden, die in der Humusaufgabe stecken, denn aus den anderen Beständen (Ausnahme Kolumbien, Magdalenatal) liegen nur Daten für eine Streuschicht mit noch geringeren Vorräten vor.

5.3.3 Statistische Auswertung der Vorräte

Die Tab. III - XI im Anhang zeigen nur die Ergebnisse der statistischen Auswertung der Vorräte in Humusaufgabe und Mineralboden (siehe 3.6). Die Streuungen sind in der Humusaufgabe relativ am größten. Zwischen den einzelnen Elementen gibt es ebenfalls große Unterschiede in ihren Streuungswerten. Hohe Streuungen haben Ca und Mg. Das Eisen streut nur in der Humusaufgabe und im Oberboden sehr stark.

Zwischen den Tiefen waren bei allen Elementen deutliche Unterschiede festzustellen. Dies gilt insbesondere für die Unterschiede zwischen den Vorräten in der Humusaufgabe und dem Ober- und Unterboden, wogegen die Unterschiede zwischen Ober- und Unterboden weniger deutlich hervortraten. Beim Calcium und Magnesium sind letztere überhaupt nicht deutlich feststellbar.

5.4 Unterschiede zwischen den Standortstypen

Diese sind, wie die Tab. 22 zeigt, jedoch nur in wenigen Fällen deutlich feststellbar, wenn man den extremarmen Standortstyp 5, der nur in der Parzelle 12 vertreten ist, außer acht läßt.

Tab. 22: Unterschiede in den Vorräten zwischen den Standortstypen

xx sehr starke Unterschiede
x deutliche Unterschiede

	Na	Ca	Mg	Mn	Al	N	P
L							
H							
0 - 20		x	xx	x			x
20- 40	x		x	x		x	x
40- 60		x	x	x		x	x
60- 90							x
90-120	x		x	x	x	x	x

Abweichungen der Mittelwerte des ST 2 von ST 3

	Na	Ca	Mg	Mn	Al	N	P
L							
H							
0 - 20		x	xx	x			x
20- 40			x	x		x	x
40- 60		x	x	x		x	x
60- 90							-
90-120	x			xx	x	x	x

Abweichungen der Mittelwerte des St 4 von ST 3

	Na	Ca	Mg	Mn	Al	N	P
L							
H							
0 - 20		x	x	x			x
20- 40			x	x		x	
40- 60		x		x		x	x
60- 90							
90-120	x			xx	x	x	x

In der Humusaufgabe treten überhaupt keine deutlichen Unterschiede auf. Im Mineralboden sind jedoch für P in allen Tiefen merkliche Unterschiede vorhanden. Außerdem zeigen im Mineralboden Stickstoff, Mangan und Magnesium Unterschiede in den Vorräten.

Überall, wo derartige Unterschiede auftreten, ist besonders das Verhalten der Standortstypen 2 (Parzelle 1) und 4 (Parzelle 3) interessant, die im Wasserhaushalt ja jeweils eine positive und eine negative Abweichung vom mittleren Typ 3 darstellen. Die Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Bioelement-Vorräte waren jedoch in keinem Fall deutlich. Vom Bioelement-Haushalt her lassen sich die Typen also nicht analog bestätigen.

Sowohl ST 2 als auch ST 4 haben jedoch im Mineralboden im allgemeinen geringere Vorräte als der Standortstyp 3. Die Tabelle 22 zeigt, wo sich die Mittelwerte besonders unterscheiden.

5.5 Repräsentanz der Parzellen 1 und 3 für das Ökosystem

In der organischen Trockenmasse im Boden und in der Humusaufgabe weicht P 1 nach oben, P 3 nach unten von der durchschnittlichen OTM ab. In deren Struktur unterscheiden sie sich jedoch kaum voneinander (siehe Tab. 12).

Auch in den Bioelement-Vorräten weisen P 1 und P 3 z.B. erhebliche Abweichungen von den Durchschnittswerten der 13 Parzellen auf (siehe Tab. 33 und Tab. XXI - XXIX im Anhang). Zwar zeigen die beiden Standortstypen 2 und 4, denen sie angehören, keine deutlichen Unterschiede gegeneinander, so daß beide Parzellen noch vergleichbar bleiben. Ihre Repräsentanz für den Durchschnitt des Ökosystems ist aber nur beschränkt gegeben, da sie sich von den häufigsten Standortstyp 3 bei

Tab. 23: Abweichungen der P 1 und der P 3 vom Mittelwert bei der OTM (t/ha) und den Bioelement-Vorräten (kg/ha)

	P 1	P 3	P 1 - 13
ORG. TROCKENMASSE			
Bestand	428	389	404
Humus	52.5	29.7	38.0
Mineralboden	606	541	583
STICKSTOFF			
Bestand	1271	1180	1107
Humus	567	394	583
Mineralboden	22947	22554	27193
PHOSPHOR			
Bestand	72.0	68.1	66.4
Humus	24.3	15.9	29.2
Mineralboden	4720.	3753	6424
KALIUM			
Bestand	1635	1456	1469
Humus	86.4	34.9	59.4
Mineralboden	985	954	984
CALZIUM			
Bestand	955	878	899
Humus	110	131	216
Mineralboden	642	1025	1859
MAGNESIUM			
Bestand	290	255	254
Humus	47	32	54
Mineralboden	242	252	449
EISEN			
Bestand	170	110	73
Humus	675	65	192
Mineralboden	305	134	202
MANGAN			
Bestand	47.9	42.0	42.5
Humus	8.47	10.7	14.8
Mineralboden	155	155	218
ALUMINIUM			
Bestand	318.7	280.	189
Humus	583	148	245
Mineralboden	1518.7	12215.	17217

den P-, N-, Al- und Mg-Vorräten im Mineralboden merklich unterscheiden. Dies beeinträchtigt über die bereits festgestellten Abweichungen hinaus die Zuverlässigkeit der Bestimmung der Bioelementflüsse auf der P 3 und der P 1.

6. Bioelement-Flüsse

6.1 Bioelement-Flüsse über die organische Substanz

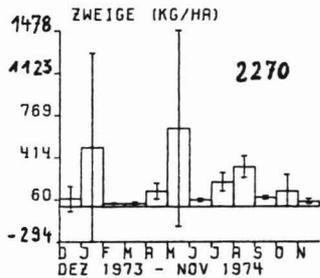
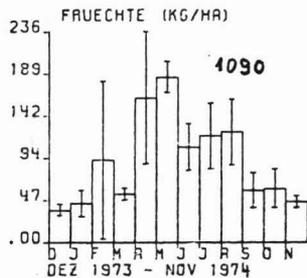
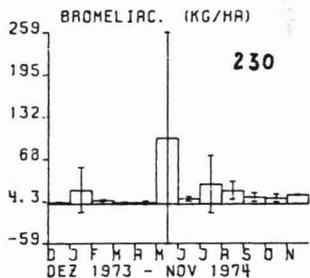
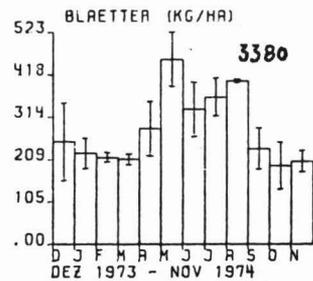
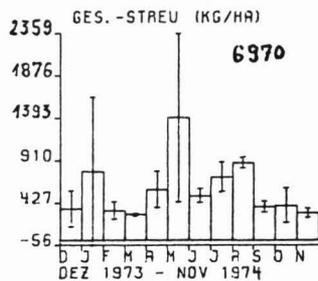
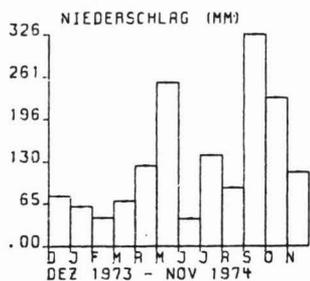
6.1.1 Streufall

6.1.1.1 Jahresgang der Streumenge

Die monatlichen Streufallmengen (Gesamt- und Teilmengen) sind in Abb. 11 u. Tab. 24 vom Dezember 1973 bis November 1974 dargestellt. Die 6,97 t/ha Gesamtstreu verteilen sich auf 3,88 t Laub, 2,27 t Zweige, 1,09 t Früchte und 0,23 t Bromeliaceen. Die Angaben für die Streuung beziehen sich auf die Unterschiede zwischen den drei Meßparzellen mit jeweils 12 Streufängen. Für den Gesamtstreufall weisen die Jahressummen einen Variationskoeffizienten von 22,7 % auf, - für die Blattstreu sogar nur von 14,4 % -, welcher damit geringer ist als für die 12 Wiederholungen innerhalb einer Meßparzelle (27,2 %), der P3.

Das Maximum des Streufalls liegt im Monat Mai, dem Nebenmaximum des Niederschlagsjahresganges. Ansonsten lassen sich, im Gegensatz zum häufig in der Literatur vertretenen Standpunkt (KLINGE/RODRIGUES, 1968; EDWARDS, 1977; NYE, 1961; LAUDELOUT/MEYER, 1954; DOMMERGUES, 1963), keine Beziehungen zur Niederschlagsmenge aufstellen. Die Linearitätsprüfung für die Beziehung zwischen den Jahresgängen von Streu- und Niederschlagsmenge ergab für die lineare Regression nur einen Korrelationskoeffizienten von 0,24 und ein Bestimmtheitsmaß von 0,06. Die quadratische und die kubische Regression waren nicht besser. Die Beziehung zum Niederschlag mag dort, wo ausgeprägte Wechsel zwischen Regen- und Trockenzeit herrschen, gegeben sein. HOPKINS (1966) zeigte jedoch, daß die Jahresperiodizität im Streufall kaum auf einen einzelnen Umweltfaktor zurückgeführt werden kann, da dieser das Endstadium eines komplexen Vorganges darstellt. Die Ausbildung der Trennschicht zwischen Blattstiel und Zweig als letzte Phase ist ebenfalls von verschiedenen Umweltseinflüssen abhängig, wobei aber die Wasserversorgung der Blätter sicher eine erhebliche Rolle spielt. Diese wird im Wolkenwald von San Eusebio aber offensichtlich stärker

ABB.11: NIEDERSCHLAG UND STREUFALL



Tab. 24: Stofftransporte mit der Streu

(Werte in Klammern = prozentualer Anteil an der Gesamtstreu)

	Gesamtstreu	Blätter	Früchte	Bromeliaceen	Zweige
OTM (t/ha und Jahr)	6,97	3,38 (48 %)	1,09 (16 %)	.23 (3 %)	2,27 (33 %)
Na (kg/ha und Jahr)	.27	.14 (52 %)	.04 (16 %)	.01 (5 %)	.08 (28 %)
K (kg/ha und Jahr)	33,06	19,35 (59 %)	7,24 (22 %)	1,01 (3 %)	5,46 (17 %)
Ca (kg/ha und Jahr)	43,11	24,81 (58 %)	5,27 (12 %)	.73 (2 %)	12,29 (29 %)
Mg (kg/ha und Jahr)	14,38	8,80 (61 %)	2,41 (17 %)	.28 (2 %)	2,89 (20 %)
Fe (kg/ha und Jahr)	.80	.41 (52 %)	.17 (21 %)	.03 (4 %)	.19 (23 %)
Mn (kg/ha und Jahr)	3,71	2,27 (61 %)	.46 (12 %)	.07 (2 %)	.90 (24 %)
Al (kg/ha und Jahr)	9,34	6,17 (66 %)	.90 (10 %)	.07 (1 %)	2,20 (24 %)
N (kg/ha und Jahr)	69,10	38,98 (56 %)	16,32 (24 %)	1,02 (1 %)	12,78 (18 %)
P (kg/ha und Jahr)	3,99	2,10 (53 %)	1,10 (28 %)	.08 (2 %)	.70 (18 %)

von anderen Klimaeigenschaften als der Niederschlagsmenge bestimmt, denn eine zufriedenstellende (negative) Korrelation ($r = 0,81$, $B = 0,65$, $\alpha = 0,0014$) ergab sich nur zwischen Blattstreu und relativer Luftfeuchtigkeit. Dies ist ein weiteres Indiz für die große ökologische Bedeutung der Wolkenbildung in dieser Höhenlage und den hohen Grad der Angepaßtheit der Wolkenwaldvegetation. Auch die aus den Klimadaten berechnete Evapotranspiration (s. Kap. 6.2.1.2) weist noch eine gewisse Beziehung zur Menge der Blattstreu auf ($r = 0,64$, $B = 0,41$, $\alpha = 0,02$). Die Gesamtmengen des Streufalls zeigen zu keiner der Klimagrößen eine enge Korrelation. Allerdings liegen keine Messungen über Windgeschwindigkeiten vor, welche den unmittelbaren Zeitpunkt des Abfallens der Streu beeinflussen würden, vermutlich besonders stark bei der Zweigstreu und den Epiphyten.

Die Abb. 11 zeigt weiterhin, daß der Jahresgang der Blattstreu viel ausgeglichener ist als der der Gesamtstreu. Zweige und Bromeliaceen lassen wegen der hohen Streuungen keinen ausgeprägten Jahresgang erkennen. Der Streuanteil der Früchte und Blüten folgt einer eingipfeligen Kurve, die ein Maximum im April/Mai hat, mit ziemlich geringen Streuungen.

Die Tab. 24 zeigt, daß die Blätter den entscheidenden Anteil des Streufalls ausmachen (48 %). Quantitativ unerheblich sind, außer im Mai, Bromeliaceen. Ihre Werte weisen aber große Streuungen auf (VK. der Jahressummen = 77 %), ebenso wie die Zweigstreu, deren Jahressummen einen Variationskoeffizienten von 64 % erreichen, womit diese, da ihr Mengenanteil höher ist (33 %), auch die Streuungen der Gesamtstreu stark beeinflussen. Die Variationskoeffizienten der Jahressummen der Blattstreu sind dagegen erheblich geringer (14 %). Die Früchte und Blüten sind in ihrem tatsächlichen Anteil sicher geringer als hier angegeben (16 %), da ein erheblicher Teil nicht identifizierbarer organischer Kleinteile in dieses Kompartiment miteingeht. Der Variationskoeffizient ihres Jahressummen entspricht etwa dem der Gesamtstreu.

6.1.1.2 Jahresmengen und Jahresgang der Bioelementflüsse mit der Streu

Der Jahresgang der Bioelementflüsse mit der Streu unterscheidet sich im Verlauf kaum von dem der organischen Trockenmasse, da auch die Konzentrationen der Bioelemente keine großen Schwankungen und keinen ausgeprägten Jahresgang erkennen lassen. Lediglich für die Blattstreu ergeben sich stärkere Unterschiede (s. Abb. VI - XIV im Anhang). Die Streuungen für die Wiederholungen sind für die Bioelement-Konzentrationen i.a. geringer als für die Bioelementflüsse. Für deren Jahressummen kann die Streuung (wegen fehlender Proben) nur für Früchte und Zweige ermittelt werden. Sie sind dort erheblich geringer als die entsprechenden Streuungen der organischen Trockenmasse.

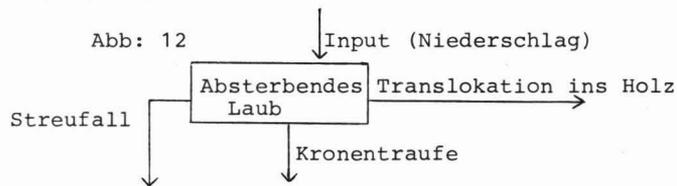
Weiterhin fällt bei den Jahressummen (Tab. 24) auf, daß die durch die Streu transportierten Bioelementmengen in ihrem Verhältnis nicht dem der Trockenmassenanteile entsprechen. Durch die Blattstreu wird ein erheblich höherer Anteil umgesetzt (zwischen 52 und 66 %). Besonders hoch ist der Umsatz über die Blätter für Al, K, Ca, Mg und Mn.

Die Zweigstreu enthält dagegen stets weniger Bioelemente als es ihrem TM-Anteil entspräche. Das ist besonders deutlich bei K, N und P. Die Epiphyten (Bromeliaceen) sind auch in bezug auf den Bioelement-Umsatz unbedeutend. Am höchsten ist ihr Anteil noch beim Natrium, was durch erhöhte Aufnahme aus dem Niederschlag und Nebelausfilterung (s. Kap. 7.7) bedingt sein kann. Die relativen Bioelementmengen im Kompartiment Früchte sind besonders hoch beim Phosphor (28 % gegenüber 16 % TM-Anteil an der Gesamtstreu), aber auch bei K, Fe und N liegen sie über dem entsprechenden TM-Anteil.

Das Verhältnis der jährlich umgesetzten Mengen zu den entsprechenden Vorräten im Bestand zeigt die Tab. 25. Bei Bromeliaceen und Zweigen sind die Werte gering. Hier findet nur geringes Absterben und entsprechend geringer Ersatz statt.

Tab. 25: Umsatzraten der Bioelement- und Trockenmassenvorräte über die Streu

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P	OTM
Blattstreu in % d. Laubmasse	40 %	24 %	87 %	58 %	52 %	91 %	72 %	42 %	35 %	73 %
Zweigstreu in % d. Zweigmasse	4 %	3 %	8 %	8 %	5 %	16 %	18 %	8 %	9 %	5 %
Bromel.streu in % d. Bromel.masse	6 %	5 %	14 %	12 %	7 %	9 %	9 %	9 %	8 %	8 %
Kronenauswaschung (s.Kap.6.2.3) (Kronentr.-Input) in % d.Laubmasse	323 %	85 %		-12 %	-54 %			-1 %	5 %	
Min.Verlagerung i.d.Stamm	-	-		15 %	21 %			31 %	33 %	



Bilanz der Bioelement-Flüsse
im absterbenden Blatt.

Die Bioelemente weichen bei den Bromeliaceen in ihren Verhältnissen nicht stark von denen im Biomasse-Vorrat ab. Etwas geringere Werte dürften auf Auswaschung beim Absterben zurückzuführen sein, ebenso wie bei den Zweigen, wo aber i.a. die Verhältnisse eher höher liegen als das der Biomasse. Dies kann darauf beruhen, daß in der Streu die kleineren Zweige (mit höheren Konzentrationen) einen höheren Anteil einnehmen als im Bestand.

Die Laubstreu soll etwas genauer betrachtet werden. Hier ist die Umsatzrate für die Biomasse mit 73 % schon sehr hoch, d.h. in weniger als anderthalb Jahren wird die gesamte Blattmasse einmal erneuert. Bei den Bioelementen liegt die Rate für Al, Mn und Ca beim gleichen Prozentsatz oder darüber. Bei den anderen Bioelementen kehren mit der Laubstreu erheblich geringere Mengen auf den Boden zurück als es dem Trockenmassenanteil entspräche. Diese Differenz kann durch zwei verschiedene Prozesse entstehen:

- a) Kronenauswaschung (Kronentraufe - Input)
- oder b) Translokation ins Holz.

Der Prozeß der Translokation ist in der älteren Literatur immer sehr stark betont worden und zum ersten Mal von FREY-WYSSLING (1935) in Frage gestellt worden. Von anderen Autoren (TUKEY et al., 1962) (TUKEY/TUKEY Jr., 1969) wird er heute in seiner Bedeutung gering eingeschätzt. Ob in Tropenwäldern die Translokation eine entsprechende Rolle wie in unseren Jahreszeitenklimaten spielt, ist ungeklärt. Hier soll versucht werden, durch einen Bilanzansatz (s. Abb. 12) zu klären, ob Translokation auftritt. Die Differenz zwischen der Menge im Laubanteil, der abstirbt und im Streufall, kann dort nicht durch Kronenauswaschung abgeführt worden sein, wo der Input durch Regen größer ist als die mit der Kronentraufe fortgeführte Menge. Dies ist der Fall beim Mg, Fe und N. Bei diesen Elementen ergibt sich also, wenn die Ausgangswerte richtig sind, zwingend aus der Bilanz, daß eine Translokation ins Holz stattfindet. Diese ist beim Stickstoff nicht unerheblich (31 %). Beim Phosphor tritt zwar eine geringe Kronenauswaschung auf. Sie kann nicht die Differenz abdecken, so daß auch mit einer

hohen P-Translokation zu rechnen ist (33 %). Bei den einwertigen Kationen Na und K sind hohe Auswaschungsraten vorhanden, die die Differenz mehr als abdecken. Das muß nicht ausschließen, daß trotzdem Translokation vorkommt, aber eine Reihe von Gründen (siehe Kap. 7) sprechen für ein Vorherrschen der Auswaschung.

6.1.1.3 Vergleich mit anderen Daten aus den Tropen

Ein Vergleich mit Daten anderer Untersuchungen (Tab. 26) zeigt, daß die Werte aus San Eusebio^{*}) sich insgesamt im gleichen Rahmen wie Werte anderer Bergregenwälder bewegen. Der Vergleich wird allerdings dadurch erschwert, daß es sich bei vielen Angaben nur um Blattstreu handelt. Sie liegen damit über den Werten für trockenere Tiefland-Wälder und geringfügig unter den Werten für Tiefland-Regenwälder. Sie sind etwas geringer als die Werte, die MEDINA (1968) für einen Wolkenwald (allerdings in nur 1000 m ü.NN; bei anderem Baumartenspektrum) in Rancho Grande, Venezuela, festgestellt hat. Sehr niedrig erscheinen jedoch die Werte für die reine Blattstreu.

Für die Bioelementmengen liegen bisher nur wenige Vergleichswerte aus Bergregenwäldern vor. Die Werte aus Puerto Rico liegen in der gleichen Größenordnung, z.T. etwas höher, z.T. etwas geringer. Im Vergleich mit tropischen Tieflandwäldern sind die Mengen der einzelnen Bioelemente i.a. geringer als in der Streu der Tiefland-Regenwälder. Sie liegen eher bei den Werten der trockeneren Wälder. Dies gilt jedoch nicht für Kalium, dessen Mengen in etwa dem Durchschnitt der Tiefland-Regenwälder entsprechen. Es gilt gleichfalls nicht für das Calcium, dessen Werte unter allen anderen Vergleichswerten (abgesehen von den extrem armen Terra-Firme-Wäldern Amazoniens) liegen.

^{*}) Die geringen Unterschiede zu BRUN (1976), zit. in LAMPRECHT (1977), ergeben sich einerseits aus einem um zwei Monate verschobenen Berechnungszeitraum und andererseits aus Abrundungsfehlern bei der vorläufigen Berechnung der Streufallmengen aus den von HOHEISEL überlassenen Felddaten.

Tab. 26: Streudaten tropischer Wälder

befindet sich aus drucktechnischen Gründen
in der Tabellenbeilage am Ende des Bandes

Da der relative Anteil der Blätter an der Gesamtstreu in San Eusebio im Vergleich zu Ergebnissen anderer Autoren gering ist, ist anzunehmen, daß der relative Anteil der Bioelementmengen in der Blattstreu bei diesen Autoren erheblich höher ist als in San Eusebio. Für den Stickstoff ergibt sich z.B. für die Terra-Firme-Wälder (KLINGE/RODRIGUES, 1968) folgendes Verhältnis: Blätter 82 %, Zweige 14 %, Früchte 4 %.

6.1.2 Streuzersatz

6.1.2.1 Abbau der Blattstreu

Die Trockenmassen der Blattstreuexponate zu den verschiedenen Entnahmezeitpunkten sind in Abb. 13 dargestellt. Dabei interessieren weniger die absoluten Trockenmassen, da die Einwaagen weder genau dem Streufall noch der Menge der Humusaufgabe entsprachen und das Ausgangsmaterial keine Streu, sondern frische Blätter waren, so daß die Ausgangswerte ohnehin unberücksichtigt bleiben müssen. Von Interesse ist vielmehr der Verlauf des Abbaus. Auf die Expositionszeit bezogen ergab sich in der Linearitätsprüfung eine lineare Regression ($r = 0,98$, $B = 0,96$), die bei Verlängerung die Nulllinie bei 20 Monaten schneidet. Dies bedeutet, daß nach 20 Monaten die gesamte exponierte Blattmenge abgebaut wäre. Pro Jahr ergibt sich nach dieser Geraden eine Abbaurate von $72,2\%$ *). Es kommt also, wie die Inventur schon gezeigt hat zu einer Streuanreicherung am Boden.

Die Höhe dieser Anreicherung läßt sich als geometrische Reihe nach Integration mit einem Absatz von JENNY et al (1949) ermitteln. Die Höhe der aus der Blattstreu entstammenden Humusaufgabe (F) wäre danach im Jahr t:

$$F = \frac{A (1 - k)}{k} (1 - e^{-kt})$$

A: Jährliche Streufallmenge = 4,7 t/ha/Jahr (die Kompartimente Früchte und Bromeliaceen werden der Blattstreu zugeschlagen, da ihr Abbauverhalten dem der Blätter ähnlicher ist, als dem der Zweige)

*) Die jährliche Abbaurate entspricht dem Abbaukoeffizienten nach JENNY. Dieser errechnet sich aus dem jährlichen Streufall (A) und der Humusmenge im Gleichgewichtszustand (F_e) nach folgender Formel:

$$k = \frac{A}{F_e + A}$$

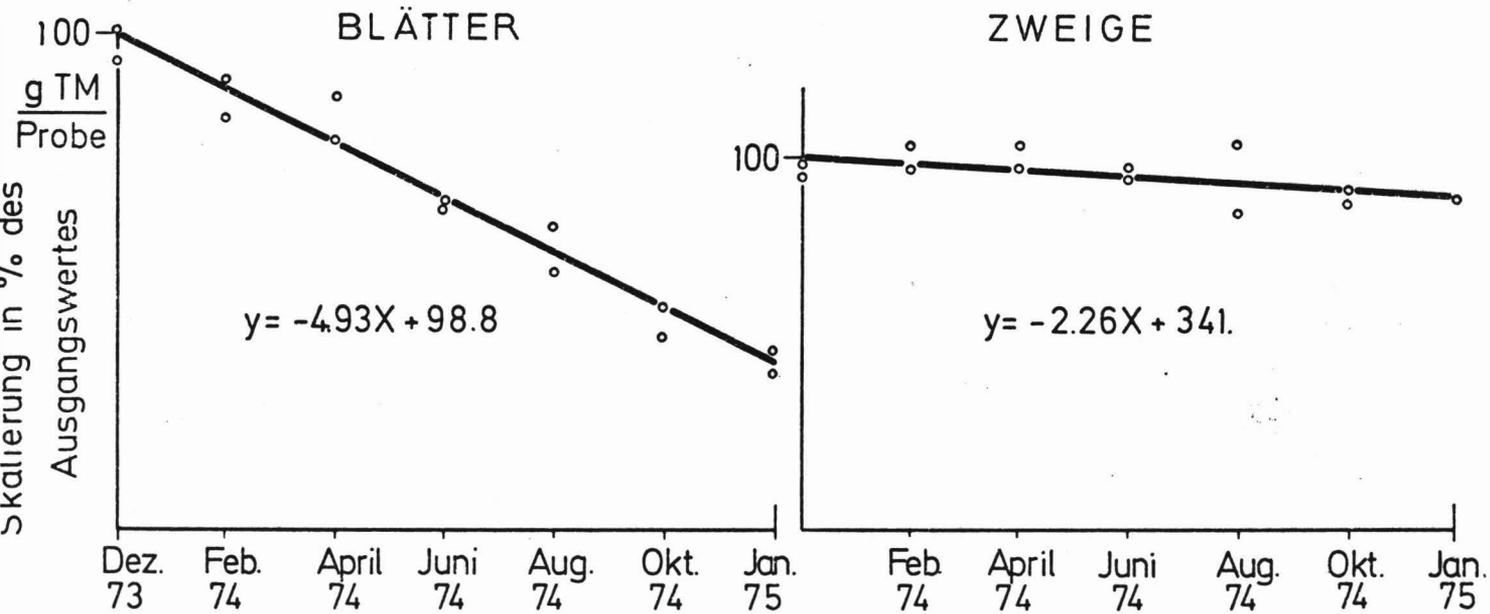


Abb. 13 ABBAUKURVEN DER STREUPROBEN

k: Abbaukoeffizient = 72,2

Daraus ergibt sich durch Iteration (s. Tab. XXX im Anhang), daß nach 12 Jahren ein Gleichgewichtszustand erreicht wird, bei dem Abbau und Nachlieferung ausgeglichen sind und die aus der Blattstreu entstammende Humusaufgabe (F_e) 1,8 t/ha Trockenmasse enthalten würde.

Die Bioelementvorräte in den im Abbau begriffenen Proben ändern sich jedoch nicht im gleichen Maße wie die Trockenmassen (s. Tab. 27). Im allgemeinen besteht in der Blattstreu eine Tendenz zur zusätzlichen Auswaschung von Bioelementen (d.h. die Ausgleichskurven durch die Werte der Bioelementkonzentrationen haben eine negative Steigung (positive Steigung = Erhöhung der Bioelementkonzentration)). Nur bei Mangan ist eine Anreicherungstendenz gegeben, die aber sehr gering ist. Sie bewegt sich im Rahmen der Manganmenge, die in der Ausgangsstreuungen vorhanden war, ohne eine zusätzliche Mn-Zufuhr (z.B. durch Ausfilterung) durch den Bestandesniederschlag. Die Endmenge an Mn liegt noch deutlich unter der Ausgangsmenge, so daß die Konzentrationserhöhung also auf der Trockenmassenverringerung beruht. Die Erhöhung ist so gering, daß sie auch noch innerhalb der monatlichen Schwankungen der Mn-Konzentrationen in der fallenden Blattstreu liegt. Die Werte für die Fe- und die Al-Konzentrationen und deren Ausgleichskurven müssen fehlerhaft sein, da hier die Zunahme den überhaupt möglichen Maximalwert*) überschreitet. Zu erklären wäre dies durch Kontamination mit Mineralboden durch die Spritzwirkung der Regentropfen und mehr noch durch die Wühl Tätigkeit von Regenwürmern.

*) Berechnung der Maximal-Konzentration am Ende der Expositionszeit:

$$\begin{aligned} & \text{Ausgangs-TM (g/Probe)} \times \text{Ausgangskonz. (mg/g TM)} = \\ & \quad \text{Ausgangsmenge (mg/Probe)} \\ & \quad + \text{Gesamtzufuhr durch Bestandesniederschlag} \\ & \quad \quad (\text{kg/ha/Jahr} \times 16^* \text{ mg/Probe/Jahr}) \\ & = \text{Endmenge (mg/Probe)} \end{aligned}$$

$$\text{Endmenge (mg/Probe)} / \text{End-TM (g/Probe)} = \text{Max. Endkonz. (mg/g TM)}$$

* Die Oberfläche der exponierten Proben betrug 0,16 m².

Tab. 27: Auswaschungs- und Anreicherungstendenzen
in den Streuexponaten

	Blätter	Zweige	Gleichgewichtsstreu (140 Jahre)		
			\bar{x}^{KS}	\bar{x}^{KS}	\bar{x}^{KS}
			d.Streu	d.Streusd	d.Streusd
Na	(-) n.s.	(+) n.s.	.0016	.0024	.0050
K	--- ***	--- ***	.20	.04	.042
Ca	(-) n.s.	\square (+) max. überschr. n.s.	.25	.16	.15
Mg	- ***	-- *	.083	.038	.039
Fe	\square (+++) max. überschr. **	\square (+++) max. überschr. n.s.	.0047	.078	.14
Mn	+ *	(+) n.s.	.022	.013	.011
Al	\square (+++) max. n.s. überschr.	(+) n.s.	.0053	.18	.17
N	(-) n.s.	-- *	.41	.47	.42
P	- **	-- ***	.024	.019	.021
				(P3)	(P1-13)

Klammern:

weder Korr.Koeff. noch Bestimmtheitsmaß

über 50; Irrtumswahrscheinlichkeit unter .05

-	Konzentrationsabnahme	0. - 33.3 %	
--	"	33.3 - 66.7 %	Auswaschungstendenzen
---	"	66.7 - 100.0 %	
+	Konzentrationszunahme	0. - 50. %	
++	"	50. - 100. %	Anreicherungstendenz
+++	"	über 100 %	

Werte in \square überschreiten die maximal mögliche
Endkonzentration

6.1.2.2 Abbau der Zweige

Abb. 13 zeigt ebenfalls die Trockenmassen der Zweigstreuxponente zu den verschiedenen Entnahmezeitpunkten. Hier ergab die Linearitätsprüfung eine lineare Regression ($r = 0,50$, $B = 0,25$, $\alpha = 0,07$), nach der die gesamte Zweigmenge nach 151 Monaten (ca. 12 1/2 Jahren) abgebaut wäre. Die jährliche Abbaurrate beträgt für die Zweige 7,96 %. Mit diesem Abbaukoeffizienten und einer jährlichen Zweigstremenge von 2,27 t/ha ergäbe sich nach 137 Jahren eine Gleichgewichts-Endmenge aus dem Zweigabbau von 26,25 t/ha (s. Tab. XXX im Anhang). Dieser Wert kann nur eine sehr grobe Annäherung sein, da die Hochrechnung auf den langen Zeitraum von 137 Jahren mit einem Abbaukoeffizienten erfolgte, der auf einer Regressionsgeraden beruht, die schon eine recht hohe Irrtumswahrscheinlichkeit hat. Für die Entwicklung der Bioelement-Konzentrationen im Abbau der Zweigstreu (s. Tab. 27) gilt ebenfalls, daß die Auswaschungstendenz vorherrscht. Dort wo Anreicherungstendenzen auftreten, ist die Regressionskurve schlecht korreliert und beim Ca und Fe wird auch der mögliche Maximalwert überschritten.

6.1.2.3 Gesamtstreuabbau und Vergleich mit anderen Untersuchungen

Summiert man die aus den beiden Streuabbau-Reihen ermittelten Gleichgewichts-Endmengen ergibt dies eine Humusaufgabe von ca. 28 t/ha. Dieser Wert stimmt erstaunlich gut überein mit der tatsächlich ermittelten Humusaufgabe in der Parzelle 3 (29,7 t/ha), auf der die Abbaukoeffizienten bestimmt wurden. Für den Mittelwert aller 13 Parzellen (38 t/ha) ist diese Übereinstimmung nicht so gut. Wenn man jedoch berücksichtigt, daß Werte aus nur einem Meßjahr mit all ihren Ungenauigkeiten hochgerechnet wurden auf fast 140 Jahre, ist von der Größenordnung her die Übereinstimmung immer noch zufriedenstellend. Dies ist immerhin ein Indiz dafür, daß die Annahme des "Stationären Zustandes" zumindest in bezug auf Biomasseproduktion den natürlichen Verhältnissen entspricht.

Tab. 28: Streuabbau

	Höhe NN	Streufall (t/ha u.J.)	Streuschicht (t/ha)	jährl.Abbau- quotient nach JENNY et al. (1949)
San Eusebio, Gesamtstreu	2300	6,97	38,00	.15
<u>Bergregenwälder</u>				
Mt. Kerigomna, Papua Neuguinea (EDWARDS, 1977): Gesamtstreu	2400 - 2500	7,55	6,46	.54*
Laubstreu		6,35	5,52	.53*
Chinchina, Kolumbien (JENNY et al., 1949):	1630			
Gesamtstreu		10,1	16,5	.38
El Verde, Puerto Rico (WIEGERT, 1970): Laubstreu	460	4,78	5,11	.48
Rancho Grande, Venezuela (MEDINA, 1968)	1000	7,80	-- **	.64
<u>Tieflandregenwälder</u>				
Calima, Kolumbien (JENNY et al., 1949):	30			
Gesamtstreu		8,50	5,04	.63
Forêt du Banco, Elfenbeinküste (BERNHARD, 1970; BERNHARD- REVERSAT, 1972)				
Plateaulage: Gesamtstreu	100	12,3	(3,73)	.77*
Talweglage: Gesamtstreu	50	9,3	(2,21)	.81*
Omo-Reserve, Nigeria (HOPKINS, 1966): Laubstreu		7,2	3,04	.70
<u>Sonst. Tieflandwälder</u>				
Sekundärwald, Ibadan, Nigeria (MADGE, 1965): Laubstreu	250	5,6	2,45	.70*
Mora excelsa, Trinidad (CORNFORTH, 1970)				
sandiger Lehm: Laubstreu	200	7,0	3,94	.64
Sand: Laubstreu	70	6,8	4,16	.62
Sekundärwald, Kade, Ghana (NYE, 1961): Gesamtstreu	150	10,5	2,26	.82*
Sekundärwald, Yangambi, Zaire (LAUDELOUT/MEYER, 1954)	300	12,3-15,3		.76-.63
Trockenwald, Calabozo, Venezuela (MEDINA, 1968): Gesamtstreu		8,2	-- **	.74

*) Die beim Autor angegebenen Koeffizienten sind anders berechnet.

**) Abbaukoeffizient bestimmt durch Hochrechnung aus der Intensität der Bodenatmung

Berechnet nach JENNY et al. (1949) ergibt sich für die gemischte Gesamtstreu als Durchschnitt der 13 Parzellen ein jährlicher Abbaquotient von 15 %. Dies ist im Vergleich mit anderen bekannten Werten (s. Tab. 28) sehr niedrig. Für Bergregenwälder werden Werte bis ca. 60 % berichtet. Die Tiefelandwälder liegen ziemlich einheitlich um 70 %. Dabei stört es den Vergleich, daß oft nur Laubstreu vorlag. Aber auch der Koeffizient JENNY's aus Kolumbien ist noch doppelt so hoch, wie der Wert aus San Eusebio. Die Werte aus San Eusebio entsprechen eher den Verhältnissen in gemäßigten Breiten (mit Werten aus RODIN/BAZILEVICH (1967) berechnete Koeffizienten liegen in dieser Größenordnung). Die Ergebnisse bestätigen aber, daß der Verlauf des Abbaus (ohne Neuzufuhr von Streu) linear erfolgt, wie BERNHARD-REVERSAT (1972) und EDWARDS (1977) in ihren Versuchen gleichfalls festgestellt haben, im Gegensatz zu JENNY et al. (1949), die einen exponentiellen Kurvenverlauf angaben.

Über die Entwicklung der Bioelementgehalte beim Streuabbau läßt sich mit einer gewissen Zuverlässigkeit gemeinsam aus Blatt- und Zweigabbau nur herauslesen, daß beim Kalium eine gesicherte starke Auswaschungstendenz vorliegt. Dies wird auch bestätigt durch einen Vergleich der Äquivalentanteile der entsprechenden Elemente im Streufall und in der Humusaufgabe. Der Äquivalentanteil in der Humusschicht ist erheblich geringer (s. Tab. 27). Gleiches gilt abgeschwächt für Mg und P. Der K-Haushalt kann also auch durch einen relativ langsamen Abbau der Streu nicht negativ beeinflusst werden, im Gegensatz zum N-Haushalt, für den eine Auswaschungstendenz in der Streu nicht deutlich gegeben ist (die Ergebnisse aus dem Abbaubersuch und der Vergleich der Äquivalentanteile widersprechen sich). Es ergibt sich jedoch keinesfalls eine starke Verengung des C/N-Verhältnisses, wie sie SINGH (1969) festgestellt hat.

6.1.3 Zuwachs und Absterben von Bäumen, Abbau von Wurzelstöcken und Stammholz, Wurzelersatz

Der jährliche Holzzuwachs ist vom Institut für Waldbau bestimmt worden. Die genauen Daten sind im Detail noch nicht veröffentlicht. Für die oberirdische Holzmasse kann ein Wert von 4,3 t/ha/Jahr angenommen werden (BRUN, 1976, zit. in LAMPRECHT, 1977)*). Dies sind 1,46 % des Holzvorrates des Bestandes. Geht man von der Bedingung des "Stationären Zustands" aus, müßte der gleiche Prozentsatz an Holzmasse auch absterben und auch der gleiche Prozentsatz an Wurzelstöcken (= 0,56 t/ha/Jahr), so daß jährlich eine Menge von 4,8 t in die Totholz-Fraktion übergeht. Die gleiche Menge müßte dann aus der Totholzfraktion in die Humusschicht übergehen (Zusammenbrechen und Abbau des Totholzes).

Ein jährlicher Abbaukoeffizient für Holz und Wurzelstöcke konnte aber nicht bestimmt werden, da die Abbauversuche wegen der methodischen Ungenauigkeit nach nur einem Jahr keine verwertbaren Ergebnisse brachten. Nach diesen Ergebnissen wäre die Rohdichte der exponierten Stücke nach einem Jahr höher gewesen als die Ausgangswerte. Auch aus der Literatur (DOMMERSGUES, 1963) waren keine Versuche der direkten Bestimmung der Dauer des Absterbens und des Abbaus von Totholz bekannt. Im Laufe dieses Prozesses unterliegt das Kalium jedoch einer Auswaschung, während Calcium und Mangan eine relative Anreicherung erfahren, denn ihre jeweiligen Mengen im Totholz entsprechen nicht dem gleichen Prozentsatz der entsprechenden lebenden Kompartimente (Stammholz + Bäumchen + Wurzelstöcke) wie ihn die Biomasse aufweist.

Tab. 29: Vorräte im Totholz in % der entsprechenden lebenden Kompartimente

	OTM	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
%	7.2	7.3	27.	14.	8.5	2.9	14.	6.0	8.5	8.5
Bioelementfluß mit Totholz (kg/ha/Jahr)		.153	5.76	17.5	3.02	.251	.859	1.31	11.8	.715

*) Dies entspricht einem Derbhollzzuwachs von 5,9 fm/ha/Jahr, was erheblich über dem von KONRAD (1965) für den Wolkenwald in Venezuela genannten Werten liegt (Er gibt 2,5 fm an; allerdings sind nur Stämme über 20 cm BHD erfaßt).

Für den Bioelement-Umsatz über Absterben und Abbau der Bäume sind deshalb zwar 7,2 % der Biomasse der entsprechenden lebenden Kompartimente, aber die Konzentrationen aus dem Totholz in Ansatz zu bringen (s. Tab. 29). Der Differenzbetrag wird durch Auswaschung über die Kronentraufe und den Stammablauf abgeführt und ist also Bestandteil von deren Konzentrationswerten.

Unbestimmt bleibt jedoch noch, obwohl keine unwesentliche Flußgröße, der jährliche Feinwurzelersatz. Zwar liegen schon einige Bestimmungen der Feinwurzelmenngen aus tropischen Regenwäldern vor (insbes. ODUM, 1970; HUTTEL, 1969; KLINGE, 1973; GREENLAND/KOWAL, 1960; LAWSON et al., 1970), aber noch keine Kenntnisse über ihren jährlichen Umsatz. DOMMARGUES (1963) und NYE (1961) gehen von der Annahme aus, daß die Wurzelproduktion (und damit das Absterben) im gleichen Verhältnis zur Wurzelbiomasse stehen muß, wie die Streumenge zu den entsprechenden oberirdischen Biomassen, ohne jedoch diesen Ansatz zu begründen, obwohl Wachstum von Wurzel und Sproß sehr unterschiedlich verlaufen können (KOZŁOWSKI/KELLER, 1966). Bei einer oberirdischen Biomasse von 53,5 t/ha (ohne Stammholz) in San Eusebio und einer Streumenge von rund 7 t/ha und Jahr, also einem oberirdischen Umsatz von 13 %, wäre demnach bei einer Feinwurzelmenge von 24,7 t/ha der Umsatz 3,2 t/ha und Jahr. Aus gemäßigten Breiten ist dagegen bekannt, daß auf nicht besonders gut nährstoffversorgten Standorten die gesamte Feinwurzelmasse einmal pro Jahr umgesetzt wird (ULRICH, 1975). Dies wären in San Eusebio immerhin 24,7 t/ha und Jahr. Der Schätzrahmen ist damit sehr weit abgesteckt. Angenommen wird der Mittelwert von 14 t/ha und Jahr.

Völlig unbekannt bleibt die Menge der Wurzelexkrete. Sie entzieht sich auch einer Schätzung. NYE (1961) hält sie aber größenordnungsmäßig für nicht sehr bedeutend für den Gesamtumsatz. Aus diesem Grund werden sie hier überhaupt nicht berücksichtigt. Für die Bioelemente ergeben sich somit nach Tab. 30 folgende Mengen:

Tab. 30: Bioelementfreisetzung durch Wurzelersatz
(kg/ha und Jahr)

Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
1.03	33.0	61.3	14.1	14.8*	2.09	33.1	89.3	5.36

6.2 Bioelementflüsse über das Transportmedium Wasser

6.2.1 Die Wasserbilanz als Eingangsgröße der Bioelement-Fluß-Bilanz

6.2.1.1 Beurteilung der einzelnen Wasserbilanzkomponenten

6.2.1.1.1 Freilandniederschlag

Niederschlagsmengen

Der Jahresgang der Regenmenge (korrigierte Hellman-Menge) ist in Abb. 14 und in Tab. XXXI im Anhang dargestellt. Der Variationskoeffizient für die drei Wiederholungen der Meßreihen mit Schumm-Regenmessern beträgt 3 %. Diese Streuung dürfte auf den differenzierenden Einfluß der nahen Waldränder zurückzuführen sein, der eine unregelmäßige Niederschlagsverteilung auf der kleinen Meßfläche bewirkte. Die Genauigkeit des Mittelwertes dürfte aber noch besser sein, da die Übereinstimmung mit den Werten des in der Mitte der Parzelle stehenden Hellman-Regenschreibers zufriedenstellend war (s. Kap. 3.3.3.1).

Die beiden Regenzeiten lagen in diesem Jahr im April/Mai und im September/Oktober. Die geringsten Niederschläge fielen in den Monaten Februar und Juni. Mittelwerte aus Beobachtungen aus 6 Jahren an verschiedenen Meßpunkten in der Nähe der Parzellen zeigen im Vergleich folgende Abweichungen. Der April/Mai-Gipfel verteilt sich ziemlich gleichmäßig auf beide Monate, ist insgesamt aber etwa gleich groß. Der September/Oktober-Gipfel existiert als solcher nicht. Das Maximum in der zweiten Jahreshälfte ist in der Spitze geringer als das erste und ist deutlich breiter angelegt (Juli bis Oktober). Die August-Depression fehlt völlig und der Juni hat keineswegs ein Niederschlagsminimum. Jahressumme (1414,9 mm) und Jahresdurchschnitt

* Die Eisen-Werte scheinen überhöht, da auch bereits die Vorräte in den Feinwurzeln erheblich über den bekannten Vergleichswerten liegen (s.Kap. 5.2.1).

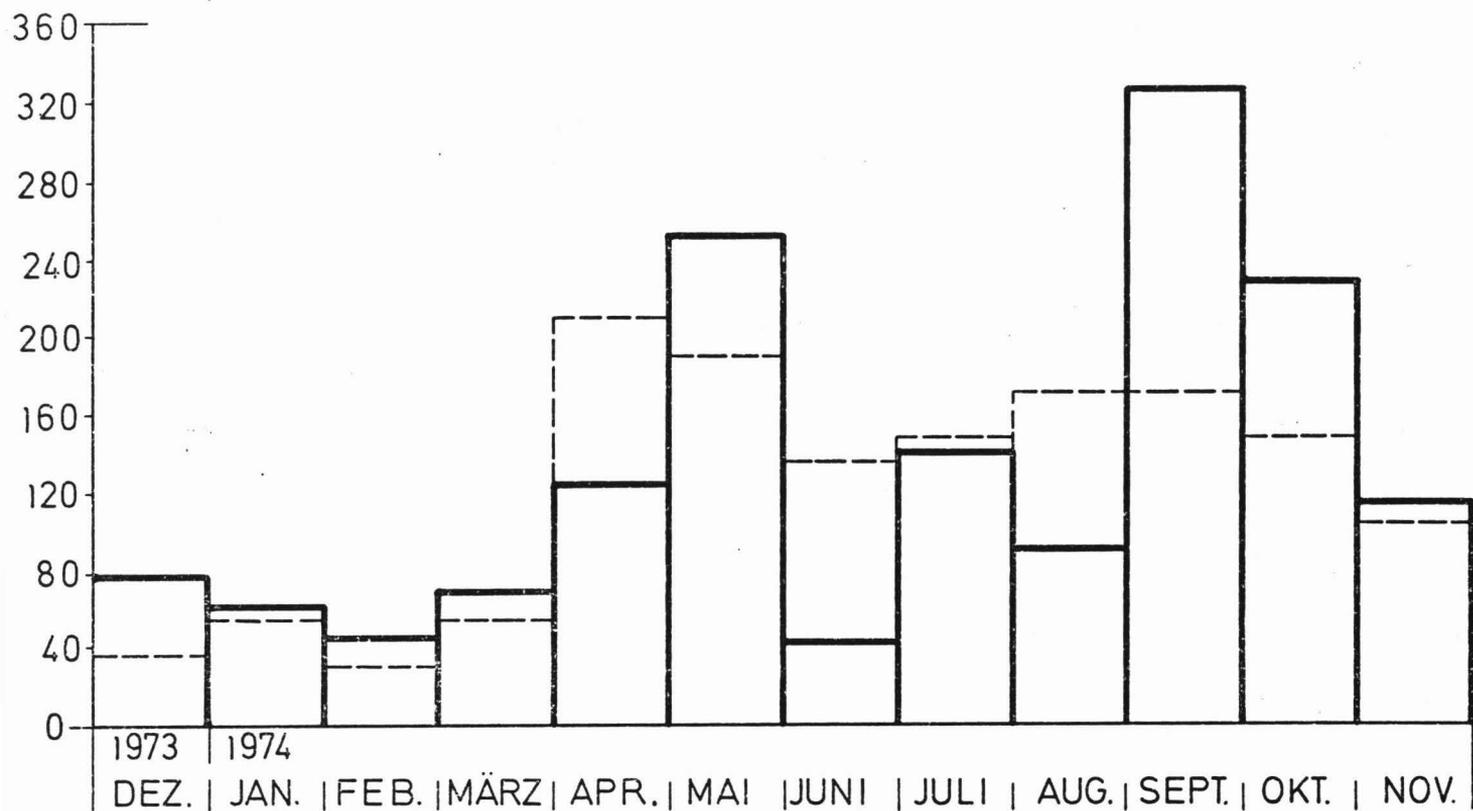


Abb. 14

FREILANDNIEDERSCHLAG 73/74 UND 6 JÄHR. MITTEL

(117,9 mm) liegen etwas unter den Werten von 1973/74 (1576,4 mm bzw. 131,4 mm). Statistisch absichern lassen sich diese Unterschiede jedoch nur für die Monate August und September.

Niederschlagsstruktur

Die Tab. XXXI (im Anhang) zeigt ebenfalls Daten der Niederschlagsstruktur aus dem Beobachtungszeitraum 1973/74. Für den Monat Juni liegen keine Angaben vor, da dieser Monat durch das Fehlen eines Schreibstreifens nicht auswertbar war. Ein Vergleich mit 6jährigen Mittelwerten ist nicht möglich, da nur für das Jahr 1963/64 Schreibstreifen zur Auswertung vorlagen.

Das Februar-Minimum und das September-Maximum der Regenmenge finden sich auch bei der Anzahl der Regentage pro Monat, der Anzahl der Einzelniederschläge pro Monat und bei der Gesamtregendauer pro Monat wieder. Das Nebenmaximum im April/Mai ist nur bei der Regendauer deutlich wieder vorhanden, deutlicher noch bei der durchschnittlichen Regendauer der Einzelniederschläge. Hier liegt jedoch das Hauptmaximum im November. Völlig abweichende Jahressgänge zeigen jedoch die restlichen Komponenten Regenintensität (Regenmenge/Std.), Gesamttrockenzeit pro Monat und Anzahl der Starkregen pro Monat. Die Regenintensität hat ihr Maximum um die Jahresmitte (Mai - Juli), die Starkregen zum Jahresende (September/Okttober). Die Gesamttrockenzeit pro Monat zeigt keine großen Schwankungen und ist zum Ende hin etwas geringer. Die durchschnittliche Trockenzeit zwischen den Einzelniederschlägen variiert stärker. Sie hat ihr Maximum im Februar und ihr Minimum im September.

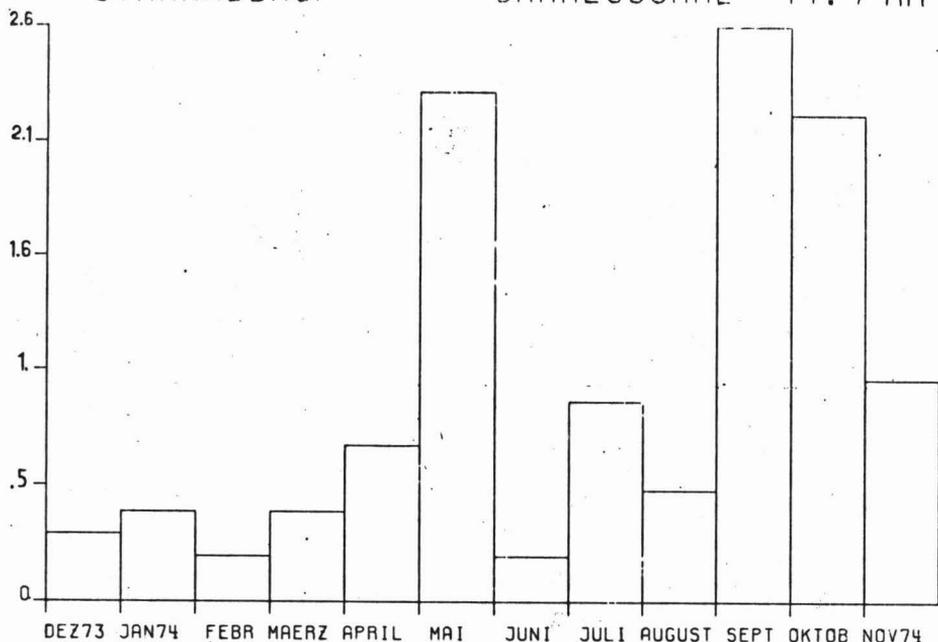
Gesamtbeurteilung

Da der Freilandniederschlag alle anderen Wasserbilanzkomponenten beeinflusst (s. die engen Korrelationen in Kap. 6.2.1.1.2) und er i.a. die Größe ist, über die weitere Betrachtungen an anderen Orten und Zeiten verknüpft werden können, ist die Repräsentativität dieser Messungen von Bedeutung. Der Schwerpunkt des Niederschlages (nach Menge und Struktur) liegt

Abb. 15: Bestandesniederschlag

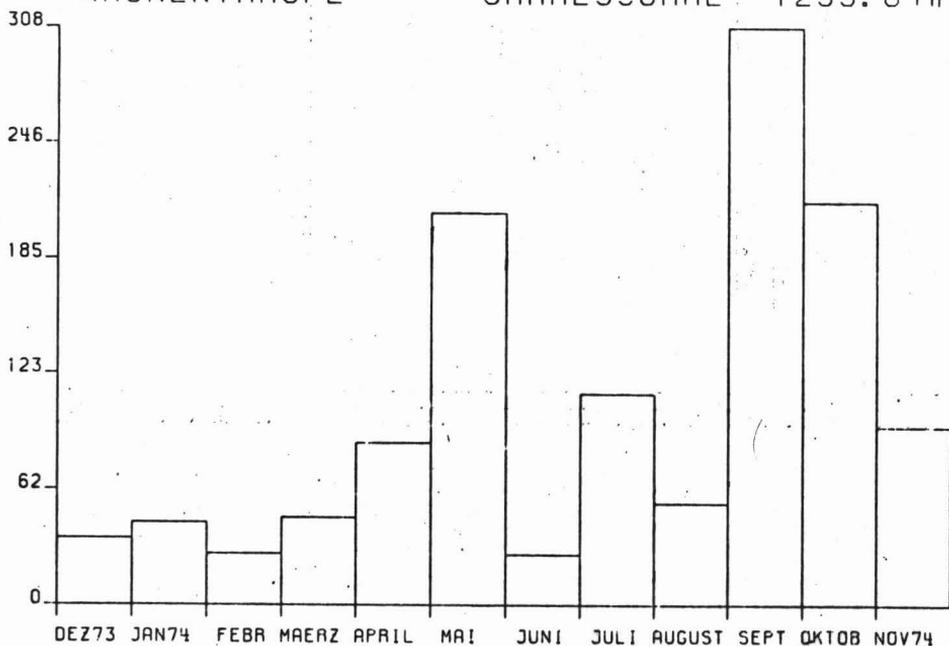
STAMMABLAUF

JAHRESSUMME 11.7 MM



KRONENTRAUFE

JAHRESSUMME 1259.8 MM



1973/74 in der zweiten Jahreshälfte. Im 6jährigen Mittel ist dies jedoch nur ein breites, flaches Nebenmaximum, das zeitlich etwas früher liegt. Auch das Frühjahrsmaximum tritt langfristig etwas früher auf. Insgesamt zeigt der Jahresgang 1973/74 stärkere Extreme. Im 6jährigen Mittel sind die Werte ausgeglichener. Die Jahressummen differieren um etwa 100 mm. Wenn sich diese Unterschiede statistisch auch nur für die Monate August und September nachweisen lassen, kann dennoch nicht das Jahr 1973/74 als sehr typisch gelten, da die mangelnde Signifikanz der Unterschiede vor allem auf der großen Streuung der Werte (geringe Zahl der Beobachtungsjahre, verschiedene Meßpunkte) beruht, nicht etwa auf geringen Differenzen.

6.2.2.1.2 Wasserflüsse im Bestand

Kronentraufe

Der Jahresgang der Mengen der Kronentraufe ist in Abb. 15 und in Tab. XXXII (im Anhang) dargestellt. Sein Verlauf entspricht dem des Freilandniederschlags. Die absoluten Mengen sind jedoch etwas geringer und der Fehler des Jahresdurchschnitts ist etwas größer. Ihre Werte sind mit denen des Freilandniederschlags linear korreliert ($Y = 0,994 X - 25.563$; $r = 0,99$; $\alpha < 0,001$). Die Korrelation zwischen Kronentraufe und Freilandniederschlag nimmt ab, wenn man die 100 einzelnen Meßzeitpunkte betrachtet ($r = 0,93$; $\alpha < 0,001$), was darauf zurückzuführen sein kann, daß sich die zeitliche Verzögerung zwischen Freilandniederschlag und Kronentraufe bei Einzelmeßwerten stärker bemerkbar macht.

Stammablauf

Der Jahresgang des Stammablaufs ist ebenfalls in Tab. XXXII (im Anhang) und in Abb. 15 dargestellt. Sein Verlauf entspricht dem des Freilandniederschlags. Beide sind linear korreliert ($r = 0,98$; $\alpha < 0,001$). Die Jahressumme ist jedoch gegenüber dem Freilandniederschlag unbedeutend (0,7 % von FN). Auch die Monatswerte erreichen nie mehr als 1 % des Freilandniederschlags (Minimum 0,4 %; Maximum 1 %).

Tab. 31: Anteil der unterschiedlichen Stammstärken am Stammabfluß und die Signifikanz ihres Einflusses

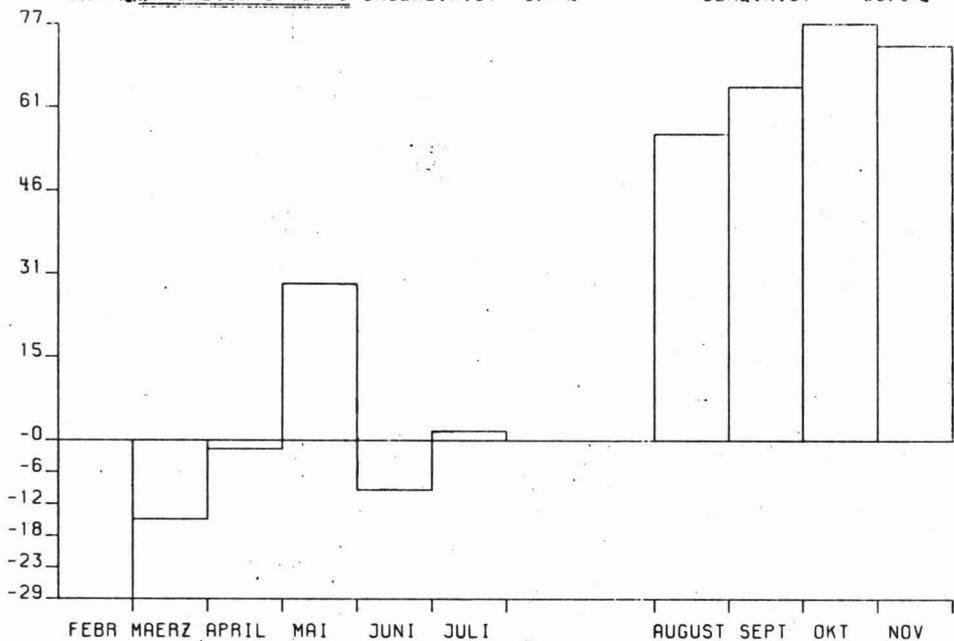
Monat	Anteile auf der 1. Fläche			Unterschied von S 1 zu \bar{x}			Unterschied von S11+S12+S13 zu \bar{x}		
	Stämme 0-5 cm (S13)	Stämme 5-10 cm (S12)	Stämme >10 cm (S11)	t-Wert	FG	Sign.	t-Wert	FG	Sign.
Dez.73	0,4 %	13,6 %	86,0 %	.71	1	n.s.	.71	1	n.s.
Jan.74	1,2 %	26,2 %	72,6 %	.24	1	n.s.	.24	1	n.s.
Febr.	0,7 %	45,5 %	53,8 %	.58	2	n.s.	1.16	2	n.s.
März	0,6 %	32,4 %	66,9 %	1.00	2	n.s.	1.00	2	n.s.
April	0,5 %	31,5 %	68,0 %	1.16	2	n.s.	4.04	2	*
Mai	0,3 %	34,0 %	65,7 %	1.50	2	n.s.	7.50	2	**
Durchschnitt	0,5 %	32,6 %	66,9 %						

Die tatsächlichen Stammablaufwerte sind aber in Wirklichkeit etwas höher als die gemessenen, da nur die Stämme mit mindestens 10 cm Durchmesser erfaßt wurden. In der ersten Teilfläche der Stammablaufmessung wurde jedoch auch der Stammablauf an Stämmen unter 10 cm bestimmt. Er betrug $1/3$ des Gesamtwertes (s. Tab. 31). Daher könnte der wirkliche Wert vielleicht eher bei 0,9 - 1 % des Freilandniederschlages liegen. Die Abweichung der Werte der ersten Teilfläche vom Mittel der 3 anderen Teilflächen sind jedoch (wenn die Stämme unter 10 cm mitberücksichtigt werden) auch nur in den Monaten April und Mai (über 0,5 mm Stammablauf) signifikant. Ohne Berücksichtigung der kleinen Stämme unterscheidet sich die erste Teilfläche überhaupt nicht signifikant vom Mittelwert (t-Test für die Abweichung der Einzelwerte vom Mittel nach PRODAN, 1961) (s. Tab. 31).

Diese für europäische Laubwälder sehr geringen Stammablaufwerte (EIDMANN, 1959, BENECKE, 1976) sind für tropische Regenwälder auch an anderer Stelle berichtet worden (SOLLINS/DREWRY, 1970; HUTTEL, 1971; NYE, 1961). Denkbar wäre eine konsumierende Wirkung des Epiphytenbewuchses. Zur Klärung dieser Frage wurden Ende Juli auf der 1. Stammablauf-Meßfläche alle Stämme mit mehr als 10 cm BHD von jeglichem Epiphytenbewuchs gereinigt. Insgesamt wurden 12,3 kg Orchideen, 44,5 kg Bromeliaceen, 3,9 kg Farne, 59,9 kg Lianen, 10,5 kg Moose und 53,6 kg sonstige organische Substanz (Totholz, Wurzeln, Humus) von den 12 Stämmen auf 100 m^2 abgeerntet (insgesamt 184,6 kg Trockensubstanz). Die Abweichungen des Stammablaufs dieser 12 Stämme vom Durchschnitt der 3 Vergleichsmeßflächen wurde für die unge-reinigte und die gereinigte Periode auf ihre statistische Signifikanz geprüft (t-Test). Für die Monate Dezember 1973 bis Juli 1974 ergaben sich negative und positive Abweichungen (s. Abb. 16 und Tab. XXXIII im Anhang), im Durchschnitt 0,66 mm Abweichung pro Monat. In den Monaten August - November (ge-reinigte Periode) ergaben sich nur positive Abweichungen, im Durchschnitt 1,1 mm pro Monat. Da die zweite Periode auch die höheren Niederschläge aufwies, gibt die prozentuale Abweichung realistischere Werte. Sie betrug ungereinigt 9,1 %

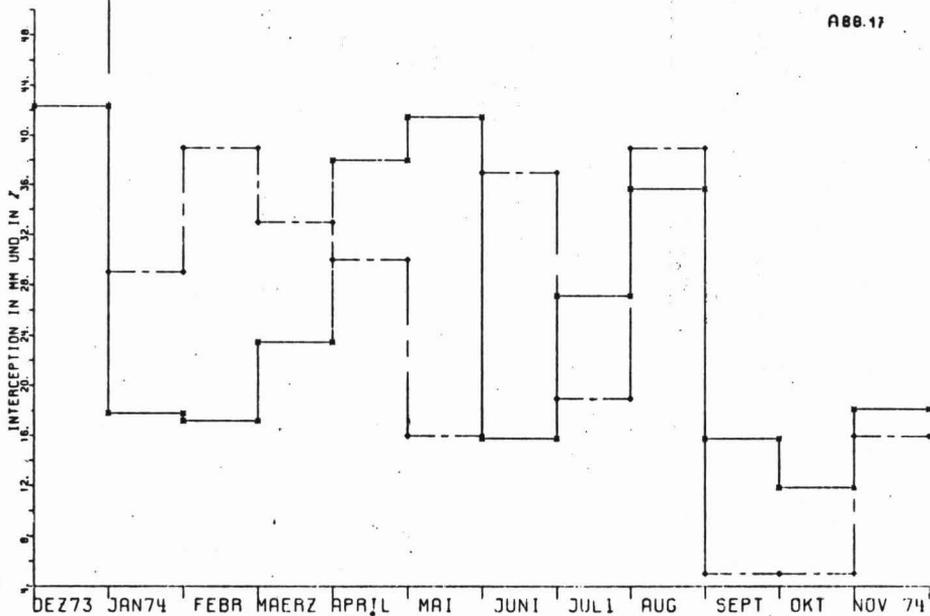
ABB.16: ABWEICHUNG VON 5 UNGEREINIGT 9.1

GEREINIGT 69.5



INTERCEPTION IN MM UND IN % (◆)

ABB.17



und gereinigt 69,5 %. Die Erhöhung des Stammablaufs ist zwar deutlich, statistisch absicherbar ist sie wegen der hohen Streuungen und geringen Freiheitsgrade jedoch nur für den Monat September (bei 5 % Irrtumswahrscheinlichkeit).

Eine zu weitgehende Diskussion der Daten erscheint wegen ihrer mangelnden statistischen Auswertbarkeit nicht angemessen. Bei völliger Vernachlässigung des Stammablaufs, würden die betroffenen Flußgrößen ohnehin nur mit geringen Fehlern belastet (Interception + 3,8 %; Bodeninput: - 0,9 %).

Interception

Tab. XXXIV (im Anhang) und Abb. 17 stellen den Jahresgang der Interception absolut und als Interceptionsrate (% des Niederschlags) dar. Die Interception wird als Bilanzgröße bestimmt:

$$I = FN - (BN + S)$$

Die Jahresgänge von Interception und Interceptionsrate weichen deutlich voneinander und von dem des Niederschlages ab. Die absolute Interceptionsmenge in mm war überhaupt nicht mit dem Niederschlag korreliert (Irrtumswahrscheinlichkeit bei linearem Ansatz = .93). Die Interceptionsrate in % war jedoch negativ gut linear mit der Regenmenge korreliert ($Y = -0,13213X + 44,191$; $r = 0,81$; $\alpha = 0,15$).

6.2.1.1.3 Wasserflüsse im Boden

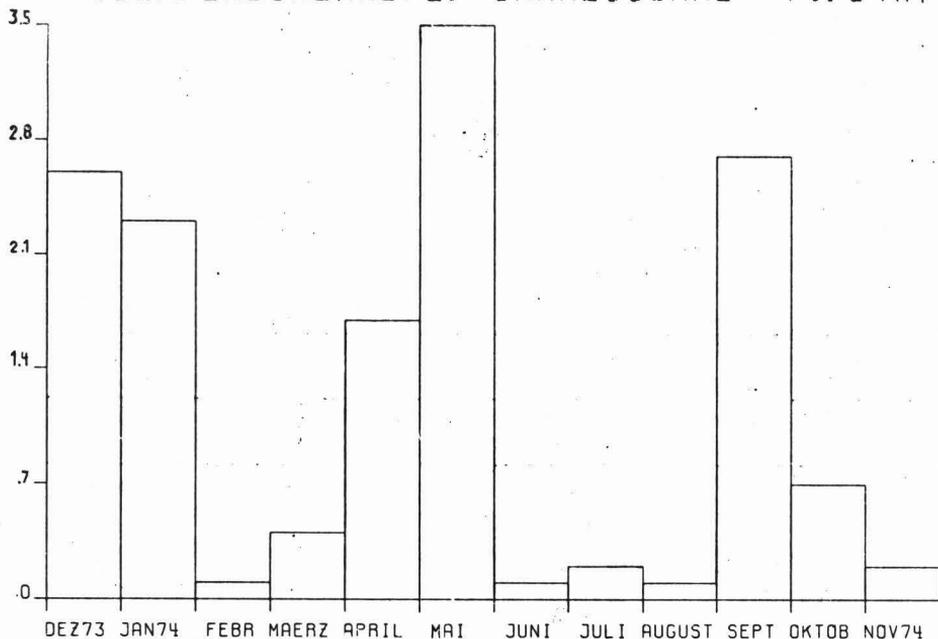
Oberflächenabfluß

Sein Jahresgang ist in Tab. XXXV (im Anhang) und in Abb. 18 dargestellt. Sein Verlauf entspricht in der Tendenz dem Freilandniederschlag, wobei die Monate Dezember/Januar jedoch deutlich abweichen. Seine absolute Höhe ist aber sehr gering und liegt in der Größenordnung des Stammablaufs (0,9 % von FN), wobei Jahressumme und Jahresdurchschnitt einen Variationskoeffizienten von 3 % aufweisen, welcher in den einzelnen Monaten aber bis zu 108 % betragen kann.

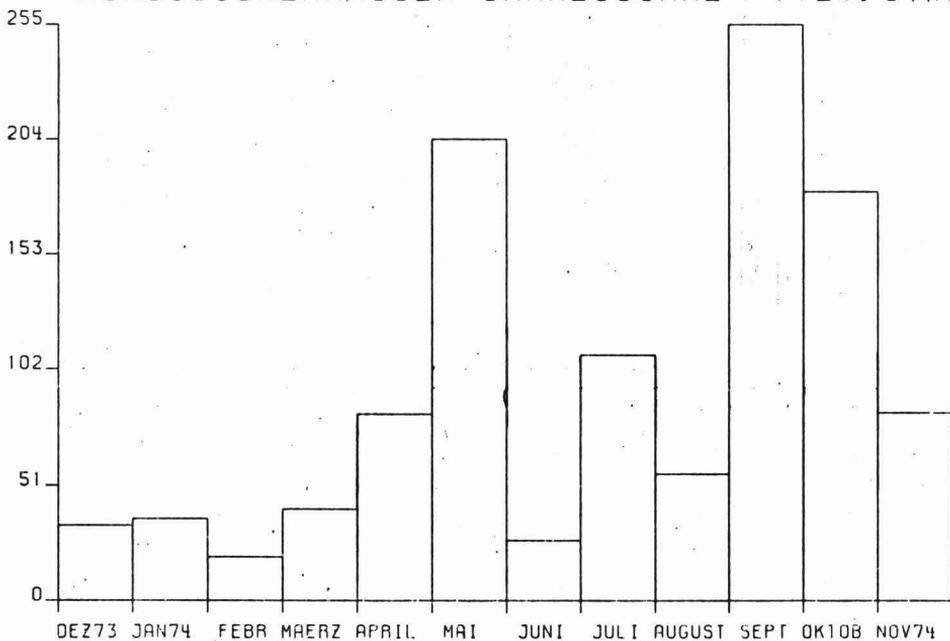
Die Frage, ob es sich beim Oberflächenabfluß um eine in voller Höhe anzurechnende Output-Größe handelt, ist nicht sicher zu

Abb. 18: Bodenwasser I

OBERFLAECHE-NABFL. JAHRESSUMME 14.6 MM



HUMUSSICKERWASSER JAHRESSUMME 1127.9 MM



beantworten, da der oberflächliche Zufluß in die Parzelle nicht bestimmt wurde. Da es sich bei diesem Standort jedoch um eine Mittelhanglage handelt, kann ein Zufluß angenommen werden, so daß in der Bilanz diese Größe entfallen kann, zumal der Fehler bei der betroffenen Bilanzkomponente Bodeninput ohnehin maximal nur 1,1 % betragen könnte. Daneben sind die Werte wegen ihrer hohen Streuung und der zahlreichen systematischen Fehlerquellen von vornherein kaum verwendbar.

Humussickerwasser

Der Jahresgang des Humussickerwassers (s. Tab. XXXV im Anhang und Abb. 18) ähnelt dem des Niederschlages. Es ist linear mit dem Niederschlag korreliert ($r = 0.996$; $a = 0.$). Seine Werte müßten theoretisch mit dem rechnerischen Bodeninput (FN - I) in gleicher Größenordnung liegen, denn Abweichungen könnten nur durch Evaporation aus der Humusaufgabe bedingt sein (keine Evapotranspiration, da die Humuslysimeter nicht durchwurzelt waren). Diese Abweichung liegt jedoch erheblich über dem Wert, der für reine Evaporation im Bestand denkbar wäre, da die gemessene potentielle Verdunstung einer freien Wasserfläche im Bestand nur 57 mm/Jahr betrug (HOHEISEL, 1976). Die tatsächliche Differenz zwischen Bodeninput und Humussickerwasser betrug jedoch 143,6 mm/Jahr. Sie lag damit fast in der gleichen Höhe wie auf dem Kahlschlag (136,4 mm/Jahr). Dies legt nahe, daß die Werte mit einem unbekanntem systematischen Fehler behaftet sind. Zur Quantifizierung waren sie von vornherein nicht geeignet, da wie gesagt, der Entzug durch Wurzeln nicht mit erfaßt wird. Von Interesse sind hier lediglich die Konzentrationen der Bioelemente (s. Kap. 6.2.2).

Sickerwasser in 20 cm Tiefe

Die Meßwerte in 20 cm Tiefe (s. Tab. XXXVI im Anhang) sind eindeutig zu hoch, da sie über dem Bodeninput liegen (Jahressumme des Bodeninputs: 1271,5 mm; Jahressumme des Sickerwassers: 1811,8 mm). Der Überschuß entstammt wahrscheinlich einem vorhandenen Hangwasserzug. Voraussetzung für Hangwasserzug sind

hängiges Gelände, abnehmende Wasserleitfähigkeit in tieferen Bodenschichten (BENECKE, 1976). Diese Bedingungen waren meist erfüllt (die gesättigte Leitfähigkeit betrug nach HETSCH, 1976 in 20 cm Tiefe 2139 cm/Tag, in 45 cm Tiefe 403 cm/Tag und in 90 cm Tiefe 8,4 cm/Tag). Wenn die Saugspannung an der Saugplatte exakt der Saugspannung im Boden an dieser Stelle entsprechen würde, dürfte die Hangwasserbewegung nicht beeinflusst werden. Dies war jedoch nicht der Fall, da die Einstellung der wirksamen Saugspannung an Hand der Tensiometermessungen nur zweimal wöchentlich erfolgte und darüberhinaus keineswegs sicher ist, daß der Mittelwert der jeweiligen 3 Tensiometerablesungen (der Variationskoeffizient schwankt um 22 % im Februar (trockener Monat) und um 39 % im Mai (nasser Monat)) (s. Kap. 8.1.2) der aktuellen Saugspannung in der unmittelbaren Nähe der Platte entspricht. So wird vor allem im Bereich niedrigster Saugspannungen (ganz besonders wenn freies Bodenwasser vorhanden ist), Wasser aus der Umgebung angesaugt, was zu extrem hohen Überschußmengen führen kann, wenn der Vorrat noch durch Hangwasserzufluß ergänzt wird.

Sickerwasser in 90 cm Tiefe

Für die Sickerwassermengen in 90 cm Tiefe (s. Tab. XXXVI im Anhang) gilt ebenso, daß die gemessenen Werte eindeutig zu hoch sind, da sie den Bodeninput übertreffen. Auch ist die Streuung der Werte teilweise recht erheblich, was die Werte zusätzlich unzuverlässig macht. Die Bedingungen für systematische Fehlerursachen (Hangwasserfluß und Saugspannungsdifferenz Platte/Boden) sind auch in dieser Tiefe gegeben.

Hangwasserfluß

Die aus der Profilwand austretenden Wassermengen (s. Tab. XXXVI im Anhang) geben nicht unbedingt einen Anhalt dafür, in welcher Tiefe der störende laterale Hangwasserfluß zu lokalisieren ist, da die Störung durch die Profilwand zu einer Veränderung der Saugspannungsgradienten und somit zu einer zusätzlichen Ablenkung der Wasserbewegung in der Nähe der Profilwand führt.

ABB.19: BODENWASSERRENDRC. JAHRESSUMME 6.9 MM

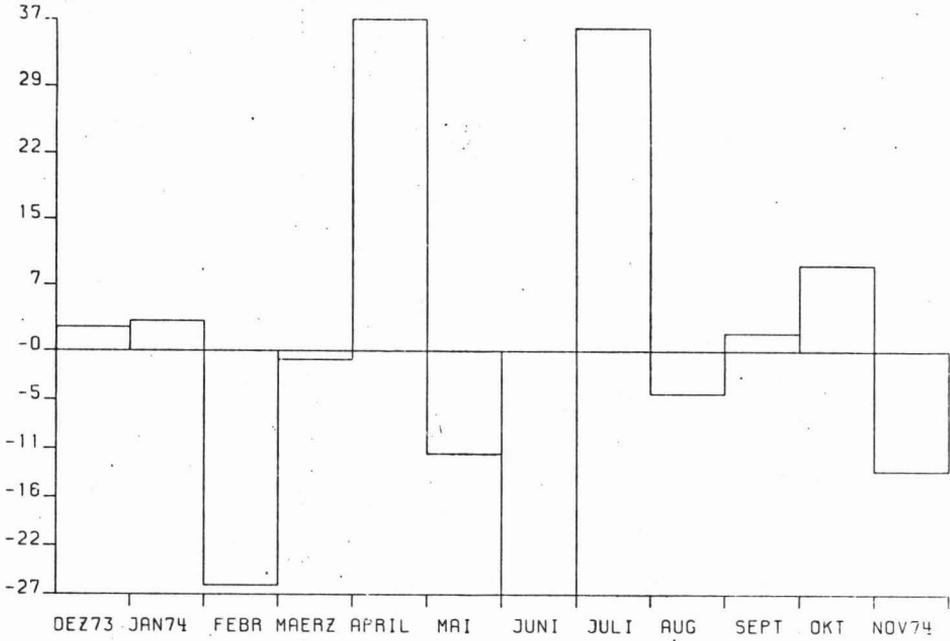


ABB.20:

PF-KURVEN

WALDIP31 (H)

SAUGSPANNUNG

10000 CM WS = PF 4.0 - I 0-20 CM TIEFE = + 20-45 CM TIEFE = X 45-90 CM TIEFE = * 45-90 20-45 0-20

3000 CM WS = PF 3.5 - I 40.4 35.0 32.8

1000 CM WS = PF 3.0 - I 41.3 38.7 39.2

330 CM WS = PF 2.8 - I 45.3 45.3 48.0

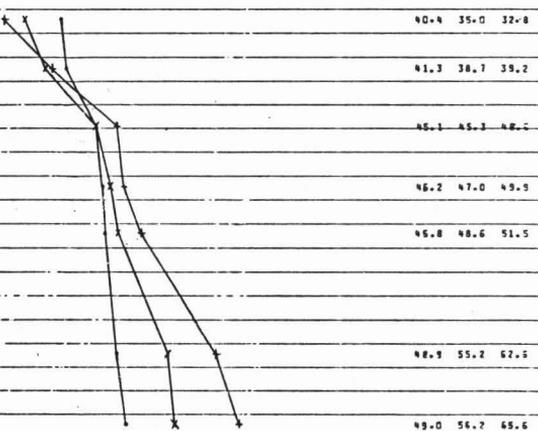
100 CM WS = PF 2.0 - I 46.2 47.0 49.9

50 CM WS = PF 1.7 - I 46.8 48.6 51.5

8 CM WS = PF .7 - I 48.9 55.2 62.6

1 CM WS = PF .0 - I 49.0 56.7 65.6

0 10 20 30 40 50 60 70 80 WASSER GEGHALT Th %

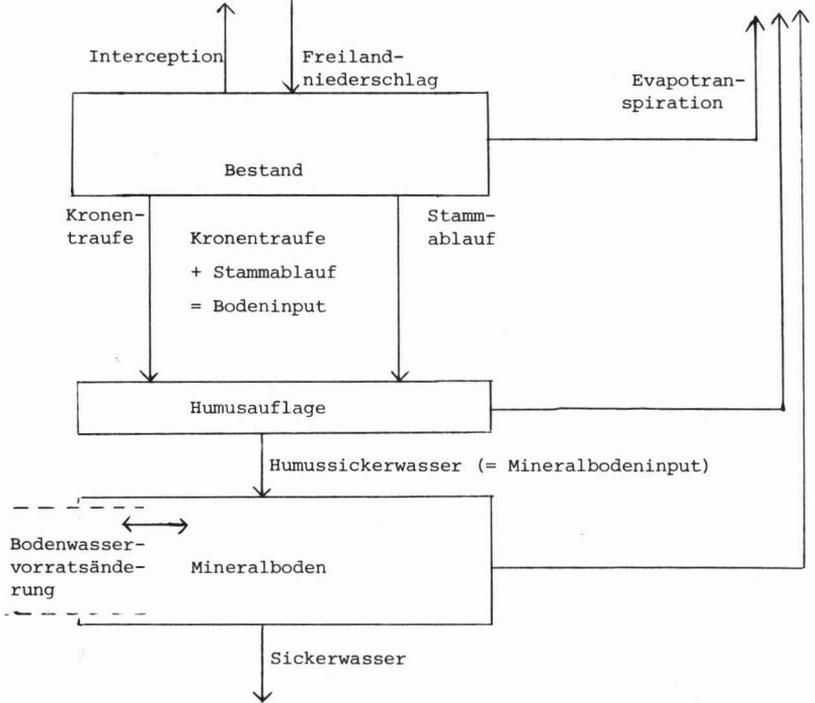


Tab. 32: Vorratsänderungen im Bodenwasser

Zeitraum	mm	Durchschnittlicher Variationskoeffizient der Tensiometer		
		in 20 cm Tiefe	in 45 cm Tiefe	in 90 cm Tiefe
Dez. 73	2,6			
Jan. 74	3,3			
Febr.	-25,9	22 %	30 %	94 %
März	-1,0			
April	36,7			
Mai	-11,3	39 %	67 %	14 %
Juni	-26,9			
Juli	35,7			
August	-4,7			
September	2,0			
Oktober	9,6			
Nov. 74	-13,2			
Jahr	6,9			

Die Änderungen des Bodenwassergehaltes (s. Tab. 32 und Abb.19) sind nicht mit dem Niederschlag korreliert. Die Werte selbst sind mit Vorbehalt zu betrachten, da in ihre Bestimmung nicht nur die zufälligen Fehler der Saugspannungsmessung eingehen sondern auch die Fehler der pF-Kurven-Bestimmung. Die pF-Kurven (s. Abb. 20) wurden ohne Wiederholung bestimmt. Die Streuung ihrer Werte ist somit nicht bekannt. Es ist mit systematischen Fehlern aufgrund folgender methodischer Schwierigkeiten zu rechnen. Zum einen ist die Entnahme der Stechzylinderproben in den humosen und stark durchwurzelten oberen Horizonten kaum ohne Volumensveränderung möglich und zum anderen können in den unteren tonreichen Horizonten Quellungsphänomene die pF-Kurve gerade in den unteren, wesentlichen Bereichen mit geringen Saugdrücken verformen. Die Werte der Wassergehaltsänderungen sind daher nicht unproblematisch, aber meist absolut so gering, daß sie in der Flußbilanz keine großen Fehler hervorrufen können.

Abb. 21: Modellansatz der Wasserbilanz



6.2.1.2 Wasserbilanzansatz und Evapotranspiration

Ausgehend von dem einem Modellansatz der Wasserbilanz (s. Abb. 21) sollte sich die Evapotranspiration als Bilanzgröße ergeben:

$$ETA = \text{Interception} + (\text{Bodeninput} - \text{Bodenwasseränderung} - \text{Sickerwasser})$$

Da jedoch nicht nur die Bestimmung der kleineren Abzugsgröße BW problematisch war, sondern die Ermittlung der Sickerwassermengen total versagt hat, wurde versucht, durch Simulation mit einem Modellansatz von VAN DER PLOEG (VAN DER PLOEG et al., 1977) die Wasserbilanzkomponenten Evapotranspiration und Sickerwasser zu ermitteln. Die Ergebnisse waren jedoch nicht befriedigend, da die bodenphysikalischen Eingangsdaten nicht ausreichend sicher bestimmt waren.

Darauf wurde die potentielle Evapotranspiration aus klimatischen Daten errechnet, um einen Anhalt über die mögliche Größenordnung der tatsächlichen Evapotranspiration zu gewinnen. Einen ersten Hinweis gab die potentielle Verdunstung auf der Kahlfläche, die mit einer Verdunstungswaage (Jahressumme von 678,8 mm) gemessen wurde (HOHEISEL, 1976). Die Berechnungen (siehe Tabelle XXXVII im Anhang) ergeben eine Bandbreite von ca. 650 - 1190 mm. Berechnungen nach der genaueren Penman-Gleichung (PENMAN, 1956) waren wegen fehlender Angaben für die Windgeschwindigkeit nicht möglich.

Zur Berechnung der aktuellen Evapotranspiration wurde versucht, eine Strahlungsbilanz nach folgendem Ansatz zu erstellen (s. Tab. 33):

$$Q = R_s - R_r - R_a + R_g$$

Q = Strahlungsbilanz R_s = Globalstrahlung R_r = Reflektion
 R_a = Austrahlung der Oberfläche R_g = Gegenstrahlung der Atmosphäre

Für die Globalstrahlung lagen Meßwerte mit dem Robitzsch-Gerät vor (HOHEISEL, 1976). Die Reflektion wurde mit 15 % der Globalstrahlung angesetzt, da Messungen nicht vorlagen.

Tab. 33: San Eusebio (8 Grad 37,5 Min. nördl.Br.)
 Evapotranspirationsbestimmung über die
 Strahlungsbilanz (Werte in kcal/cm²/Monat)

Global- strahlung	Rück- strahlung	Gegen- strahlung	Netto- strahlung	Turbulenter Austausch	Evapotranspiration			Evapo- transpir.
					kcal.	mm	monatl. Diff.	
8.1	23.5	21.9	5.3	1.0	4.3	72.7		82.5
							21.4	
7.7	23.4	21.4	4.5	1.5	3.0	51.3		70.6
							12.8	
8.0	21.3	19.8	5.3	1.5	3.8	64.1		82.4
							9.3	
7.7	23.6	22.4	5.2	2.0	3.2	54.8		81.6
							6.2	
8.3	23.2	21.7	5.6	2.0	3.6	6.10		87.3
							42.1	
9.9	24.1	22.8	7.1	1.0	6.1	103.1		110.4
							4.9	
9.9	23.3	21.7	6.8	1.0	5.8	98.2		106.0
							1.5	
10.3	23.8	21.9	6.9	1.0	5.9	99.8		107.4
							8.3	
10.5	24.0	22.5	7.4	1.0	6.4	108.1		115.0
							5.2	
9.7	23.0	21.9	7.1	1.0	6.1	102.9		110.3
							8.7	
8.9	23.8	22.8	6.6	1.0	5.6	94.2		102.2
							23.1	
7.5	23.2	22.0	5.2	1.0	4.2	71.0		80.9
106.3	280.2	262.7	72.9	15.0	57.9	981.4		1136.8

RUTTER (1968) gibt für Laubwälder Reflektionskoeffizienten von 0,17 - 0,20, BAUMGARTNER (1967) für Wald allgemein 0,11, so daß ein in der Mitte liegender Wert von 0,15 realistisch erscheint. Die Ausstrahlung der Oberflächen wurde nach dem Stefan-Boltzmannschen Strahlungsgesetz¹⁾ bestimmt, wobei, da es sich nur näherungsweise um "schwarze Körper" handelt, ein Emissionskoeffizient von 0,97 für den Bestand (DIRMHIRN, 1964 zit. in BAUMGARTNER, 1967) in Ansatz gebracht wurde. Die Oberflächentemperatur wurde BAUMGARTNER (1967) folgend für den Bestand gleich der Lufttemperatur gesetzt. Die Gegenstrahlung der Atmosphäre wurde nach der Formel von ANGSTRÖM (1936, zit. in KRAUS, 1975)²⁾ mit den Konstanten von BOLZ/FALKENBERG (1949, zit. in GEIGER, 1961) berechnet. Eine Kontrollrechnung mit der FEUßNER-Formel (zit. in KRAUS, 1975)³⁾ ergab keine nennenswerten Abweichungen. Messungen für die Lufttemperatur und den Dampfdruck (als relative Luftfeuchtigkeit) in 2 m Höhe lagen vor (HOHEISEL, 1976). Der Einfluß der Bewölkung wurde nach der Formel von BOLZ (1949, zit. in GEIGER, 1961)⁴⁾ ermittelt, wobei keine Wolkenbeobachtungen für San Eusebio verfügbar waren und auf Beobachtungen des Bewölkungsgrades von Mérida zurückgegriffen werden mußte. Die Wolkenart war ständig Altostratus oder Cumulus, so daß durchgehend ein Faktor von 0,20 angenommen werden kann.

1) Boltzmannsches Strahlungsgesetz: $E = \epsilon \sigma T_L^4$

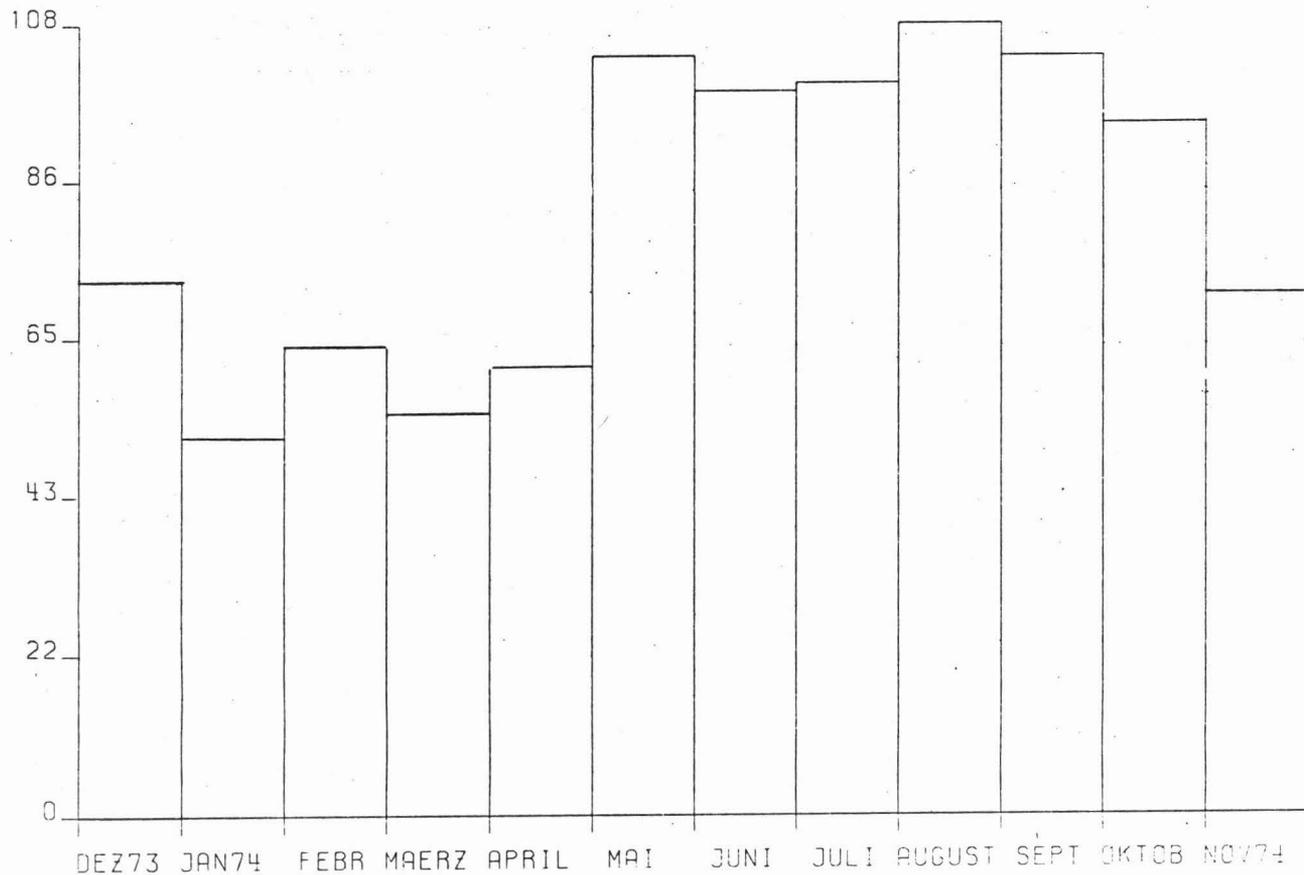
2) Angström-Formel: $A = T_L^4 (0,790 - 0,174 \cdot 10^{-0,055e_L})$

3) Feußner-Formel: $A = T_L^4 (1 - 10^{-0,424e_L^{0,20}})$

4) Bewölkungseinfluß nach Bolz: $A_N = A_O (1 + k N^2)$

E = Emissionskoeffizient; T_L = Lufttemperatur in °K; e_L = Wasserdampfdruck der Luft in Torr; $\sigma = 8,26 (10^{-10}) \text{ cal cm}^{-2} \text{ Grad}^{-1}$; k = Koeffizient für die Wolkenart, N = Bedeckungsgrad

ABB.22: EVAPOTRANSPIRATN. JAHRESSUMME 981.4 MM



Die so gewonnene Strahlungsbilanz ging in folgenden Energiebilanzansatz ein.

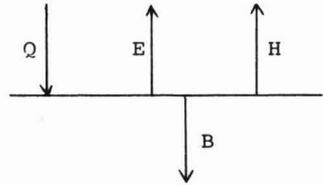
$$Q - E - H - B = 0$$

Q = Strahlungsbilanz

H = turbulenter fühlbarer Wärmestrom
(Lufterwärmung)

B = fühlbarer Bodenwärmestrom
(Bodenerwärmung)

E = Wasserdampfstrom
(Evapotranspiration)

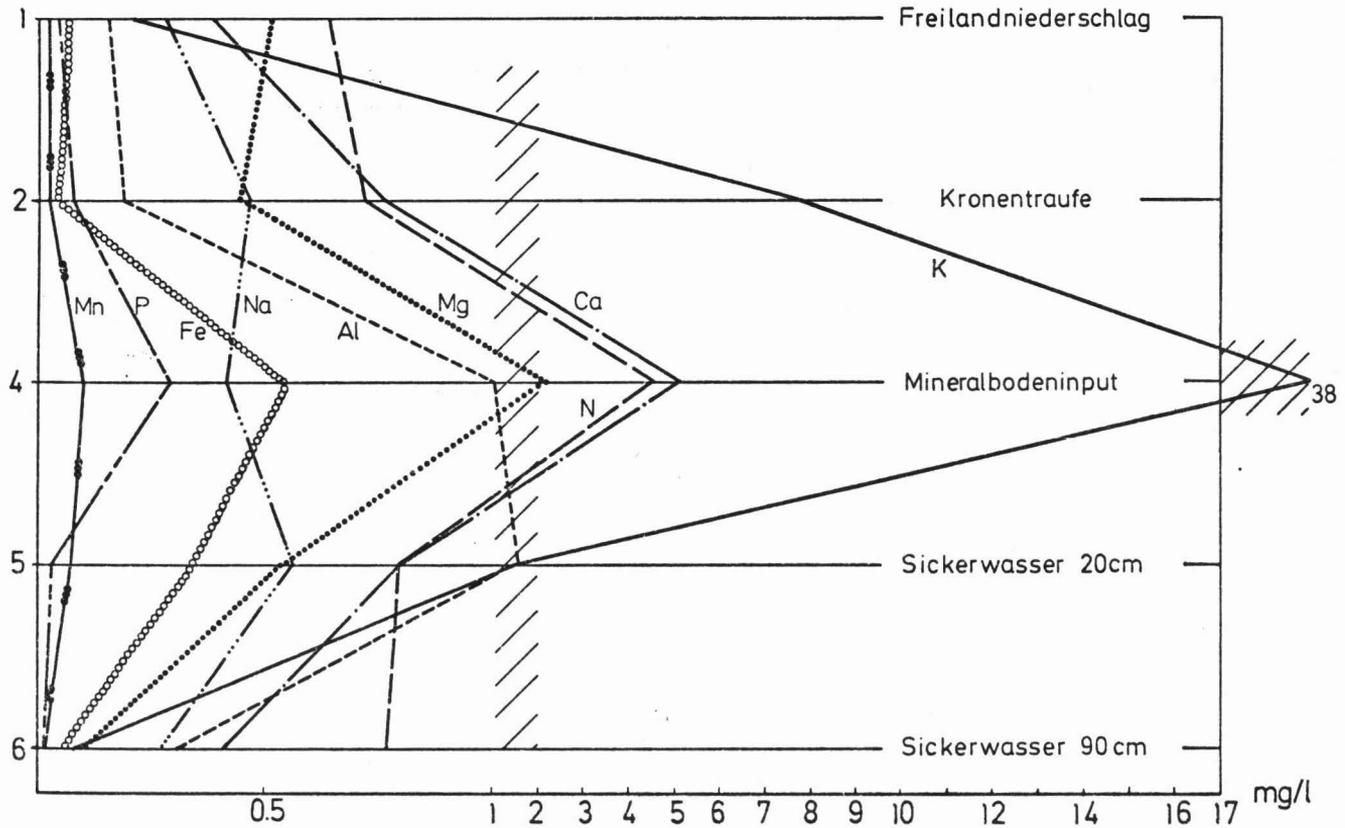


B wurde außer acht gelassen, da über das Jahr hin sein Nettowert fast gleich 0 ist (BAUMGARTNER, 1967). Der turbulente fühlbare Wärmestrom wurde dem Budyko-Atlas entnommen. Dieser Wert stellt aber nur einen Durchschnittswert für verschiedene Vegetationsformen dar. Daraus ergibt sich eine Evapotranspiration von 981,4 mm/Jahr (s. Tab.33 und Abb. 22), die etwas unter dem Wert, der sich nach der empirischen Regression auf die Globalstrahlung nach RUTTER (1968) ergibt, liegt. Die Fehlermarge der Evapotranspirationsbestimmung dürfte jedoch größer sein als es die Differenz dieser beiden Werte angibt, da in dem Energiebilanzansatz eine Reihe schwacher Punkte stecken (zur Fehlerdiskussion siehe Kap. 8.1.1). Insgesamt kann man aber davon ausgehen, daß vom Wald ca. 1000 mm/Jahr durch Evapotranspiration abgegeben werden.

Diese 1000 mm teilen sich auf in die gemessenen 300 mm Interception und 700 mm Transpiration (= Entzug aus dem Boden durch Wurzeln), da die Evaporation des Waldbodens im Bestand wegen ihrer geringen Größenordnung vernachlässigt werden kann. Zieht man diese 700 mm von den ca. 1300 mm Bodeninput ab, kann, da auch die Änderung des Bodenwasservorrates vernachlässigbar gering ist, somit von einer Sickerwassermenge unter Wald von 600 mm/Jahr ausgegangen werden. So können wenigstens in grober Annäherung Mengengrößen für die Bestimmung der Flußgrößen in der Bioelementbilanz gewonnen werden.

Abb. 23

Änderung der Konzentrationen bei der Passage des Wassers durch das Ökosystem



Tab.34: Bioelement-Konzentrationen in den Wasserflüssen (Jahrmittelwerte)
mg/l

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P	pH
(1) Freiland-niederschlag: \bar{x}	.278	.214	.385	.514	.070	.022	.157	.64	.052	4.55
Signifikanz der Unterschiede zw. Monaten	***	***	***	***	***	***	***	**	***	***
(2) Kronentraufe: \bar{x}	.466	7.83	.763	.450	.045	.026	.191	.72	.079	5.62
Signifikanz der Unterschiede zw. Monaten	**	**	**	***	***	**	***	n.s.	***	**
% Abweichung v. (1)	+68 %	+3559 %	+98 %	-13 %	-35 %	+18 %	+22 %	+12 %	+52 %	
(3) Stammablauf: \bar{x}	.356	11.71	1.331	.452	.326	.040	.271	.94	.096	5.92
Signifikanz der Unterschiede zw. Monaten										
% Abweichung v. (1)	+28 %	+5373 %	+246 %	-12 %	+366 %	+83 %	+72 %	+47 %	+84 %	
(4) Mineralbodeninput (Humuslysimeter): \bar{x}	.415	38.39	5.082	2.092	.548	.101	1.059	4.56	.291	5.34
Signifikanz der Unterschiede zw. Monaten										
% Abweichung v. (1)	+49 %	+17839 %	+1220 %	+307 %	+683 %	+359 %	+575 %	+613 %	+460 %	
% Abweichung v. (2)	-11 %	+390 %	+566 %	+365 %	+1118 %	+288 %	+454 %	+533 %	+268 %	
(5) Sickerwasser in 20 cm: \bar{x}	.557	1.38	.803	.552	.345	.076	1.654	.80	.032	4.23
Signifikanz der Unterschiede zw. Monaten	***	***	***	***	n.s.	***	*	n.s.	***	**
% Abweichung v. (4)	+34 %	-96 %	-84 %	-74 %	-37 %	-25 %	+56 %	-82 %	-89 %	
(6) Sickerwasser in 90 cm: \bar{x}	.269	.451	.412	.413	.057	.013	.180	.77	.016	4.92
% Abweichung v. (4)	-35 %	-99 %	-92 %	-95 %	-90 %	-87 %	-83 %	-83 %	-95 %	
% Abweichung v. (1)	-3 %	+111 %	+7 %	-78 %	-18 %	-40 %	+15 %	+21 %	-70 %	
	***	*	*	***	n.s.	**	n.s.	n.s.	*	***

6.2.2 Bioelementkonzentrationen in den Wasserflüssen

6.2.2.1 Vergleich der Konzentrationen zwischen den Flüssen im Ökosystem

Die Tab. 34 und Abb. 23 zeigen den Gang der Bioelementkonzentrationen bei der Passage des Wassers durch das Ökosystem. I.a. werden die Konzentrationen im Bestand und der Humusauf-lage erhöht, um dann im Mineralboden wieder abzunehmen. Diesem Kurventyp folgen die Elemente Mn, P, N, Ca und K. Die Elemente Fe und Mg weichen nur geringfügig von diesem Ver-halten ab. Bei ihnen nimmt im Bestand die Konzentration ger- ingfügig ab, anstatt deutlich zuzunehmen. Zwei Elemente haben ihre höchsten Konzentrationen im Sickerwasser aus dem Oberboden, Al und Na. In der Gleichgewichtsbodenlösung (GBL) haben sie einen weitaus höheren Äquivalentanteil als im Mineralbodeninput (GBL: $X_{Na}^L = 0,04$; $X_{Al}^L = 0,12$; Mineral- bodeninput: $X_{Na}^L = 0,008$; $X_{Al}^L = 0,02$) und bei der Aufnahme durch die Wurzeln werden sie diskriminiert, so daß sie sich in der in diese Bodenschicht eindringenden Lösung anreichern müssen.

Das Kalium erfährt die extremsten Zu- und Abnahmen bei sei- nem Weg durch das Ökosystem. Die hohe K-Anreicherung in der Kronentraufe ist sowohl allgemein (TUKEY Jr., 1970; ULRICH et al., 1973) als auch speziell für die Tropenwälder be- stätigt (MCCOLL, 1970; ZAMIEROWSKI, 1975). Für Podocarpus- arten in Kenia wurde folgende Reihenfolge für das Ausmaß der Bioelementauswaschung ermittelt:

$$K > Ca > Mg$$

Das Natrium erfährt auch einen starken Anstieg bei der Pas- sage durch das Kronendach, wofür vom Bestand aus dem Nebel ausgefilterte Salzaerosole verantwortlich sind (s. Kap. 7.7).

Im Output sind die Konzentrationen i.a. geringer als im Input, wobei die tatsächliche Filterwirkung des Ökosystems aber größer ist als es in den Konzentrationen zum Ausdruck

Tab.35: Mehrweg-Varianzanalyse der Konzentrationen in Lysimeterkerzen und -platten

	pH	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
<u>20 cm Tiefe</u> (6 Termine)										
Termine: Kerze	xx	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	xx	n.s.	x	x	xxx
Termine: Platte	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	n.s.	xxx	x	n.s.	xxx
Termine	xx	n.s.	x	n.s.	n.s.	n.s.	xx	n.s.	x	x
Geräte	x	n.s.	xxx	x	n.s.	n.s.	n.s.	xx	n.s.	n.s.
Interaktion	n.s.									
<u>90 cm Tiefe</u> (5 Termine)										
Termine: Kerze	xxx	n.s.	xxx	n.s.	x	x	xxx	n.s.	xxx	xxx
Termine: Platte	xx	xxx	x	x	xx	n.s.	xxx	n.s.	n.s.	x
Termine	xxx	xxx	x	n.s.	n.s.	n.s.	xxx	xx	xx	xx
Geräte	n.s.	x	x	x	xx	n.s.	xxx	n.s.	n.s.	n.s.
Interaktion	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.x.	x	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

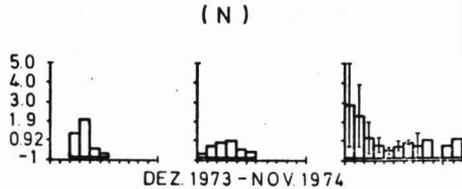
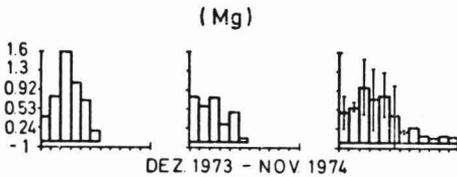
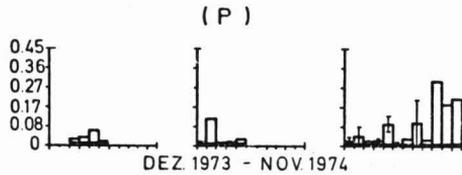
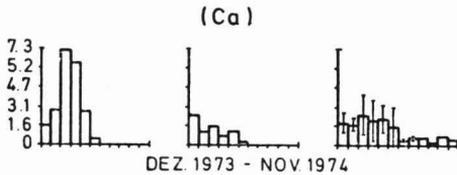
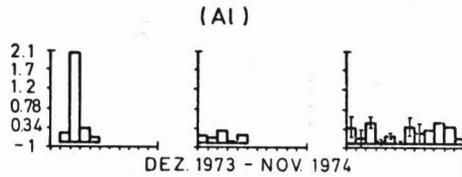
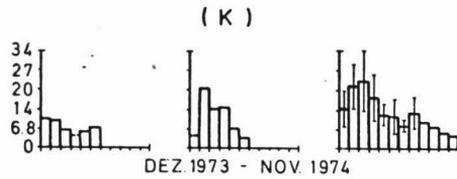
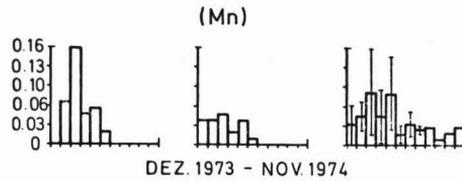
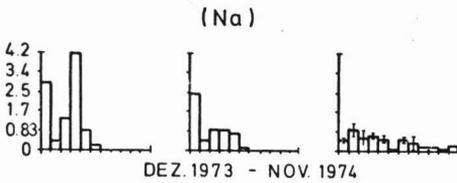
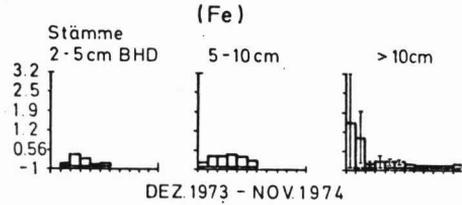
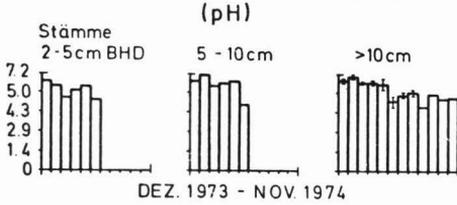
kommt, da die Wassermengen des Outputs viel geringer sind als die des Inputs. Eine prozentual weitaus höhere Konzentration im Output ist nur beim Kalium gegeben, wobei die absolute Konzentration immer noch sehr gering ist. Es kann auch nicht ausgeschlossen werden, daß durch den lateralen Wasserzufluß im Boden eine Verdünnungswirkung ausgeübt wird, die die Konzentrationen im Output senkt. Der extrem niedrige Output einiger Elemente läßt darauf schließen (s. Kap. 7.3).

Die Werte aus den Lysimeterkerzen wurden nicht berücksichtigt, da sich z.T. erhebliche Unterschiede zu den Plattenwerten ergaben (siehe Tab. 35) und die Kerzenwerte unzuverlässiger erscheinen. Ursachen dafür sind die längeren Ausfallzeiten bei den Kerzen und die Beobachtung, daß, trotz Auswaschung der Kerzen, wahrscheinlich ein Kationenaustausch mit dem Keramikmaterial stattgefunden hat, denn die Unterschiede zwischen den Terminen wiesen bei den Lysimeterkerzen geringere Signifikanzen auf als bei den Platten. Der Stammablauf unterscheidet sich von der Kronentraufe durch weitaus höhere Konzentrationen. Dies ist bisher sowohl für die gemäßigten Breiten (TARRANT et al, 1968; DENAYER DE SMET, 1969) als auch für die Tropen (MCCOLL, 1970) bestätigt worden und beruht auf der längeren Kontaktzeit des Wassers mit der organischen Unterlage. Außerdem enthält die Rinde i.a. mehr Verunreinigungen als die glatteren Blattoberflächen. Unterschiedliche Stammstärken haben die Konzentrationen nicht einheitlich verändert (s. Abb. 24), z.T. ist überhaupt keine deutliche Abhängigkeit von der Stammstärke zu erkennen.

6.2.2.2 Einfluß der Epiphyten auf den Stammabfluß

Da ein Einfluß der Epiphyten auf die Stammablaufmenge als sehr wahrscheinlich nachgewiesen wurde und in der Literatur (WITKAMP, 1971) der Einfluß der Epiphyten auf den Bioelement-Kreislauf sehr betont wird, wurden auch die Unterschiede zwischen den Konzentrationen an gereinigten und ungereinigten Stämmen untersucht (s. Tab. 36 und Abb. XV im Anhang). Hier ergibt sich jedoch keine deutliche Tendenz in den

Abb. 24
KONZ. IM STAMMABLAUF



Tab. 37: Bioelementkonzentrationen im Stammbauflauf (mg/l)

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P	pH
(1) gereinigte Stämme	.358	5.68	.715	.158	.073	.033	.280	1.09	.163	5.43
(2) ungereinigte Vergleichs- flächen	.245	5.29	.908	.193	.063	.030	.353	.46	.258	5.29
% Abweichung v. (1)	-23%	-7 %	+27%	+22%	-14%	-9 %	+26%	-58%	+58%	

Unterschieden. Wollte man diese als Entzug oder Abgabe interpretieren, käme man zu sehr unwahrscheinlichen Ergebnissen. Eine konsumierende Wirkung der Epiphyten, die zu erwarten gewesen wäre (bei N deuten die Ergebnisse auch darauf hin), ist jedenfalls mit dem unzureichenden Datenmaterial nicht nachzuweisen.

6.2.2.3 Jahresgang der Konzentrationen

Da dort, wo sie geprüft wurden (s. Tab. 34), die Unterschiede zwischen den Monaten meist hochsignifikant waren, soll im folgenden der Jahresgang der Bioelementkonzentrationen besprochen werden.

Beim **F r e i l a n d n i e d e r s c h l a g** (s. Abb. XVI im Anhang) liegt keine gleichmäßige Tendenz vor. Eine Abnahme zum Jahresende hin, nach Durchlaufen eines Maximums, ist jedoch bei Natrium und den Erdalkalimetallen angedeutet. Die Kalium-Konzentrationen sind mit aller Vorsicht zu beurteilen, wegen der analytischen Schwierigkeiten; die geringen Streuungen beruhen allein darauf. Eine Zunahme zum Jahresende nach Durchlaufen eines Minimums zeigt Al. P steigt am Jahresende stark an.

Die Herkunft der hohen Zink-Werte ist ungeklärt. Bei einer Kontamination durch verzinkten Draht (aus den Schmutzfangsieben der Meßgefäße) müßte jedoch ein Anstieg zum Jahresende

hin (mit zunehmendem Abbau der Plastikumhüllung des Drahtes) erfolgen, der nicht auftritt. Im weiteren wird auf die Schwermetalle im Niederschlag aber nicht eingegangen, da ihre Bestimmung im Zusammenhang mit einer anderen Untersuchung erfolgt.

Bei der *Kronentraufe* (s. Abb. XVII im Anhang) zeigen Alkali- und Erdalkalimetalle eine Abnahme zum Jahresende hin. Diese Tendenz schlägt auch auf die pH-Werte durch. Die Phosphorkonzentrationen steigen dagegen am Jahresende an. Alle anderen Elemente lassen keinen klaren Jahresgang erkennen.

Beim *Stammablauf* (s. Abb. XVIII im Anhang) ist die Situation ähnlich wie bei der Kronentraufe, nur scheint die Abnahmetendenz noch stärker ausgeprägt. Mangan und Stickstoff folgen einem wellenartigen Jahresgang mit Depressionen in den Zeiten hoher Niederschläge.

Der *Mineralbodeninput* (s. Abb. XIX im Anhang) zeigt bei allen Konzentrationen eine Abnahmetendenz; bei Alkali- und Erdalkalimetallen bis zum Jahresende hin, bei anderen, wie Phosphor, mit einem Wiederanstieg in den letzten Monaten

Im *Sickerwasser* in 20 cm Tiefe (s. Abb. XX im Anhang) folgen, bis auf die von N und P, alle Konzentrationen der Wellenbewegung mit den Regenzeitdepressionen. P und N steigen, N nach Abfall in der ersten Jahreshälfte, zum Jahresende hin an. Das *Sickerwasser* in 90 cm (s. Abb. XXI im Anhang) hat zwar deutliche relative (wegen der allgemein geringen Konzentrationen aber absolut unerhebliche) Konzentrationsschwankungen zwischen den Monaten, aber Jahresgänge sind überhaupt nicht oder nur schwach (Erdalkali und Alkali) ausgeprägt. Dies kann neben den geringen Konzentrationen (und damit auch größeren Fehlern) an der ausgleichenden Wirkung des "Filters" Boden liegen. Letzteres würde, um effektiv zu sein, jedoch nicht zu geringe Austauschkapazitäten

Tab. 37 : Korrelationen Wassermenge/Konzentrationen der Flüsse in der P 3

	pH	Typ	Na		K		Ca		Mg		Fe		Mn		Al		N		P		
			Koeff.	T	K	T	K	T	K	T	K	T	K	T	K	T	K	T	K	T	K
Freilandniederschlag		kub.	.08	lin. .44	lin. .47	lin. .15	quadr. .77	lin. .47	quadr. .49	lin. .04	kub. .39	kub. .46									
Kronentraufe		lin.	.26	lin. .53	lin. .52	lin. .51	quadr. .70	lin. .39	lin. .50	lin. .10	lin. .14	lin. .25									
Stammablauf		lin.	.67	lin. .69	lin. .39	lin. .26	lin. .34	lin. .26	lin. .35	quadr. .55	lin. .35	kub. .74									
Humuslysimeter		lin.	.05	lin. .52	quadr. .65	lin. .62	quadr. .87	kub. .70	quadr. .66	quadr. .54	quadr. .63	lin. .01									
Lysimeterplatten in 20 cm Tiefe		lin.	.09	quadr. .73	lin. .66	lin. .66	lin. .59	lin. .12	lin. .55	lin. .36	lin. .12	lin. .29									
Lysimeterplatten in 90 cm Tiefe		quadr.	.49	lin. .33	lin. .16	lin. .21	kub. .53	lin. .21	lin. .09	lin. .10	lin. .02	lin. .09									

< 1 ‰
 < 5 ‰

Irrtumswahrscheinlichkeit

und hohe Kationenbelegung des Austauschers erfordern (JORDAN/KLINE, 1972).

Allgemein zeigt sich, daß im ersten, trockeneren Jahresabschnitt (Dez. 73 bis April 74: durchschnittl. 76 mm NS/Monat) die Konzentrationen höher liegen als im zweiten, feuchteren (Mai 74 bis Nov. 74: durchschnittl. 171 mm NS/Monat). Dementsprechend findet man i.a. auch gute Korrelationen zwischen Wassermenge und Bioelementkonzentrationen (s. Tab. 37). N- und P-Konzentrationen sind relativ unabhängig von der Wassermenge, da sie an die organische Substanz des Bodens gebunden sind und nicht so aktiv an Austauschreaktionen teilnehmen.

Da der Umfang des Kationenumtausches im Boden nicht sehr groß ist (keine hohen Austauschkapazitäten, Austauscher vornehmlich mit Al in selektiver Bindung belegt), wäre auch in 90 cm Tiefe im Boden eine bessere Korrelation der Konzentrationen mit den Wassermengen zu erwarten gewesen. Daß dies nicht der Fall ist (im Gegensatz zu den oberen Bodenhorizonten), ist ein weiteres Indiz dafür, daß bei diesem Sickerwasserfluß störende Fremdeinflüsse (lateraler Wassertransport z.B.) auftreten.

6.2.3 Höhe der Bioelementflüsse mit dem Wasser

Die Bioelementflüsse mit dem Transportmedium Wasser sind in Tab. 38 im Vergleich mit Werten aus anderen tropischen Gebieten dargestellt. Der Vergleich ist dadurch erschwert, daß die Werte mit unterschiedlichen Methoden (Flußmessungen, Analysenverfahren) ermittelt wurden und die Werte durchaus nicht immer auf Messungen aus einem ganzen Jahr beruhen. Die Werte für den Freilandniederschlag liegen für Alkalimetalle und Stickstoff unter den bekannten Vergleichswerten. Die Phosphorwerte sind wohl nur durch Kontaminationen (Insekten in Sammelgefäßen) so hoch (wahrscheinlich auch die hohen Werte anderer Autoren). Die Erdalkali-Kationen entsprechen den Vergleichswerten, Ca jedoch dem Bereich der geringeren Messungen. Die Kronentraufenwerte liegen dagegen alle unter

Tab. 38: Bioelementtransport mit den Wasserflüssen
im tropischen Ökosystem

befindet sich aus drucktechnischen Gründen in
der Tabellenbeilage am Ende des Bandes

den Vergleichswerten. Nur der K-Fluß liegt dort in der Größenordnung bei den meisten der anderen bekannten Werte.

Für den Stammbau liegen quantifizierte Vergleichswerte nur aus Puerto Rico vor. Diese Werte sind sehr hoch, während die eigenen Werte die Ansicht stützen, daß trotz erhöhter Konzentrationen die Mengen gegenüber der Kronentraufe unerheblich sind (i.a. 1 - 1,5 % der Kronentraufe).

Die Tiefenversickerung ist in den Tropen direkt am Standort bisher noch nicht quantitativ bestimmt worden, so daß anwendbare Vergleichsdaten fehlen. Werte, die aus Flußwasseruntersuchungen gewonnen wurden, eignen sich nicht zum direkten Vergleich, da dort, wo bisher Konzentrationen sowohl im Sickerwasser als auch im Flußwasser bestimmt worden sind, immer deutliche Abweichungen auftraten, entweder nach unten (McCOLL, 1970 in Costa Rica) oder nach oben (Flußwassermessungen von BERNHARD-REVERSAT, 1975 und Grundwassermessungen von ROUGERIE, 1970, in der Elfenbeinküste). Eher zu erwarten sind wohl meistens höhere Konzentrationen im Flußwasser, da das Oberflächenwasser, das die Wasserläufe auch aufnehmen, i.a. stärker kontaminiert ist.

Die Werte aus San Eusebio erscheinen jedenfalls sehr niedrig und sind wegen der schon bei der Besprechung der Wassermengen und der Konzentrationen gemachten Vorbehalte sehr fragwürdig.

6.2.4 Die Aufnahme des Bestandes

Die Aufnahme des Bestandes errechnet sich, ausgehend vom Konzept des "Stationären Zustands", als Bilanzgröße der Inputs und der Outputs des Bestandes (s. Tab. 39). Ob bei der Aufnahme eine Diskriminierung gewisser Elemente erfolgt, kann über die Berechnung von Massenflußkoeffizienten geprüft werden (BARBER, 1962). Vereinfacht kann aber auch schon ein Vergleich der Äquivalentanteile von Aufnahme und Bodenlösung Hinweise geben. Dabei soll das Eisen unberücksichtigt bleiben, da sein Wert durch den unrealistischen Wert des Wurzelsatzes verfälscht ist.

Tab. 39 : Bilanzierung der Bioelementflüsse zur Berechnung der Aufnahme des Bestandes (kg/ha/Jahr)

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
Flüsse aus dem Bestand									
Streufall	.27	33.1	43.1	14.38	.80	3.71	9.34	69.1	3.99
Totholzbildung	.15	5.8	17.5	3.02	.25	.86	1.31	11.8	.72
Wurzelersatz	1.03	33.0	61.3	14.10	14.80*	2.09	33.10	89.3	5.36
Kronentraufe	4.39	69.7	6.9	3.34	.47	.24	2.26	8.5	1.38
Stammablauf	.03	1.0	.1	.04	.02	.003	.03	.1	.02
Sa.	5.87	142.6	128.9	34.88	16.34*	6.90	46.04	178.8	11.47
Flüsse in dem Bestand									
Freiland-Niederschlag	3.26	2.6	5.6	5.23	.90	.23	2.43	9.9	1.10
Aufnahme	2.61	140.0	123.3	29.65	15.44*	6.67	43.61	168.9	10.37

* unrealistisch hoher Wert

Äquivalentanteile von	Na	K	Ca	Mg	Mn	Al	N	P
in der Aufnahme	.005	.267	.235	.056	.013	.083	.322	.020
im Sickerwasser in 20 cm*	.095	.326	.137	.094	.013	.283	.137	.005
und im Sickerwasser in 90 cm*	.104	.176	.136	.052	.007	.078	.407	.021

Aus diesen Werten ergibt sich, daß Na und wahrscheinlich auch Al bei der Aufnahme diskriminiert werden, während Ca, N und vor allem P selektiv aufgenommen werden. Diese Ergebnisse entsprechen zum größten Teil den in Wäldern temperierter Regionen berechneten Massenflußkoeffizienten (PRENZEL, 1977).

7. Beurteilung der einzelnen Modell- und Bilanzansätze

7.1 Kenngrößen für die Beurteilung von Ökosystemen

In Tab. 40 sind einige Kenngrößen für die Kennzeichnung des Ökosystems zusammengestellt. Dabei ist der entscheidende Gesichtspunkt, das Verhältnis von Vorratsgrößen zu Flußgrößen und die Beziehung des Ökosystems zu seiner Umwelt.

Eine häufig benutzte Größe zur Kennzeichnung der Umweltbeziehungen ist die Halbwertszeit der Vorräte im Ökosystem. Zu ihrer Ermittlung werden im Simulationsversuch alle Inputs in ein System gestoppt und ausgerechnet, wann die Vorräte die Hälfte ihres Ausgangswertes erreicht haben (JORDAN/KLINE, 1972). Da wegen der Unsicherheiten im Modell für den Wolkenwald von San Eusebio keine Simulationen durchgeführt wurden, kann der Inputquotient (Definition siehe Tab. 40) als Ersatzgröße einen gewissen Aufschluß geben, zusammen mit der Umlaufzeit (Def. siehe Tab. 40) des Gesamtsystems und der Output-Bilanz (Def. siehe Tab. 40). Die Verhältnisse im System selbst werden durch den Internen Umsatz (turnover) charakterisiert. Entscheidend sind dabei das Verhältnis der beteiligten

* Problematisch wird die Bestimmung der Konzentrationen in der Lösung, die die Wurzel als Nährlösung umgibt. Die GBL ist in diesem Fall weniger angebracht, da aufgrund sehr schneller Wasserflüsse sich im Boden kaum ein Gleichgewicht einstellen wird. Daher sind die Sickerwasserkonzentrationen in Ansatz gebracht worden, wobei die Konzentrationen in 20 cm Tiefe bedeutender sind, da auch die Hauptwurzelmasse im Oberboden konzentriert ist.

Tab. 40: Kenngrößen zum Bioelement-Haushalt im Wolkenwald im Vergleich mit einem montanen und einem Tiefland-Regenwald

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
(1) Vorrat im Bestand (kg/ha)	15	1469	899	254	74	43	189.	1107.	66.
(2) Vorrat im Boden (Mineralboden + Humusschicht) (kg/ha)	195.	1043	2076	504	395	232	17461.	27780.	6453.
(1) / (1+2)	.07	.58	.30	.34	.16	.16	.01	.04	.01
(3) Interner "turnover" (kg/ha/Jahr)	2.6	140.	123	30.	15.	7.	46.	169?	10.
Streufall in % v. (3)	10.	24.	35.	49.	4.	56.	21.	41.	35.
Wurzelzersatz in % v. (3)	39.	23.	50.	48.	94.	31.	76.	53.	47.
Holzabbau in % v. (3)	6.	4.	14.	11.	2.	13.	3.	7.	6.
Kronenauswaschung in % v. (3)	45.	49.	1.	-	-	-	-	-	2.
(4) Input (kg/ha/Jahr)	3.3	2.6	5.6	5.2	.9	.2	.2	9.9?	1.
Inputquotient: * (1)/(4) (Jahr)	5 1/2	10 1/2	7 1/2	8 1/2	5	6 1/2	4.	6 1/2	6.
Interne Umlaufzeit: ** (1)/(3) (Jahre)	4 1/2	565	161	49	82	183	79	112	66.
(5) Output (kg/ha/Jahr) = externer Turnover	1.3	2.2	1.7	.6	.3	.1	1.	5.1	.3
Output-Bilanz (%): *** $\frac{(4)-(5)}{(4)} \times 100$	+151	+18	+235.	+710	+261	+149	+150.	+94	+285.
Umsatzquotient: (3)/(5)	2	64	74	46	62	72	45	33.	40.
Umlaufzeit **** (San Eusebio)	47	848.	1062.	733	1612	1543	4331	2319.	6050.
Umlaufzeit (Tiefland-Regenwald, Panama)	13	424.	169.	73 1/2	4 1/2	200			587.
Umlaufzeit (Montaner Regenwald, El Verde)	15		58.	66.					

* Da Halbwertszeiten (JORDAN/KLINE, 1972) nicht durch Simulation bestimmt werden konnten, wird ein Inputquotient ermittelt, der mit der internen Umlaufzeit verglichen werden kann.

** Interne Umlaufzeit wird abweichend von der Definition von JORDAN/KLINE (1972) für "turnover time" berechnet. Anstatt durch die Gesamtsumme der Flüsse, die den Bestand verlassen, zu dividieren, wird nur durch die Aufnahme dividiert, da der Niederschlaginput nicht immer direkt am Umsatz im Bestand teilnimmt.

*** Die Bilanzwerte sind für San Eusebio wahrscheinlich zu hoch, da die Outputgrößen wahrscheinlich zu gering sind.

**** Umlaufzeit = Vorrat im Gesamtsystem/Gesamtoutput (In San Eusebio sind die Werte wahrscheinlich zu hoch, da die Outputgrößen zweifelhaft sind)

Flüsse und die Interne Umlaufzeit (Def. siehe Tab. 40). Für den Vergleich von Ökosystemen sind die Umlaufzeit und der Umsatzquotient (Def. siehe Tab. 40), der das Verhältnis des internen und des externen Umsatzes beschreibt, wichtige Größen. Leider ergeben sich nur wenige Vergleichsmöglichkeiten, da es vor allem an exakten Bestimmungen des Outputs mit dem Sickerwasser mangelt.

7.2 Stickstoff (s. Abb. 25)

Beim Stickstoff sind nur 4 % der Gesamtvorräte im Bestand angelegt (siehe Tab. 40). Dementsprechend ist der Bodenvorrat, wie auch bei anderen tropischen Bergregenwäldern, sehr hoch. Der Input mit dem Niederschlag ist nicht sehr hoch, aber trotzdem werden dem Boden mit Streu und Wurzelersatz jährlich sehr große Mengen zugeführt (Auswaschung findet nicht statt). Nach dem vorliegenden Standardmodell müßten diese Mengen über den internen "turnover" aus dem Boden aufgenommen werden, da die Aufnahme von Luftstickstoff nicht erfaßt wurde. Aus anderen Untersuchungen ist jedoch bekannt, daß die N-Fixierung von erheblicher Bedeutung sein kann. Zwar sind unter den erfaßten Waldbäumen keine Leguminosen (HOHEISEL, 1976) und die Wurzelknöllchen von Podocarpus enthalten keine Stickstoff fixierenden Symbionten (FURMAN, 1970). Es ist jedoch denkbar, daß die von RUINEN (1956) festgestellte N-Fixierung durch epiphyllisch lebende Mikroorganismen eine bedeutende Rolle spielt. Bei Untersuchungen in El Verde, Puerto Rico fixierten in der Phyllosphäre lebende blaugrüne Algen immerhin 61 kg N/ha/Jahr (EDMISTON, 1970). Um einen entsprechenden Betrag würde sich dann der Input erhöhen und der interne "turnover" verringern. Unbedeutend dürfte aber die N-Fixierung durch heterotrophe Bakterien im Boden sein.

Die Vorräte, die im Bestand gebunden sind, entsprechen dem Niederschlagsinput von 112 Jahren. Die interne Umlaufzeit beträgt dagegen nur 6 1/2 Jahre oder etwas mehr, je nachdem, wie viel N-Fixierung in Ansatz gebracht wird.

ABB. 25 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : N
 PARZELLE 1 - 13

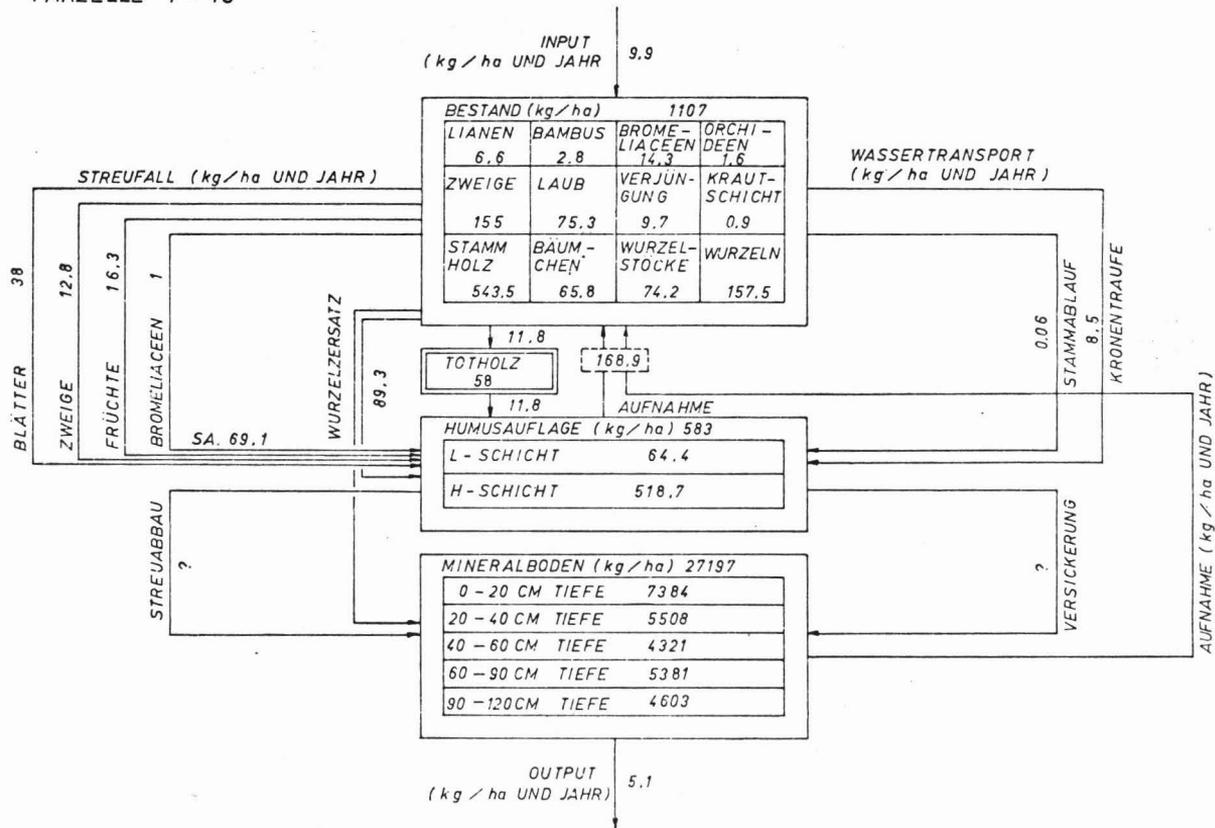
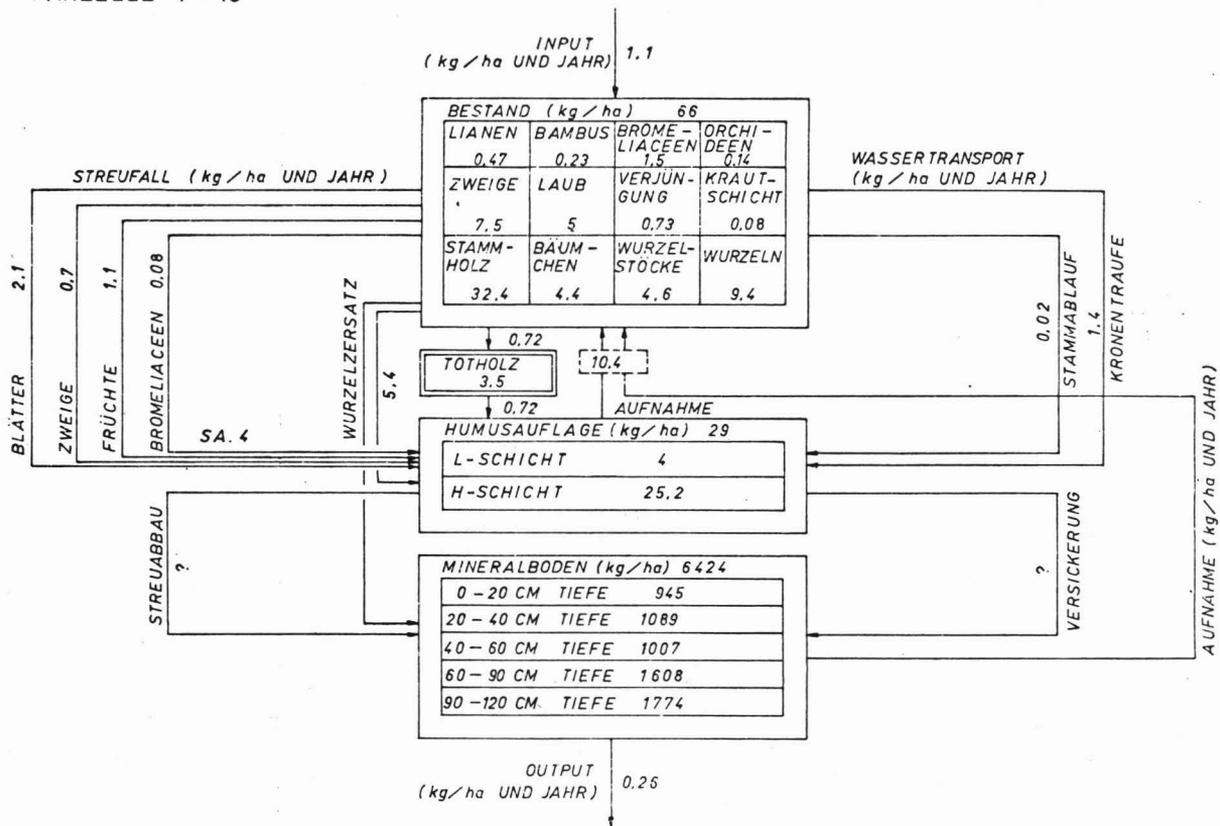


ABB.26 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : P
 PARZELLE 1 - 13



Der Output ist geringer als der Niederschlagsinput. Die Ursache dafür dürfte eine durch niedrige pH-Werte, geringe Temperatur (auch in 5 cm Bodentiefe nie über 12^o C) und verzögerten Streuabbau geringe Nitrifikation sein. Denitrifikationsverluste können durchaus auftreten, da in einigen wenigen Monaten mit hohen Niederschlägen sicher zeitweilig anaerobe Bedingungen geherrscht haben. Sie dürften aber weit unter der Fixierungsrate der Mikroorganismen im Bestand liegen (in El Verde betragen sie ca. 35 % der Fixierung durch die epiphytischen Mikroorganismen). Die Ammoniumfixierung dürfte als zusätzliche Outputgröße keine erhebliche Rolle spielen, da die Tonminerale vorwiegend kaolinitisch sind (HETSCH, 1976). Beide Größen würden den Output schätzungsweise im Maximalfall verdoppeln. Die Umlaufzeit (turnover time) für dieses Ökosystem würde dann immer noch bei über 1000 Jahren liegen. Die Verluste würden dabei immer noch unter dem Input liegen, so daß im Boden eine Tendenz zur N-Anreicherung besteht.

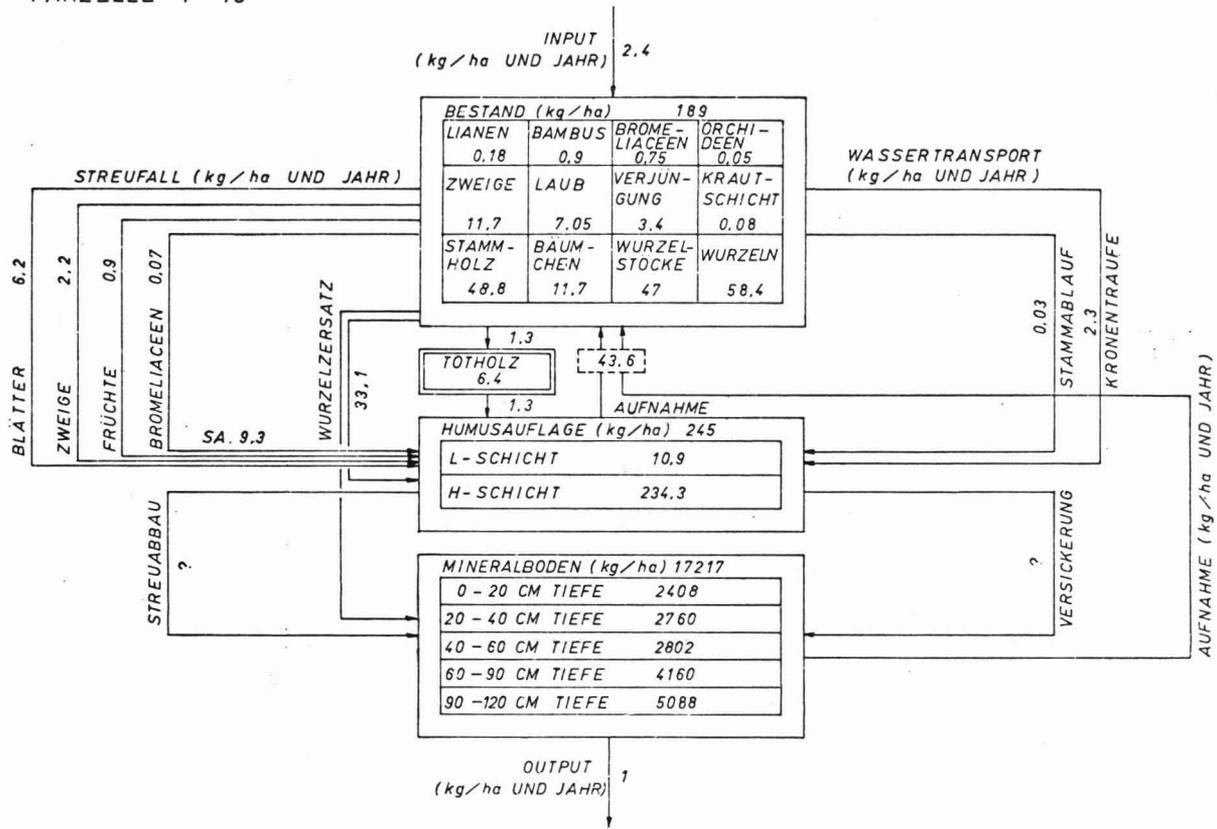
7.3 Phosphor (s. Abb. 26)

Die Gesamtvorräte des Phosphors sind nur zu 1 % im Bestand gebunden. Die Werte für den Input dürften durch Kontamination etwas erhöht sein. Sie erreichen in etwa 66 Jahren den Wert des Bestandesvorrats; sie betragen 1/10 des internen "turnover", zu dem im wesentlichen Streufall und Wurzelzersatz beitragen. Die interne Umlaufzeit beträgt 6 Jahre. Der interne "turnover" ist 40 Mal größer als Umsatz des Gesamtsystems. Dort beträgt die Umlaufzeit ca. 6000 Jahre, da der Output sehr gering ist. Der Input beträgt tatsächlich sicher nicht das 3-fache des Outputs, aber es wird auch keine Verarmung im Boden stattfinden, sondern eine schwache Anreicherung, wobei daran erinnert werden soll, daß ein erheblicher Teil des P im Boden als occludiertes Phosphat festgelegt wird.

7.4 Aluminium (s. Abb. 27)

Die Al-Vorräte liegen zu 1 % im Bestand und zu 99 % als austauschbares Al im Boden vor. Die Höhe der Gesamtvorräte im

ABB. 27 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : AL
PARZELLE 1-13



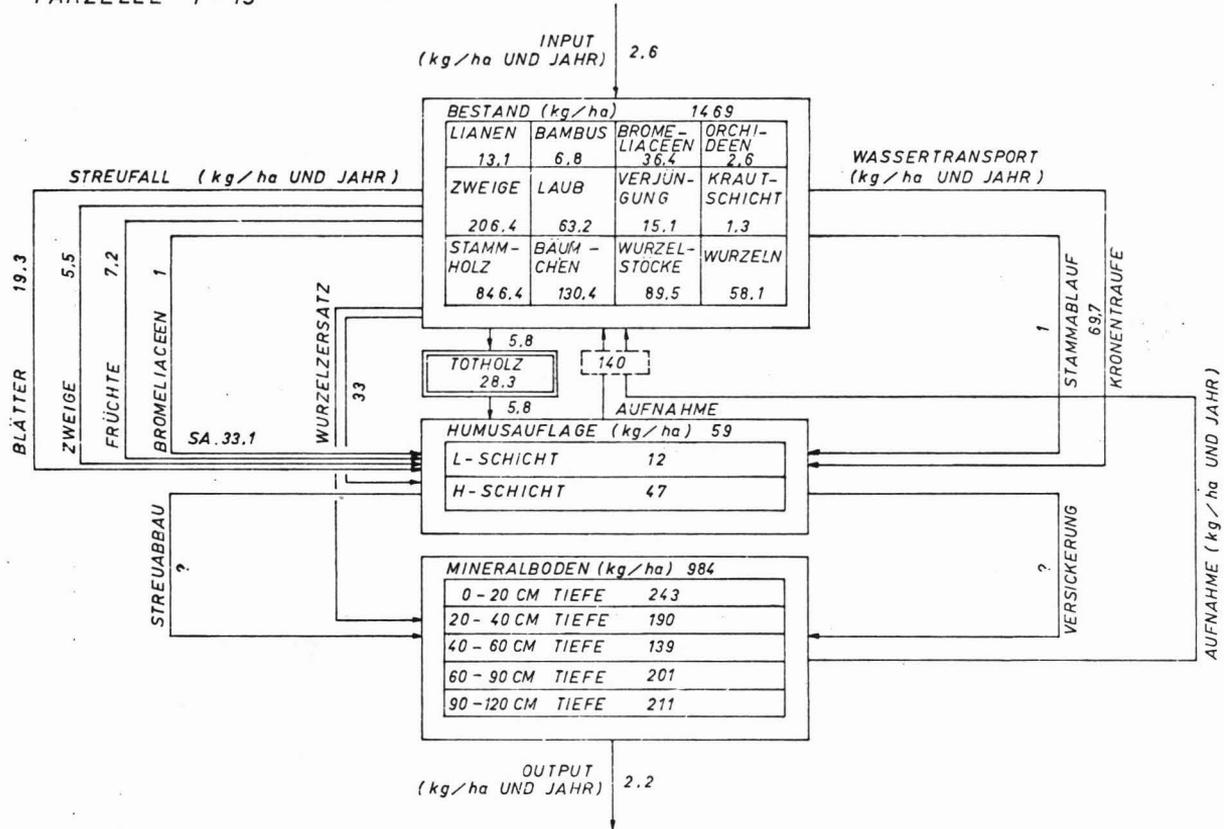
Boden ist unbekannt. Der Input ist nicht sehr hoch; die Bestandesvorräte entsprechen dem Input von 79 Jahren. Die interne Umlaufzeit beträgt 4 Jahre. Dabei ist es zweifelhaft, ob der Anteil des Wurzelersatzes daran wirklich so hoch ist (Kontamination). Der interne "turnover" ist 45 Mal größer als der des Gesamtsystems, in dem die Umlaufzeit über 4000 Jahre beträgt, unter der Voraussetzung, daß der Output tatsächlich so gering ist (Der Input ist 2 1/2 mal größer). Die geringen Konzentrationen im Sickerwasser beruhen wahrscheinlich auf verfälschten Messungen, denn im Sickerwasser in 20 cm Tiefe sind die Konzentrationen noch um eine Zehnerpotenz höher, während sie beim Output wieder in der Größenordnung des Freilandniederschlages und der Kronentraufe liegen (s. Tab. 41).

Tab. 41: pH-Werte und Aluminiumkonzentrationen in Bodenwässern

Meßebene	Sickerwasser		GBL		Boden pH
	pH	c _{al}	pH	c _{al}	
Freilandniederschlag	4,55	.157 mg/l			
Kronentraufe	5,62	.191 mg/l			
Mineralbodeninput	5,34	1,06 mg/l			
20 cm	4,23	1,65 mg/l	3,65	3,50 mg/l	3,50
45 cm			3,55	5,28 mg/l	3,60
90 cm	4,92	.180 mg/l	3,80	1,35 mg/l	3,78

Eine Bindung von Al-Kationen durch Chelatisierung ist zwar möglich, aber es gibt keine Anhaltspunkte, warum diese im Unterboden stärker sein sollte als im Oberboden. In der GBL in der Outputebene liegen die Konzentrationen ebenfalls um eine Zehnerpotenz höher, was auch dem niedrigen pH des Bodens entspricht. Mögliche Ursachen der Verfälschung könnten in einem lateralen Wasserfluß in dieser Höhe liegen (Verdünnungseffekt oder verstärkte Zufuhr organischer Säuren), wobei der pH-Wert

ABB. 28 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : K
 PARZELLE 1 - 13



dieser Lösung wegen des schnellen Durchflusses dann nicht mehr durch die Austauschazidität des Bodens, sondern durch die organischen Säuren bestimmt wäre.

Es scheint auf alle Fälle realistischer, für den Output, was die Verhältnisse am Standort anbelangt, einen Betrag anzunehmen, der wenigstens in der Größenordnung des Inputs liegt.

7.5 Kalium (s. Abb. 28)

beim Kalium ist im Gegensatz zu allen anderen Elementen der Anteil der Vorräte im Bestand größer als der der austauschbar im Boden gebundenen Vorräte. Die Höhe der Gesamtvorräte im Boden ist unbekannt. Der Bestand beinhaltet den Betrag des Inputs von 565 Jahren. Die interne Umlaufzeit geht über 10 1/2 Jahre. An diesem internen Umsatz ist beim Kalium, wiederum im Gegensatz zu allen anderen Elementen, die Kronenauswaschung entscheidend beteiligt. Sie ist höher als Streufall und Wurzelersatz zusammen. Der interne Umsatz übertrifft den äußeren um das 65-fache. Die Umlaufzeit für das gesamte Ökosystem (über 800 Jahre) liegt über dem Vergleichswert aus Panama. Die Abweichung des Outputs vom Input dürfte noch innerhalb der Fehlergrenze liegen, so daß sich hier ein Ausgleich ergäbe und sich somit auch der Boden im "stationären Zustand" befindet.

7.6 Calzium (s. Abb. 29)

Das Calzium hat ebenfalls einen relativ hohen Anteil seiner Vorräte im Bestand (ca. 1/3). Zwei Drittel sind im Boden austauschbar gebunden. Die Gesamtvorräte im Boden sind nicht bestimmt worden. Die im Bestand gebundene Menge entspricht 161 Jahren Input. Für diese Menge beträgt die interne Umlaufzeit 7 1/2 Jahre. Hauptsächlich am Umsatz beteiligt sind Streufall und Wurzelersatz, aber beim Ca trägt auch der Holzabbau zu einem etwas höheren Anteil bei. Der externe "turnover" wird vom internen um das 74-fache übertroffen, wobei der Output mit knapp einem Drittel des Inputs wahrscheinlich zu gering bestimmt ist, so daß sich tatsächlich wohl auch eine geringere

ABB. 29 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : CA
PARZELLE 1 - 13

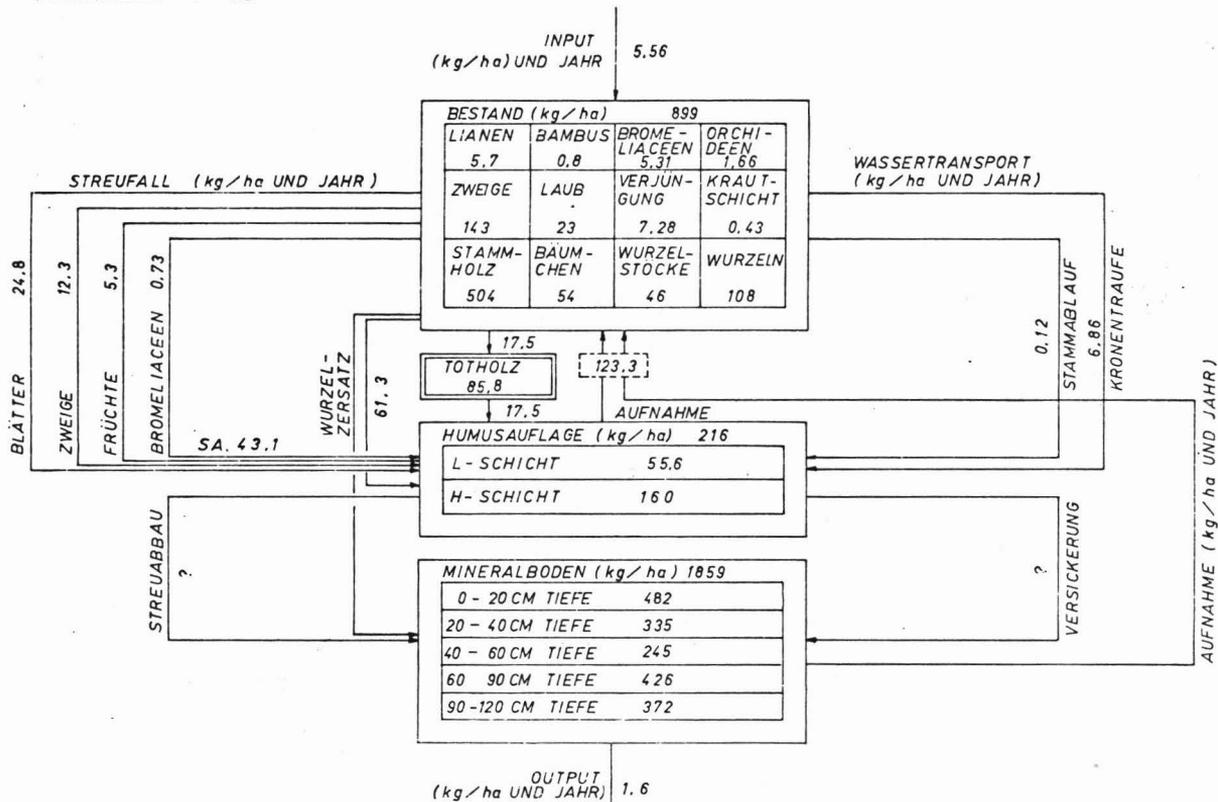
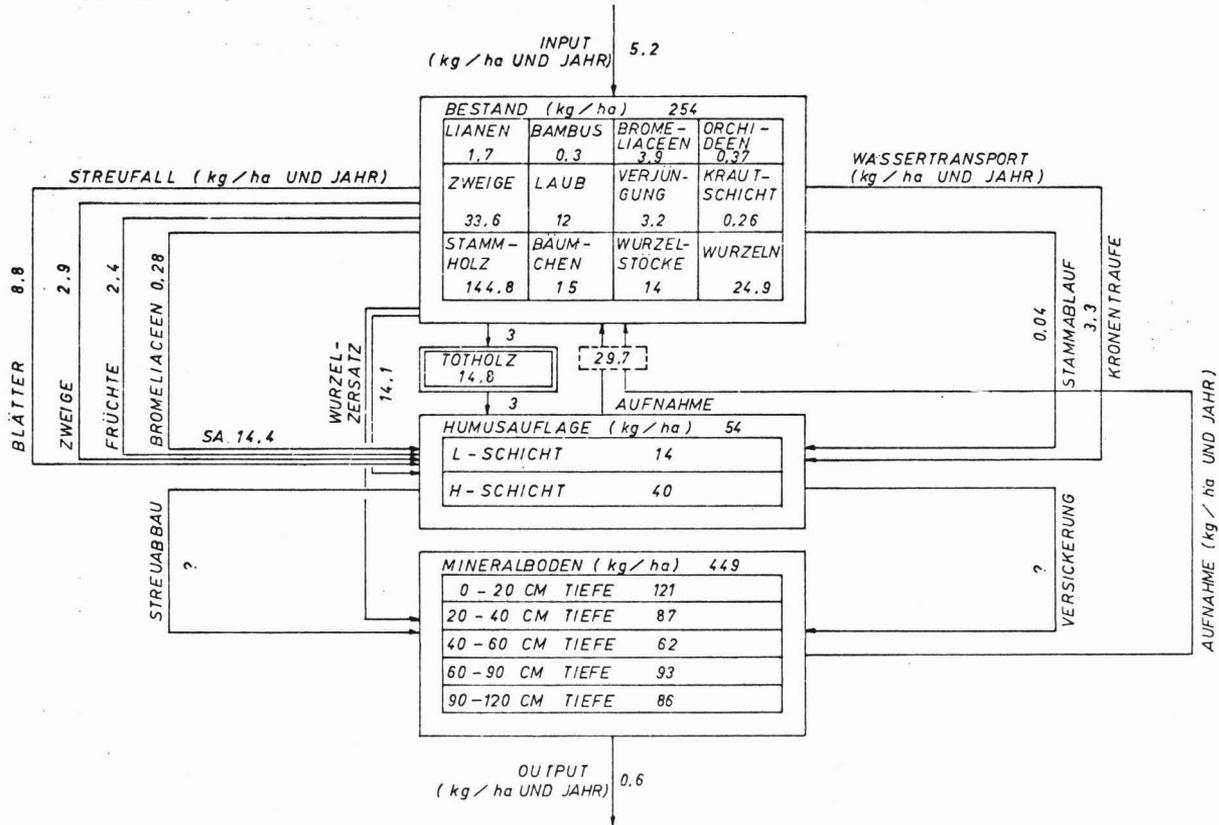


ABB.30 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHAUSHALTES : MG

PARZELLE 1 - 13



Umlaufzeit als ca. 1000 Jahre ergeben würde, die näher an den Vergleichswerten läge. So ist auch eine Ca -Anreicherung, wie sie sich aus den vorliegenden Werten ergeben würde, sehr unwahrscheinlich.

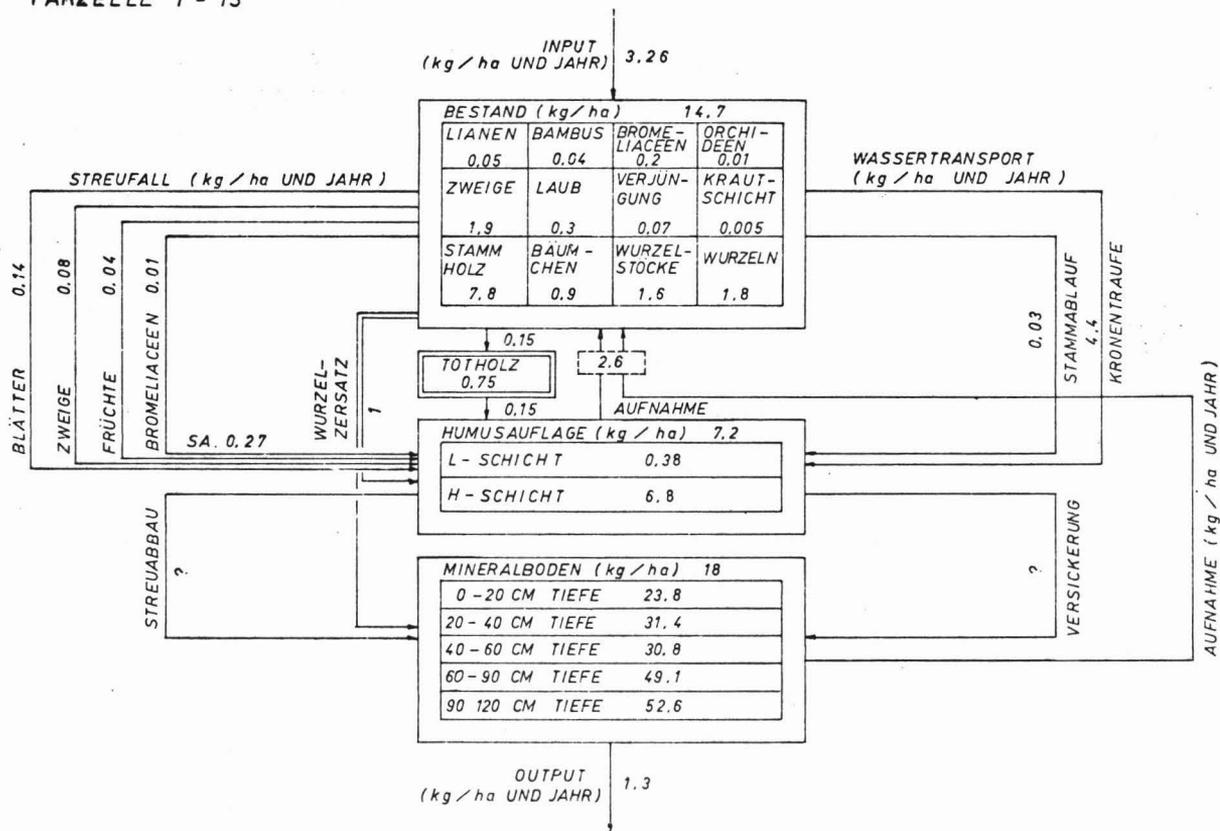
7.7 Magnesium (s. Abb. 30)

Das Magnesium hat wie das Calcium ein Drittel seiner Vorräte im Bestand, und zwei Drittel als austauschbare Vorräte im Boden. Der Input ist recht hoch, so daß der Inputquotient nur 49 Jahre beträgt. Der Bestandesvorrat hat eine interne Umlaufzeit von 8 1/2 Jahren. Dieser interne Umsatz ist 46mal größer als der externe; der Input ist 8mal so groß wie der Output. Dieser recht hohe Mg-Input mit dem Niederschlag kann z.T. auf die Auswaschung von Salzspray des Meeres, das durch die an den Kordillieren aufsteigenden Wolken herantransportiert und mit dem Niederschlag aus der Luft ausgelöst wird, zurückzuführen sein. Langfristig kann es so also zu einer Mg-Anreicherung im Boden kommen. Dies geschieht auf dem Weg über die Blätter, die aus dem Niederschlag Mg aufnehmen, denn der Mg-Transport mit dem Bestandesniederschlag ist geringer als der mit dem Freilandniederschlag. Über Streuabbau und Wurzelersatz erfolgt dann die Einbringung in den Boden.

7.8 Natrium (s. Abb. 31)

Das Natrium hat nur 7 % seines Vorrates im Bestand festgelegt. Der Rest befindet sich als austauschbarer Vorrat im Boden. Die totalen Na-Mengen im Boden sind nicht bestimmt worden. Der geringe Vorrat im Bestand entspricht nur der Inputmenge von 4 1/2 Jahren. Allein beim Natrium ist der Input größer als der interne Umsatz, welcher außerdem noch vornehmlich über die Kronenauswaschung abläuft. Von dieser Kronenauswaschung ist aber wohl auch noch ein erheblicher Teil Natrium, das nicht der Rekretion der Pflanzen entstammt, sondern als Salzaerosol ausgefiltert wurde, welches mit dem Nebel vom Meer herauftransportiert wird. Diese Filterwirkung des Bestandes würde

ABB. 31 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : NA
 PARZELLE 1 - 13



den Input noch erhöhen auf Kosten des internen Umsatzes. Dies kann durchaus in einem nicht zu vernachlässigenden Ausmaß geschehen, wie Untersuchungen an anderer Stelle gezeigt haben (WIND, 1953). Der externe "turnover" ist beim Natrium, relativ betrachtet, am höchsten, denn der interne Umsatz ist, je nach Veranschlagung des Anteils der Ausfiltrierung, maximal doppelt so groß, so daß sich eine Umlaufzeit von nur 47 Jahren ergibt. Die Vergleichswerte aus Panama und Puerto Rico beruhen auf etwas höherem Output, da es sich dort um Flußwassermessungen handelt. Da der Na-Input mindestens das 2 1/2-fache des Outputs beträgt, müßte es zu einer Na-Anreicherung im Ökosystem kommen.

7.9 Mangan und Eisen

Die Abbildung 32 zeigt den Modellansatz für das Mangan und die Abb. 33 den des Eisens. Die Haushaltskenngrößen zeigen die auch für die anderen Elemente geltenden normalen Verhältnisse. Beim Eisen ist jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit der Wurzelzersatz und damit auch der interne Umsatz fehlerhaft (Kontamination).

Beim Mangan ist hervorzuheben, daß bei ihm der Streufall den höchsten Anteil (56 %) am internen Umsatz einnimmt, was in diesem hohen Prozentsatz bei keinem anderen Element gegeben ist.

ABB. 32 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : MN

PARZELLE 1-13

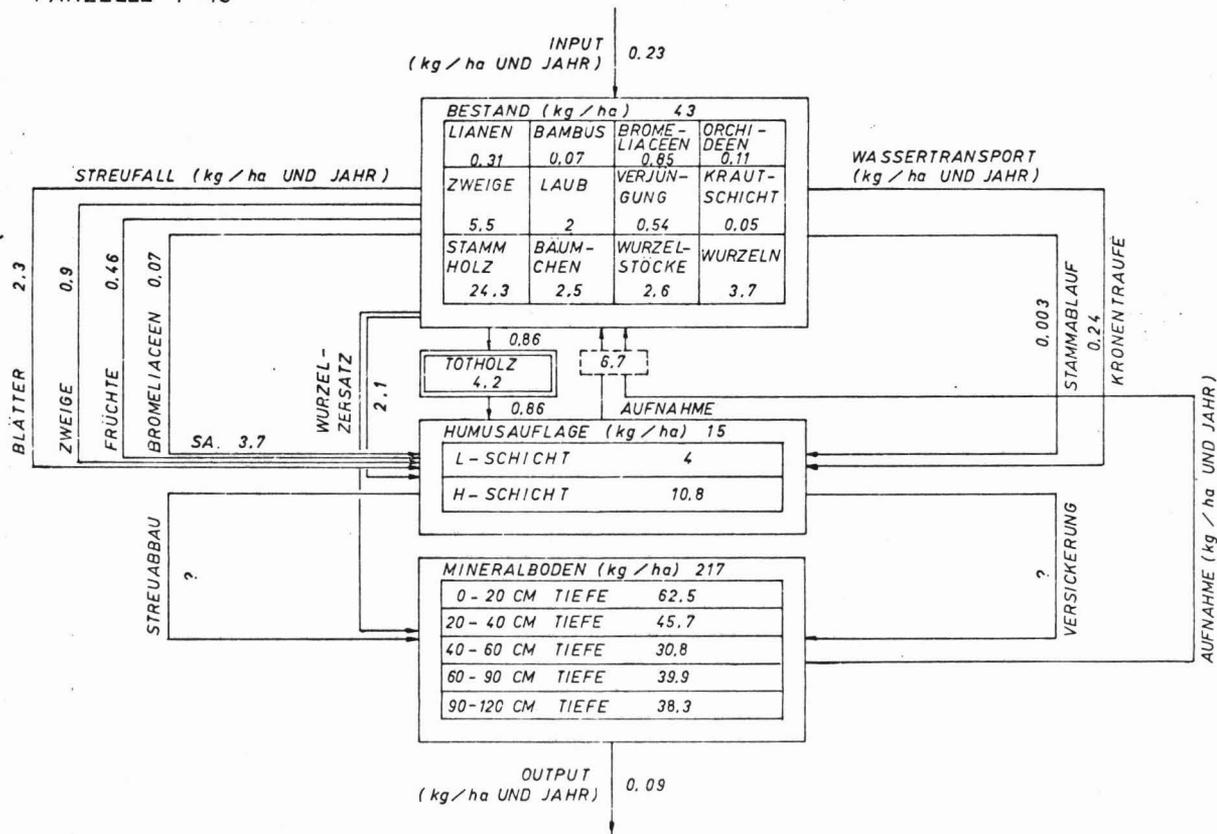
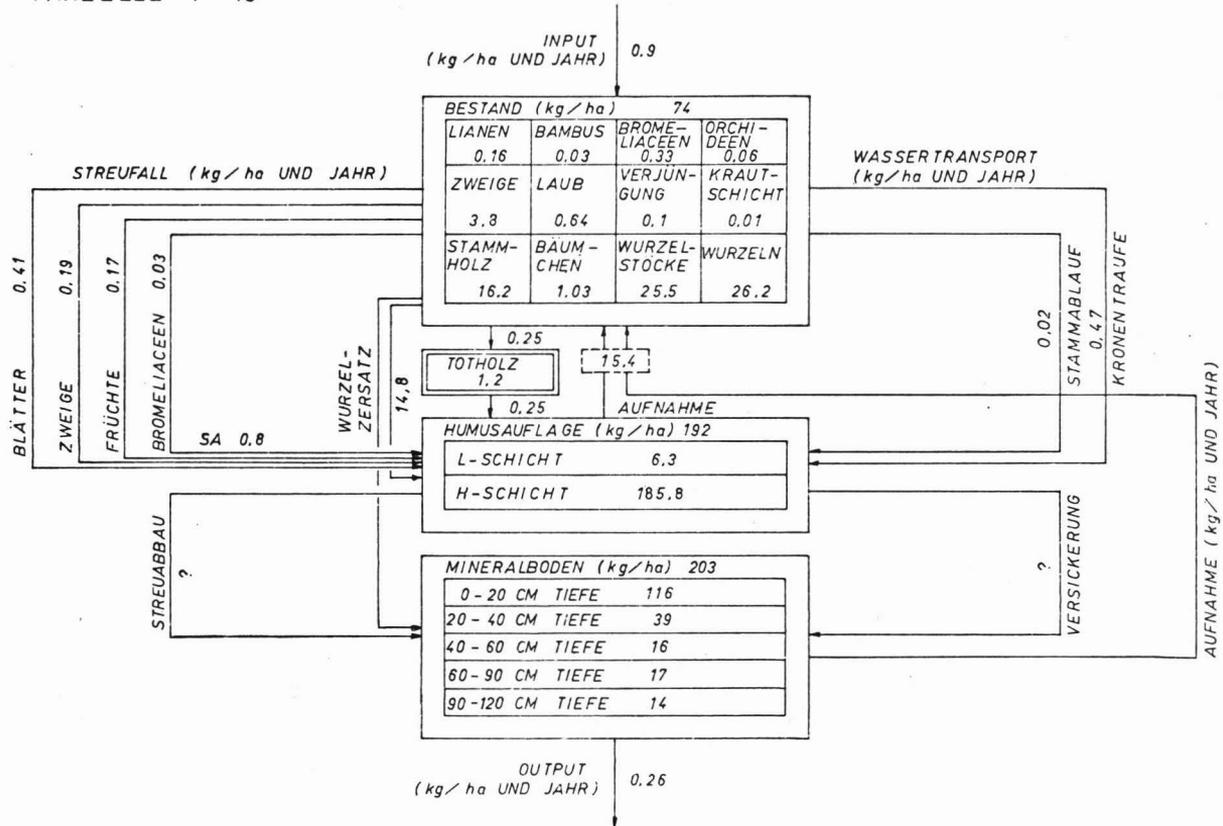


ABB. 33 : MODELL DES BIOELEMENTHAUSHALTES : FE
 PARZELLE 1 - 13



8. Auswirkungen eines Kahlschlages

8.1 Änderungen im Wasserhaushalt

8.1.1 Unterschiede in der Wasserbilanz zwischen Naturwald (P 3) und Kahlschlag (P 1)

Auf dem Kahlschlag konnte der Freilandniederschlag mit dem Bodeninput gleichgesetzt werden, da die geringe aufkommende Schlagflora noch keine nennenswerte Interception ausüben konnte. Die Wasserbilanzkomponenten des Bodens wurden mit gleicher Methodik wie im Bestand ermittelt.

Der Jahresgang des O b e r f l ä c h e n a b f l u s s e s ist in Tab. XXXVIII(im Anhang) dargestellt. In der Tendenz folgt er deutlich dem Freilandniederschlag. Seine absolute Höhe weicht kaum vom Abfluß im Bestand ab. Die Streuung der Werte ist aber erheblich größer. Mit 14,6 mm/Jahr liegt er in einer derartigen Größenordnung, daß er, da unerheblich und mit starken Streuungen belastet, vernachlässigt werden könnte. Dies würde für den Bodeninput nur einen Fehler von 0,8 % bedeuten.

Der Jahresgang des H u m u s s i c k e r w a s s e r s (s. Tab. XXXVIII im Anhang) ist mit dem Freilandniederschlag linear korreliert ($r = 0,992$, $\alpha = 0$). Die Differenz der absoluten Mengen (136,4 mm Jahr) müßte der Evaporation aus der Humusschicht entsprechen, d.h. desjenigen Niederschlagswassers, das in der Humusschicht aufgehalten wird, ohne tiefer zu versickern. Dieser Wert liegt aber eher noch etwas zu niedrig. Trotzdem dürfte der Mineralbodeninput auf dem Kahlschlag über den Werten für die Waldparzelle liegen.

Die Werte für das S i c k e r w a s s e r in 20 cm Tiefe (s. Tab. XXXIX im Anhang) liegen zwar im Bereich des möglichen, aber prinzipiell unterliegen auch die Platten auf der Kahlfäche den gleichen systematischen Fehlerquellen. Die Bedingungen für Hangwasserfluß waren auch hier gegeben.

Der größere Porensprung und die stärkere Leitfähigkeitsabnahme liegen aber zwischen 30 bis 60 m Tiefe, so daß in 20 cm Tiefe nicht mit zusätzlichem Hangwassereinfluß gerechnet werden muß. Die Werte sind in diesem Fall aber zu niedrig, da sonst aus den obersten 20 cm allein 700 mm/Jahr verdunstet werden müßten (1440 mm Bodeninput - 740 mm Sickerwasser). Dies würde bedeuten, daß die Hälfte des in den Boden eingedrungenen Wassers niemals in eine Tiefe unter 20 cm gelangt ist. Die hier gleichfalls großen Streuungen lassen darüberhinaus die Werte sehr unzuverlässig erscheinen.

Das Sickerwasser in 90 cm Tiefe (s. Tab. XXXIX im Anhang) liegt dagegen mit 1750 mm/Jahr wieder in der gleichen Größenordnung wie in der Naturwaldparzelle und hat auch die gleichen Fehlerursachen.

Die Wasservorratsänderung im Boden (18,5 mm/Jahr) (s. Tab. XXXIX im Anhang) liegt etwas über dem Wert in der Waldparzelle, aber noch in der gleichen Größenordnung und ist mit den gleichen Fehlerursachen belegt.

Insgesamt hat damit auch auf der Kahlfläche die Messung der Wasserbilanzkomponenten im Boden versagt. Aus diesem Grunde wurde mit dem gleichen theoretischen Ansatz wie in der Waldparzelle versucht, die Evapotranspirationsgröße auf der Kahlfläche über einen Energiebilanzansatz zu ermitteln. Die Anwendung dieses Ansatzes ist auch auf der Kahlfläche gerechtfertigt, denn Wasserstress trat im Boden während des ganzen Jahres nicht auf (s. Kap. 8.1.2), so daß das Ausmaß der Evapotranspiration ausschließlich von der zur Verfügung stehenden Energiemenge bestimmt wird. Dabei wurden aber einige Ausgangsdaten abweichend in Ansatz gebracht. Bei den Reflektionskoeffizienten für die Strahlung schwanken die angegebenen Werte für bloße Böden ungefähr von 0,10 bis 0,40 und für vegetationsbedeckte Böden von 0,10 bis 0,30 (GEIGER, 1961). Für die Kahlfläche, die mit Streu, Schlagabraum und aufkommender Regeneration bedeckt ist, scheint ein Wert von 0,20 angemessen. Für die Berechnung der Ausstrahlung wurde ein Emissionskoeffizient

Tab. 42: San Eusebio (8 Grad 37,5 Minuten nördl. Breite)
 Evapotranspirationsbestimmung über die Strahlungsbilanz (Werte in kcal.cm⁻², Monat⁻¹)

Monat	Jahr	Bestand						Kahl-schlag					
		Global- strahlung	Rück- strahlung	Gegen- strahlung	Netto- strahlung	Turbu- lenter Wärme- austausch	Evapotranspiration kcal,	Rück- strahlung	Netto- strahlung	Turbu- lenter Wärme- austausch	Evaporation kcal.	mm*	
12	73	8.1	23.5	21.9	5.3	1.0	4.3	72.7	24.9	3.6	1.0	2.6	43.4
1	74	7.7	23.4	21.4	4.5	1.5	3.0	51.3	24.3	3.2	1.5	1.7	28.7
2	74	8.0	21.3	19.8	5.3	1.5	3.8	64.1	22.0	4.2	1.5	2.7	45.1
3	74	7.7	23.6	22.4	5.2	2.0	3.2	54.8	24.6	3.8	2.0	1.8	31.2
4	74	8.3	23.2	21.7	5.6	2.0	3.6	61.0	24.1	4.3	2.0	2.3	38.2
5	74	9.9	24.1	22.8	7.1	1.0	6.1	103.1	25.1	5.6	1.0	4.6	78.0
6	74	9.9	23.3	21.7	6.8	1.0	5.8	98.2	24.2	5.4	1.0	4.4	74.4
7	74	10.3	23.8	21.9	6.9	1.0	5.9	99.8	25.0	5.1	1.0	4.1	70.1
8	74	10.5	24.0	22.5	7.4	1.0	6.4	108.1	24.9	5.9	1.0	4.9	83.6
9	74	9.7	23.0	21.9	7.1	1.0	6.1	102.9	24.1	5.5	1.0	4.5	76.7
10	74	8.9	22.8	22.8	6.6	1.0	5.6	94.2	24.8	5.1	1.0	4.1	68.8
11	74	7.5	23.2	22.0	5.2	1.0	4.2	71.0	24.2	3.8	1.0	2.8	47.1
		106.3	280.2	262.7	72.9	15.0	57.9	981.4	292.3	55.4	15.0	40.4	685.2

*) latente Wärme = 590 kcal · kg⁻¹

$$\frac{\text{kcal}}{\text{cm}^2} \cdot \frac{10000}{590} \rightarrow \frac{1}{\text{m}^2} \quad (= \text{mm})$$

von 0,93 für die Kahlfläche gewählt (DIRMHIRN, 1965 zit. in BAUMGARTNER, 1967). Die Oberflächentemperatur für den Kahlschlag wurde aus Bodentemperaturmessungen berechnet. Sie lagen im Durchschnitt $3,2^{\circ}\text{C}$ über der Lufttemperatur (HOHEISEL, 1976). Diese Größenordnung dürfte stimmen (siehe BAUMGARTNER, 1967), aber trotzdem ist bei diesen Werten Vorsicht geboten, da nur vier Meßwerte pro Monat (und nur zu einer Tageszeit) zur Verfügung standen. Daher wurden Werte in einer Bodentiefe als Mittel genommen, in der die Tagesschwankungen ausgeglichen waren (Tagesschwankungen wurden in zwei Monaten mit täglichen Doppelbeobachtungen ermittelt). Der turbulente fühlbare Wärmestrom wurde ebenfalls dem BUDYKO-Atlas entnommen, obwohl er ein Durchschnittswert für verschiedene Vegetationen ist. BAUMGARTNER gibt zwar generell für Wald die höchsten Werte an, von einer Differenzierung zur Kahlfläche wurde aber abgesehen, da die Kahlfläche kein eigentlicher bloßer Boden war und auch hohe Rauheitswerte anzusetzen gewesen wären, außerdem die Waldoberfläche wahrscheinlich feuchter war als die Kahlfläche (geringere pF-Werte im Waldboden und bessere Nebelausfilterung durch den Bestand, Interception des Bestandes) und weil nicht zuletzt jegliche Meßwerte zur Bestimmung von H fehlten, so daß eine Differenzierung zu willkürlich gewesen wäre. Eine Zusammenstellung aller Eingangswerte für den Strahlungsbilanz- und den Energiebilanz-Ansatz findet sich in Tab. XL (im Anhang).

Mit diesem Ansatz ergibt sich eine Evapotranspiration von 685,2 mm/Jahr auf dem Kahlschlag (s. Tab. 42). Die Differenz, die zwischen Wald und Kahlschlag steckt, bedingt durch den Ansatz einzig und allein in der geringeren Strahlungsbilanz Q auf dem Kahlschlag, die wiederum durch den unterschiedlichen Reflektionskoeffizienten und die größere Rückstrahlung von der Kahlfläche aufgrund höherer Bodentemperaturen bedingt ist. Welche Veränderungen durch abgewandelte Reflektionskoeffizienten, bei sonst gleichen Bedingungen, eintreten können, zeigt sich, wenn man z.B. die Werte nimmt, die BAUMGARTNER vorschlägt (0,11 für Wald und 0,75 für den Kahlschlag als Mittelwert

TAB.43
WASSERBILANZ SAN EUSEBIO

- 1 = FREILAND-NIEDERSCHLAG (INPUT)
 2 = BESTANDES-NIEDERSCHLAG
 3 = STAMMABLAUF
 4 = INTERCEPTION (1-(2+3))
 5 = BODENINPUT (1-4)
 6 = BODENWASSERGEHALT
 7 = TRANSPIRATION (9-4)
 8 = SICKERWASSER (5-(6+7))
 9 = EVAPOTRANSPIRATION

BESTAND								KAHLSCHLAG			
1	2	3	4	5	6	7	8	1	6	9	8
77.9	35.3	.3	42.3	35.5	2.6	30.0	2.6	77.9	8.8	43.4	25.7
61.9	43.7	.4	17.8	44.1	7.3	33.5	7.3	61.9	2.3	28.7	30.9
44.6	27.2	.2	17.2	27.4	-25.9	46.9	6.4	44.6	-16.7	45.1	16.2
70.3	46.4	.4	23.5	46.8	1.0	31.3	16.5	70.3	-2.2	31.2	41.3
124.9	36.2	.7	38.0	86.3	36.7	23.0	27.2	124.9	36.3	38.2	50.4
252.9	209.1	2.3	41.5	211.4	-11.3	61.6	161.1	252.9	-17.4	76.0	192.3
42.7	26.7	.2	15.8	26.3	-26.9	82.4	-28.6	42.7	-11.5	74.4	-20.2
140.7	112.6	.9	27.2	113.5	35.7	72.6	5.2	140.7	18.1	70.1	54.5
90.6	54.4	.5	35.7	54.9	-4.7	72.4	-12.8	90.6	-1.5	83.6	8.5
326.2	307.8	2.6	15.8	310.4	2.0	87.1	221.3	326.2	-3.3	76.7	252.8
229.3	215.2	2.2	11.9	217.4	9.6	82.3	125.5	229.3	6.7	66.8	153.8
114.4	55.2	1.0	18.2	96.2	-13.2	52.8	56.6	114.4	.9	47.1	66.4
1576.4	1259.8	11.7	304.9	1271.5	6.9	676.3	588.3	1576.4	18.5	685.3	872.6

1
140
1

zwischen seinen Angaben für bloßen Boden, Gras und Kulturland). Es ergäbe sich dann für den Bestand ein Wert von 1052,5 mm und für den Kahlschlag von 594,9 mm, also eine Differenz von fast 500 mm. Die Fehlermarge dieses Ansatzes muß also mindestens auf 200 mm angesetzt werden, wenn man bedenkt, welche schwachen Punkte er insgesamt enthält:

1. Unsicherer Reflektionskoeffizient für die Kahlfläche
2. Unsichere Angaben für die Bodentemperatur
3. Unsichere Bewölkungsgrad-Beobachtungen
4. Undifferenzierte Angabe für den turbulenten fühlbaren Wärmestrom
5. Allgemeine Fehler der Klima-Messung und der Formel
6. Vernachlässigung des Bodenwärmetransportes (Wenn auch die Schwankungen im Jahresverlauf weitaus geringer sind als unsere Winter-Sommer-Gegensätze, so werden sich für die Monatswerte doch Fehler ergeben).

Es läßt sich jedoch insgesamt annehmen, daß die aktuelle Evapotranspiration für die Kahlfläche rund 700 mm/Jahr beträgt.

Ein Vergleich der Wasserbilanz für Bestand und Kahlschlag (s. Tab. 43) gibt demnach für den Boden folgendes Ergebnis. Der Bestand entzieht dem Boden etwa 700 mm durch Transpiration. Etwa die gleiche Menge wird dem Boden auf der Freifläche durch Evapotranspiration entzogen. Durch den unterschiedlichen Bodeninput bedingt, liefert der Bestand im Jahr eine Sickerwasserspende von etwa 600 mm, während der Kahlschlag etwa 900 mm liefert, wobei die Genauigkeit dieser Angabe durch die Problematik der Evapotranspirationsbestimmung nur ca. 200 mm beträgt, so daß ein Unterschied zwischen Kahlschlag und Bestand zwar als gesichert angenommen werden kann, die absoluten Werte aber nur Tendenzen andeuten. Die Differenz entspräche in diesem Fall etwa der Interception des Bestandes.

Eine Betrachtung der Monatswerte dieses Bilanzansatzes muß jedoch wegen der Unzuverlässigkeit der Werte unterbleiben.

Die bodenphysikalischen Bedingungen für den Wasserhaushalt des Gesamtgebietes sind von HETSCH untersucht worden. Die Durch-

lässigkeit im Unterboden ist allgemein gering. Die Bildung von Stauwasser ist abhängig von der Reliefposition, wobei sich der Hangwasserfluß je nach Position am Hang unterschiedlich auswirkt. Er kam so zu einer an Wasserhaushaltsmerkmalen orientierten Standortstypengliederung (HETSCH, 1976).

Da die beiden Parzellen für die einjährige Dauerbeobachtung nicht dem gleichen Standortstyp angehörten, haben die vorliegenden Auswertungen für die Unterschiede zwischen der Naturwaldparzelle P 3 (Standortstyp 4) und dem Kahlschlag (Standortstyp 2) nur beschränkten Aussagewert, da sie auch die Unterschiede zwischen Standortstypen mitbeinhalten.

8.1.2 Unterschiede in der Saugspannung des Bodenwassers zwischen Naturwald (P 3) und Kahlschlag (P 1)

Da die monatlichen Flußbilanzen keine zuverlässigen Aussagen über die Jahresdynamik des Bodenwassers zulassen, wird auf die Tensiometermessungen zurückgegriffen, um Hinweise auf die Wasserdynamik des Bodens zu erhalten. Für das gesamte Gebiet hat Hetsch festgestellt, daß zu Zeiten hoher Niederschläge im Oberboden bei Standortstyp 4 und 5 kurzfristig sogar negative Saugspannungen zu messen sind. Im Unterboden ist dort volle Wassersättigung erreicht. Im Standortstyp 2 ist auch im Unterboden nur selten volle Wassersättigung erreicht. Die Saugspannungen bewegen sich dort in der Regenzeit zwischen pF 1 und pF 2. Für trockenere Perioden ist damit die Ausgangssituation unterschiedlich. Zum Teil (Pedon 5) herrscht hohe Wassersättigung und z.T. treten Saugspannungen bis 50 cm Wassersäule im Oberboden auf. Wegen der Porenverteilung (wenig langsam dränende Grobporen) ist zu erwarten, daß der Bereich von 50 bis 330 cm WS bei der Austrocknung relativ schnell durchlaufen wird (HETSCH, 1976).

Der tatsächliche Verlauf der Tensiometerwerte über das ganze Jahr hin (s. Abb. 34 und Abb. XXIII bis XXXI im Anhang) zeigt, daß auf dem Kahlschlag die Unterschiede zwischen den einzelnen

Abb. 34: Tensiometerwerte vom Kahlschlag und Bestand

befindet sich aus drucktechnischen Gründen
in der Tabellenbeilage am Ende des Bandes

Tiefen unbedeutend sind. Sie waren varianzanalytisch nicht abzusichern. Die meisten Werte schwanken um 30 - 40 cm WS; der Mittelwert liegt bei 32,8 cm WS. Im Bestand liegt der Mittelwert bei 25,5 cm WS; aber die Differenzierung zwischen den einzelnen Tiefen ist weitaus deutlicher. Die Unterschiede waren in der Varianzanalyse hochsignifikant ($P = 0,1 \%$). Die Tensiometerwerte nehmen in der oberen Bodenschicht zu, was den stärkeren Entzug durch die Transpiration des Bestandes (Wurzelverteilung: 13 t/ha Feinwurzeln in 0-20 cm Tiefe, 10 t/ha in 20 - 45 cm Tiefe und 4 t/ha in 45 - 90 cm Tiefe) widerspiegelt. Dieser Gradient bleibt während des ganzen Jahres erhalten und verstärkt sich besonders nach trockneren Perioden, wie es auch an den täglichen Messungen im Februar und im Mai sichtbar wird (s. Abb. 35 und 36 und Abbildungen im Anhang). Eine Gradientenumkehr tritt dagegen nur auf der Kahlfläche auf, und zwar in feuchten Perioden nach einer Trockenzeit, so z.B. langfristig am Ende des Meßjahres, wo der Niederschlagsschwerpunkt liegt und kurzfristig auch am Beginn der Neben-Regenzeit im Mai.

Der Jahresgang ist auf der Kahlfläche ausgeglichener als im Bestand, insbesondere in den Maximumbereichen. Das erste Maximum liegt im April. Mit dem Beginn der Mai-Regenzeit folgt ein deutlich ausgeprägtes Mai-Minimum, das gegen Monatsende schon wieder in einen Anstieg übergeht, der sich im Juni/Juli zu einem zweiten Maximum entwickelt, das im Bestand erheblich deutlicher ausgeprägt ist. Danach kommt es auf dem Kahlschlag wieder zu einer Abnahme, um sich während der zweiten Regenzeit auf ein deutlich niedrigeres Niveau einzupendeln, wobei es zur Gradientenumkehr kommt. Im Bestand kommt es dagegen Ende August zur Ausbildung eines dritten Maximums, auf das nach dem Einsetzen der zweiten Regenzeit einer Periode niedrigerer Werte folgt. In 90 cm Tiefe ist im Bestand (s. Abb. XXIII bis XXV im Anhang) mit Ausnahme ausgesprochener Trockenphasen immer freies Wasser vorhanden. Der Jahresmittelwert liegt bei 8,1 cm WS. Auf dem Kahlschlag liegt das Mittel bei 29,1 cm WS. Die Unterschiede zwischen den Flächen waren in der Varianzanalyse hochsignifikant ($P = 0,1 \%$).

Die Abb. 35 u. 36: Regen und tägliche Tensiometerwerte

befinden sich aus drucktechnischen Gründen
in der Tabellenbeilage am Ende des Bandes

In 45 cm Tiefe (s. Abb. XXVI bis XXVIII im Anhang) sind die Unterschiede ebenfalls hochsignifikant ($P = 0,1 \%$). Der Mittelwert im Bestand beträgt 19,7 cm WS; auf dem Kahlschlag sind es 39,3 cm WS.

Auch in 20 cm Tiefe sind die Unterschiede (s. Abb. XXIV bis XXXI im Anhang) hochsignifikant ($P = 0,1 \%$). Hier ist jedoch der Mittelwert im Bestand mit 48,7 cm WS höher als der auf dem Kahlschlag (30, 0 cm WS).

Zu ausgesprochenem Wasserstress kommt es in beiden Parzellen während der ganzen Meßperiode nicht. Die Mittelporen und ein Teil der langsam dränenden Grobporen führten ständig Wasser, da nie Saugspannungen über 330 cm WS auftraten. Wenn man das Gesamtprofil betrachtet (Mittelwert), war die Kahlfläche etwas trockener. In den einzelnen Schichten ergibt sich folgendes Bild. In 90 cm Tiefe führten auch die Grobporen (zumindest zum Teil) das ganze Jahr über Wasser. Auf dem Kahlschlag traten an 10 Einzelterminen Werte über 50 cm WS auf, in der Waldparzelle niemals. In 45 cm Tiefe war die Kahlfläche im Durchschnitt ebenfalls trockener. Meßtermine mit Saugspannungen über 50 cm WS (kein Wasser mehr in den schnell dränenden Grobporen) traten auf beiden Flächen etwa gleich häufig auf (16 Meßtermine auf der P 3, 12 auf der P 1). In 20 cm war jedoch der Wald trockener, sowohl im Durchschnitt als auch in der Häufigkeit und der Andauer von Meßwerten über 50 cm WS (31 Termine auf der P 3, 8 auf der P 1). Daß auf der Kahlfläche hohe Saugspannungen in 45 cm Tiefe häufiger auftraten als in 20 cm, zeigt, daß viele kleinere Niederschläge überhaupt nicht bis in diese Tiefe vordrangen.

8.2 Änderungen im Bodenchemismus

Verschiedene bodenchemische Kenndaten, berechnet aus den Werten der Proben der zweiten Inventur (gleiche Methodik wie 1973), wurden varianzanalytisch auf Unterschiede zwischen der ersten Inventur aus dem Jahr 1973 und der zweiten auf dem

Tab. 44: Signifikanzmatrix der bodenchemischen Unterschiede in der P 1 vor (1973) und nach (1974) Kahlschlag

	0 - 20 cm	20 - 40 cm	40 - 60 cm	60 - 90 cm	90-120 cm
GBL					
C _{NO3}	** !	*	** !	** !	* !
C _{Cl}	** ?				
C _P		**		* ?	
C _K		*	** !		
C _{Al}		* !		** !	*
C _{Mg}				* !	* !
C _{Fe}					* !
-lgAkt.					
NO ₃	*	**	* !	** !	* !
K		*	** !	*	
H ₂ PO ₄			*	** ?	
HPO ₄			*	* ?	
Mg					* !
Fe					*
AlOH					*
Aktiv.Koeff. F1		*		*	*
F2		*		*	*
F3		*		*	*
Ionenstärke		*		*	*
Σ Anionen	** !		* !	** !	* !
Σ Kationen				* !	
X ^L _{NO3}	*	**	**	*	** !
X ^L _{Cl}	*		*	* ?	
X ^L _{Al}				*	*
X ^L _{Mg}					*
X ^S _{Al}	*		*		
X ^S _H		*			
X ^S _K			*		
X ^S _{Mg}				*	
pH-PH ₂ PO ₄				*	
Lösl.prod.Al-phosph.				* ?	

? = Unterschiede zwischen P1 und P3 schon 1973 signifikant

! = Unterschiede zwischen P1 und P3 1974 signifikant, 1973 aber noch nicht

Kahlschlag nach einem Jahr untersucht (s. Tab. XLII bis XLVI im Anhang). Signifikante Unterschiede ergaben sich jedoch nur für wenige Größen (s. Tab. 44). In allen Tiefen zeigte sich aber eine starke Zunahme der Nitratkonzentrationen in der GBL und eine entsprechende Veränderung seiner Aktivität sowie seines Äquivalentanteils. Außerdem erhöhte sich die Anionensumme. Relativ häufig traten Signifikanzen noch beim Aluminium auf (Anstieg in der GBL). Einige der Signifikanzen für Phosphor werden jedoch dadurch in Frage gestellt, daß sich bereits bei der ersten Inventur 1973 signifikante Unterschiede zwischen der P 3 und der P 1 ergeben hatten, so daß auch etwas anderes als die Kahlschlagwirkung ursächlich für diese Unterschiede sein kann.

Die Unterschiede in der Nitratkonzentration in der GBL und in den Anionensummen wurden jedoch noch dadurch bestätigt, daß dafür in der Inventur nach dem Kahlschlag auch zwischen P 1 und P 3 signifikante Unterschiede auftraten, die 1973 noch nicht gegeben waren. Hier hat sich offensichtlich ein durch den Kahlschlag ausgelöster Nitrifikationsstoß ausgewirkt.

8.2 Unterschiede im Streuabbau zwischen Naturwald (P3) und Kahlschlag (P1)

Auf der Kahlfläche wurden in gleicher Anordnung wie im Wald Streuproben zur Kontrolle ihres Abbaus ausgelegt (s. Kap. 3.3.2).

Die Werte für die Blattstreu ergaben, auf die Abbauzeit bezogen, eine lineare Regression ($r = 0,71$; $\alpha = 0,004$), die bei Verlängerung die Nulllinie bei 32 Monaten schneiden würde. Das heißt, daß die gesamte exponierte Streumenge nach etwas mehr als 2,5 Jahren ganz abgebaut wäre. Die jährliche Abbaurate wäre damit 37 %. Dies bedeutet, daß auf dem Kahlschlag der Abbau der Blattstreu langsamer als im Bestand erfolgte. Derartige Ergebnisse sind auch von EWEL (1976) in Guatemala bestätigt worden und finden ihre Entsprechung in den Untersuchungen von HOPKINS (1969) in Waldbeständen und in Savannen. Die Ursache liegt in erster Linie darin, daß die Streu auf dem Kahlschlag schneller austrocknet, was die Zersetzungstätigkeit

der Mikroorganismen hemmen könnte (s. Klimadaten in HOHEISEL, 1976).

Die Bioelemente werden nicht im gleichen Maße abgebaut wie die Trockenmasse. Beim Kalium ergibt sich eine deutliche starke Auswaschungstendenz. Die lineare Regression der K-Konzentrationen auf die Abbauzeit ($r = 0,89$; $\alpha < 0,001$) ergibt eine Abnahme der K-Konzentrationen auf 54 % ihres Ausgangswertes nach einem Jahr. Beim Stickstoff scheint die Konzentration anzusteigen. Die Irrtumswahrscheinlichkeit der Regressionskurve liegt aber mit 0,078 etwas über der normalen Signifikanzgrenze. Für die Regressionskurven aller anderen Elemente ist die Irrtumswahrscheinlichkeit sehr hoch.

Die Werte für die Zweigstreu ergaben eine lineare Regression ($r = 0,50$; $\alpha = 0,07$), die die Nulllinie nach 150 Monaten schneiden würde. Dies bedeutet eine jährliche Abbaurrate von 8 %, die somit etwas über dem Wert im Bestand liegt. Dieser Unterschied ist aber sehr gering und dürfte innerhalb der Fehlergrenzen der ziemlich unsicheren (Irrtumswahrscheinlichkeit etwas über 5 %) Regressionskurven liegen.

Deutlich gesichert ist jedoch auch hier wieder die Auswaschungstendenz für das Kalium. Darüberhinaus sind die Abnahmen der Konzentrationen von Mg, N und P durch statistisch signifikante Regressionskurven gesichert.

Die Ausgangssituation für den Streuabbau ist auf dem Kahlschlag grundsätzlich anders als im Bestand. Der Eingriff bedeutet einerseits eine Unterbindung der permanenten Streuzufuhr andererseits aber eine einmalige große Überführung von Biomasse in die Streuschicht und in das Totholzkompartiment. Auf der Parzelle 1 stand ein Vorrat von 5,9 t Laub/ha. Wenn man davon ausgeht, daß die Epiphyten zum größten Teil (Annahme nach Augenschein auf der Parzelle 90 %) auf den liegenden Stämmen weiterwachsen, hätte sich somit die organische Trockenmasse in der Streuschicht um etwa die Hälfte auf rd. 18 t/ha vermehrt, von denen nach einem Jahr etwa 7 t/ha (37 %) bereits wieder abgebaut wären. Von den Zweigen geht nur ein Teil direkt in die Streuschicht über, da die Kronen erst allmählich zusammenbrechen. Setzt man für die Zweige, die auf den Boden fallen, ein Drittel des Vorrats an Zweigen im Bestand an und

schlägt ihnen die Gesamtmenge der Lianen, zu erhält man 18 t/ha, von denen nach einem Jahr etwa 1,5 t/ha (8 %) abgebaut werden. Durch Abbau oberirdischer Substanz werden auf dem Kahlschlag dem Mineralboden also etwa 8,5 t/ha organische Trockenmasse im Jahr zugeführt. Dies ist nicht mehr als dem Boden auch unter den Gleichgewichtsbedingungen des Naturwaldes pro Jahr zugeführt worden wäre (Der Gesamtstreufall in der unmittelbar benachbarten und gleichartigen Parzelle 2 betrug 8,47 t/ha und Jahr).

Die verbleibende Streuschicht müßte nach diesen Schätzungen nach einem Jahr etwa 17,5 t/ha mehr an organischer Trockenmasse aufweisen. Die Inventurdaten aus dem Jahr 1974 (14,4 t/ha \pm 8,9 t/ha in der L-Schicht; 46,4 t/ha \pm 73,5 t/ha in der H-Schicht) bestätigen diesen Anstieg gegenüber 1973 (11,8 t/ha \pm 3,3 t/ha in der L-Schicht; 40,7 t/ha; \pm 54,2 t/ha in der H-Schicht) jedoch nicht im gleichen Ausmaß. Der Unterschied zwischen den beiden Inventuren ist allerdings nicht signifikant. Dies hat seine Ursache darin, daß die Teile der eingeschlagenen Bäume auf der P 1 nicht gleichmäßig auf der Fläche verteilt sind, sondern haufenweise zusammengelegt wurden. Diese Haufen sind in der zweiten Inventur nicht mit erfaßt worden.

Unter den klimatischen Bedingungen der Tropen bedeutet - wie auch EWEL (1976) folgert - eine Auflichtung und ein Kahlschlag somit nicht unbedingt einen verstärkten Humusschwund, sondern die verlangsamte Abbauraten bewirken, daß sich erst ein längeres Ausbleiben der Streunachlieferung oder die mechanische Entfernung des Humus (z.B. durch Erosion) negativ auf die Bodenvorräte an organischer Trockenmasse auswirken.

Für das Kalium deutet sich bereits aus dem Verlauf der Konzentrationen im Abbauversuch eine stärkere Abnahme der Vorräte an. Die Ausgangssituation stellt sich folgendermaßen dar:

Vorrat in der Humusauflage 1973	86,4 kg/ha
Input aus dem Kahlschlag (Laub + 10 % Epiphyten + 1/3 d. Zweige + Lianen)	181,9 kg/ha
Input aus dem Niederschlag	2,6 kg/ha

Sa. 270,9 kg/ha

Durch den Abbau der Trockenmasse um 37 % verringert sich dieser Vorrat um etwa 100 kg. Durch hinzukommende Verringerung der Konzentrationen durch Auswaschung um 46 % bleibt rechnerisch eine Vorrat von rd. 90 kg/ha übrig. Die zweite Inventur 1974 ergab tatsächlich einen Vorrat von 72,3 kg K/ha und stimmt damit in der Größenordnung in etwa mit der rechnerischen Schätzung überein. Der sich aus dem Inventurvergleich (incl. Inputs) ergebende Verlust liegt somit bei - 198,6 kg/ha und Jahr, die, da leicht löslich, mit dem Sickerwasser in den Mineralboden transportiert worden sein müssen und dort, wenn nicht bereits ausgewaschen, wiederzufinden sein müßten.

Mit dem normalen Streufall im Bestand und dem Abbau unter Gleichgewichtsbedingungen wären dagegen nur 46,7 kg K/ha und Jahr freigesetzt worden. Bei den meisten anderen Elementen weicht der Verlust, der sich aus der Inventurbilanz ergibt, nicht so stark vom Streuabbau unter Gleichgewichtsbedingungen ab; teilweise ist er sogar geringer (Ca, Mn).

8.4 Unterschiede in den Bioelementflüssen im Boden

Die Jahrgänge der Bioelementkonzentrationen sind in Abb. XXXII bis XLI (im Anhang) dargestellt. Die Konzentrationen im Humussickerwasser zeigen den gleichen Trend wie im Bestand. Die Höhe der Konzentrationen ist jedoch unterschiedlich (s. Tab. 45). Auf dem Kahlschlag sind sie durchweg geringer. Dieser Unterschied kann auch nicht durch die höhere Wassermenge, die auf dem Kahlschlag durch die Humusschicht sickert, hinreichend erklärt werden. Offensichtlich ist in den Humuslysometern der Humus- und Streuabbau durch den fehlenden Kontakt mit dem Mineralboden auf dem Kahlschlag stärker gehemmt als im Bestand, da die organische Auflage in den Humuslysometern auf der Kahlfläche sehr schnell austrocknet. Die Humuslysi-meter spiegeln wohl geringere Werte vor als sie tatsächlich auf dem Kahlschlag auftreten.

Auch die Sickerwässer haben den gleichen Trend wie im Bestand. Bei einigen ist er deutlicher ausgeprägt als im Bestand. Höher als im Bestand sind die Konzentrationen für Al, Mn, Mg, Ca, K und Na, geringer für P und N; beim Eisen sind sie etwa gleich.

Tab. 45: Vergleich der durchschnittl. Konzentration in den Wasserflüssen (mg/l)

	Na		K		Ca		Mg		Fe		Mn		Al		N		P	
	P 1	P 3	P 1	P 3	P 1	P 3	P 1	P 3	P 1	P 3	P 1	P 3	P 1	P 3	P 1	P 3	P 1	P 3
Freilandniederschlag	.28	.28	.21	.21	.39	.39	.51	.51	.07	.07	.02	.02	.16	.16	.64	.64	.05	.05
Humussickerwasser	.36	.42	15.2	38.4	1.18	5.10	.41	2.09	.49	.55	.04	.10	.63	1.06	2.14	4.56	.20	.29
Sickerwasser in 20 cm	.88	.56	6.82	1.38	2.86	.80	2.12	.55	.15	.35	.18	.08	6.29	1.65	.83	.80	.11	.03
Sickerwasser in 90 cm	.88	.27	2.48	.45	1.41	.41	.72	.11	.05	.06	.08	.01	5.84	.18	.30	.77	.006	.016

Tab. 46: Bioelementoutputs mit dem Sickerwasser (kg/ha u. Jahr)

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
P1	6.6	21.5	10.1	6.3	.39	.89	60.1	1.5	.02
P3	1.3	2.2	1.7	.65	.29	.09	.98	5.1	.26
Diff. durch Wassermenge	1.9	3.3	2.5	.96	.13	.13	1.45	-	-
Diff. durch Konz.änderg.	4.7	18.2	7.6	5.3	.02	.76	58.7	-3.6	-0.24

Wie Tab. 46 zeigt, ist der Output auf der Kahlfläche bei den meisten Elementen erheblich höher. Nur Stickstoff und Phosphor haben wegen der geringen Konzentrationen im Sickerwasser trotz höherer Wassermengen auf der Kahlfläche einen geringen Output. Die Erhöhung geht beim Eisen fast ausschließlich auf die größere Sickerwassermenge zurück. Bei den anderen Elementen macht die Erhöhung der Wassermenge nur 20 % des Mehroutputs aus. Der größte Teil beruht auf der Erhöhung der Konzentrationen. Der Output auf der Kahlfläche ist für die meisten Elemente höher als der Input, so daß in diesem Jahr tatsächlich Verluste für das Ökosystem entstanden, die in ihrem prozentualen Anteil am Vorrat jedoch unbedeutend waren (bei den meisten Elementen = 0,3 %; 1,5 % bei Na). Keine Verluste ergaben sich für N und P, wobei jedoch beim Stickstoff mit Sicherheit mit Verlusten durch gasförmig entweichendes N zu rechnen ist. Beim Mg sind In- und Output etwa ausgeglichen. Bei Na und Ca entspricht der Verlust (Output - Input) dem Input von nur einem Jahr, beim K etwa dem von sieben Jahren. Man kann also mit relativ schneller Regeneration des Systems beim Auffangen der Verluste durch Sekundärvegetation rechnen. Beim Aluminium entspricht der Verlust dem Regeninput von etwa 25 Jahren. Hier ist aber mit schnellerer Regeneration der austauschbaren Vorräte durch Verwitterung zu rechnen. Der Kalium-Output von nur 21,5 kg/ha und Jahr kann aber in diesem Jahr nicht den erhöhten Input in den Mineralboden von 198,6 kg/ha und Jahr ausgleichen, so daß der Differenzbetrag sich als Vorratsanreicherung im Mineralboden niederschlagen müßte.

8.5 Änderung der Bioelementvorräte

8.5.1 Unterschiede zwischen den Bioelementvorräten im Mineralboden auf der P 3 und der P 1

Die Tab. 47 und 48 zeigen die Veränderungen in den Vorräten von N und P und der austauschbaren Kationen. Es zeigt sich, daß dort, wo es sich um Verluste handelt (z.B. Mg, Mn, Al) dieser Differenzbetrag das Ökosystem nicht über den Output verlassen

Tab. 47: Vorräte in der P1 1973 und 1974

	C t/ha		N t/ha		P kg/ha	
	73	74	73	74	73	74
	Wieder- holungen		81.466		5.4824	
0-20		81.004		4.0810		554.400
\bar{x}	87.7800	81.235	5.6980	4.7317	564.102	515.900
S		± 0.3267		± 0.9909		± 54.447
Wieder- holungen		89.1480		5.4720		638.400
20-40		63.6120		3.4884		570.000
\bar{x}	67.4880	76.3800	5.4264	4.4802	673.284	604.200
S		± 18.0567		± 1.4026		± 48.366
Wieder- holungen		44.2880		2.9440		716.800
40-60		33.2800		2.2784		614.400
\bar{x}	47.8720	38.7840	3.8144	2.6112	962.048	665.600
S		± 7.7838		± 0.4707		± 72.408
Wieder- holungen		44.4720		3.1416		938.400
60-90		41.6160		3.1416		1060.800
\bar{x}	53.4480	43.0440	4.1616	3.1416	1122.816	999.600
S		± 2.0195		.0000		± 86.550
Wieder- holungen		40.9050		2.9160		1093.500
90-120		31.9545		3.2400		1174.500
\bar{x}	46.1700	36.4298	3.8475	3.0780	1398.060	1134.000
S		± 6.3290		± 0.2291		± 57.276
\sum (t/ha)	302.8	275.9	22.9	18.1	4.7	3.9
Diff.		-26.9		-4.8		-0.8
Output		?		0.002		0.00002

Tab.48: Austauschbare Kationen-Vorräte (kg/ha) in der P1 1973 und 1974

	Na		K		Ca		Mg		Fe		Mn		Al		AKe kcal/ha		
	73	74	73	74	73	74	73	74	73	74	73	74	73	74	73	74	
0-20	Wieder-	28.95	28.95	249.48	320.32	160.16	177.10	81.31	63.29	170.94	91.17	28.18	2.48	1945.02	974.82	252.82	143.45
	holungen	28.03	22.18	187.88	149.38	85.78	114.58	59.29	42.20	100.25	64.83	8.92	8.98	1050.28	622.16	142.21	94.43
	\bar{x}	28.49	25.57	218.68	234.85	122.97	145.84	70.30	52.75	135.60	78.00	18.55	5.73	1497.65	798.49	197.52	118.94
	S	+ .65	+4.79	+43.56	+120.87	+52.59	+44.21	+15.57	+14.91	+49.99	+18.63	+13.62	+4.60	+632.68	+249.37	+78.21	+34.66
20-40	Wieder-	33.97	36.02	201.32	289.56	118.10	128.59	53.58	43.78	82.31	55.85	28.27	13.36	2273.16	1269.96	280.57	171.71
	holungen	25.31	57.68	139.76	291.84	50.62	97.58	38.53	41.27	22.09	69.77	6.16	7.50	1119.48	1669.84	140.42	217.97
	\bar{x}	29.64	46.85	170.54	290.70	84.36	113.09	46.06	42.53	52.20	62.82	17.22	10.43	1696.32	1464.90	210.50	194.84
	S	6.12	+15.32	+43.53	+ 1.61	+47.72	+21.93	+10.64	+1.77	+42.58	+9.84	+15.63	+4.14	+815.77	+275.69	+99.10	+32.71
40-60	Wieder-	32.51	34.56	158.72	158.21	92.16	46.59	34.56	21.50	22.14	15.26	27.39	3.33	2488.32	1111.04	296.57	138.47
	holungen	32.00	44.54	101.12	185.60	26.62	50.94	20.04	24.04	15.18	6.91	6.63	3.92	1134.08	1351.68	137.10	168.85
	\bar{x}	32.26	39.55	129.92	171.91	59.39	48.77	27.30	22.77	18.66	11.09	17.01	3.63	1811.20	1231.36	216.84	153.66
	S	+ .36	+7.06	+40.73	+19.37	+46.34	+3.08	+10.27	+1.80	+4.92	+5.90	+14.68	+0.42	+957.59	+170.16	+112.76	+21.48
60-90	Wieder-	53.45	70.99	201.96	162.38	126.07	58.75	40.39	23.83	17.22	8.12	40.80	5.59	3892.32	1623.84	456.89	197.64
	holungen	68.54	46.10	165.24	133.42	34.07	49.78	19.38	28.52	3.72	2.36	5.26	.00	1709.52	1823.76	204.97	219.51
	\bar{x}	61.00	58.55	183.60	147.90	80.07	54.27	29.89	26.18	10.47	5.24	23.03	2.80	2800.92	1723.80	330.93	208.58
	S	+10.67	+17.60	+25.96	+20.48	+65.05	+6.34	+14.86	+3.32	+9.55	+4.07	+25.13	+3.95	1543.47	+141.36	+178.13	+15.46
90-120	Wieder-	39.08	85.86	173.34	182.65	134.86	78.16	33.01	34.18	12.47	5.43	30.25	5.79	4588.65	1980.45	531.43	241.43
	holungen	63.58	43.33	154.30	121.09	36.57	60.75	13.32	26.85	2.36	5.95	5.22	.00	2365.20	2199.15	276.54	259.93
	\bar{x}	51.33	64.60	163.83	151.87	85.72	69.46	23.17	30.52	7.42	5.69	17.74	2.90	3476.93	2089.80	403.99	250.68
	S	+17.32	+30.07	+13.46	+43.53	+69.50	+12.31	+13.92	+5.18	+7.15	+ .37	+17.70	+4.09	+1572.22	+154.64	+180.23	+13.08
Σ	202.72	235.12	866.56	997.23	432.51	431.43	196.72	174.75	224.35	162.84	93.55	25.49	11283.02	7308.35	1359.78	426.70	
Diff.		32.4		130.7		-1.08		-21.97		-61.51		-68.06		-3975.		-433.	
Output		6.6		21.5		10.1		6.3		.39		.86		60.			

haben kann, außer beim Stickstoff, wo gasförmiger Output in erheblichem Umfang denkbar ist. Wenn man die Inventurdaten von 1973 und 1974 für die P 3 vergleicht, zeigt sich, daß auch dort erhebliche Abweichungen zwischen beiden Inventuren auftauchen. Die methodischen Fehler sind also so groß, daß sie nicht gestatten, nach nur einem Jahr eine Aussage über die Veränderungen in den Vorräten zu machen. Als einziges scheint die Zunahme des Kalium-Vorrates in der Bodentiefe 20 - 40 cm gesichert. Dort zeigt die Varianzanalyse in der Inventur 1974 signifikante Unterschiede zwischen der P 1 und der P 3. Insgesamt erfährt das austauschbare Kalium im Boden eine Zunahme seines Vorrats um etwa 130 kg/ha. Da der Input in den Mineralboden bei etwa 199 kg/ha lag und der Output ungefähr 22 kg/ha betrug, ergibt sich daraus eine rechnerische Differenz von 177 kg/ha. Deren Abweichung von der Differenz der Inventuren in Höhe von 47 kg/ha kann ohne weiteres bereits wieder als Aufnahme in der neu gebildeten Sekundärvegetation nach einem Jahr fixiert sein. Eine Inventur der Sekundärvegetation wurde 1974 nicht vorgenommen. In 10 Monate alter Sekundärvegetation am Izabal-See in Guatemala (TERGAS/POPENOE, 1971) wurden aber Vorräte in fast genau der gleichen Größe (46,6 kg/ha) auf besseren Standorten noch mehr) gefunden. Andere Werte auf besseren Standorten bei Turrialba (HARCOMBE, 1977) oder in etwas älterer (2jähr.) Sekundärvegetation im Magdalenatal (FÖLSTER et al., 1976) liegen etwas darüber. Dies zeigt die große Bedeutung, die tropische Sekundärarten für die Verhinderung von Nährstoffverlusten durch schnelle Aufnahme besitzen und die bereits von mehreren Autoren hervorgehoben wurde (VAN STEENIS, 1958; BUDOWSKI, 1961; STARK, 1970). Insgesamt zeigt sich also, daß für das Kalium die Daten aus San Eusebio in realistischer Größenordnung liegen. Die große Abnahme der K-Vorräte in der Humusaufgabe (+ Input aus dem eingeschlagenen Bestand) und eine dem gegenüber stehende Zunahme der austauschbaren Vorräte im Mineralboden bestätigte sich auch in den Untersuchungen im Magdalenatal auf der ungebrannten Parzelle (DE LAS SALAS/FÖLSTER, 1976).

Bei den anderen Elementen ergeben sich keine Übereinstimmungen in der Tendenz zwischen den Ergebnissen aus San Eusebio und

aus dem Magdalenatal. Es dürfte richtig sein, daß der Zunahme der Vorräte des K Abnahmen der Vorräte von austauschbarem Fe, Mn und Al gegenüberstehen. Darüberhinaus sollen die Unterschiede zwischen den beiden Inventuren wegen der vorher bereits erwähnten Ungenauigkeiten nicht weiter betrachtet werden.

Es ist allerdings zu erwarten, daß bei einer Behandlung der Fläche, wie sie bei Überführung in landwirtschaftliche Nutzung vorgenommen worden wäre, nämlich ein zusätzliches Abbrennen, sich stärkere Veränderungen ergeben hätten. Die Untersuchungen im Magdalenatal haben gezeigt, daß das Abbrennen die Verluste in der Humusschicht verstärkt (insbesondere N) und die austauschbaren Vorräte im Mineralboden kräftig erhöht (außer N und P), da auch aus den Vegetationsresten höhere Mengen freigesetzt werden (DE LAS SALAS/FÖLSTER, 1976). Beim Phosphor ist das Ausmaß der Veränderungen nicht allein an der Bestimmung des Gesamt-Vorrats abzulesen. Vielmehr setzt das Abbrennen der Flächen große Mengen vorher organisch gebundenen Phosphors frei, der entweder als Ca-, Fe- oder Al-Phosphat im Boden gebunden wird und somit in erheblich geringerem Maße pflanzenverfügbar wird (FASSBENDER, 1977).

FASSBENDER (1975) hat in Oberböden durch Einwirkung hoher Temperaturen neben N-Verlusten auch Verluste an austauschbaren Kationen festgestellt, denen eine gleichzeitige starke Zunahme der wasserlöslichen Kationen gegenüber stand. Diese Kationen können, mit dem Sickerwasser in tiefere Bodenschichten verlagert, durchaus wieder vom Boden eingetauscht werden oder von der Sekundärvegetation aufgenommen werden, unter ungünstigen Bedingungen aber auch zu beträchtlichen Teilen ausgewaschen werden.

8.5.2 Langfristige Auswirkungen

An einer Stelle des Waldes bot sich die Gelegenheit, dicht nebeneinander liegend, eine Wiesenfläche, eine 6jährige Regeneration und eine Naturwaldfläche zu untersuchen. Die Ergebnisse finden sich in der Tab. 49. Biomassen wurden in diesem Fall leider nicht bestimmt.

Tab. 49: Vorräte (kg/ha) im Regenerationszyklus

		Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
Humus- auflage	Wiese	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6jähr.Regeneration	5.41	52.2	100.2	54.1	183.8	7.06	163.4	742.5	29.6
	Altbestand	.79	16.6	30.9	18.9	32.5	2.96	38.8	99.4	4.7
	Parz. 1 - 13	7.22	59.4	216.2	54.3	192.2	14.78	245.2	533	29.2
Mineral- boden	Wiese	236.	1521.	2230.	384.	235.	221.	14004.	21236	7136.
	6jähr.Regeneration	173.	1036	787.	235.	193.	139.	22148.	22223	7724.
	Altbestand	176.	813	608.	182.	249.	136.	15618.	22087	7941.
	Parz. 1 - 13	188.	984	1859	449.	203.	217.	17217.	27197	6424.
	(Bestand P 1-13)	(15.)	(1469.)	(899.)	(254.)	(74.)	(43.)	(189.)	(1107.)	(66.)
Höchster Ges.vorrat in	Wiese	Wiese	Wiese	Wiese	Regene- ration	Wiese	Regene- ration	Regene- ration	Regene- ration	Wald

Es zeigt sich, daß die Vorräte insgesamt auf den 3 Flächen nicht sehr unterschiedlich sind. Dies bestätigt die schon früher gemachte Beobachtung (LAUDELOUT, 1961), daß in den ersten Jahren eine Grasbrache die frei werdenden Bioelemente genau so gut fixiert, wie die natürliche Sekundärvegetation, sofern eine Nutzung durch Mahd unterbleibt, da die Ernte nicht nur einen Export von Nährstoffen darstellt, sondern in dieser Zeit auch die Auswaschungsverluste erhöht werden. Eine ältere natürliche Regeneration ist einer Grasbrache in jedem Fall überlegen. Es ist anzunehmen, daß im Altbestand die teilweise geringeren Bodenvorräte durch Vorräte im Bestand ausgeglichen werden.

9. Schlußbetrachtung

Für die erhebliche Streubreite in der Ausprägung des Waldökosystems in San Eusebio wirkt als primär differenzierender Faktor der W a s s e r h a u s h a l t (HETSCH, 1976). Insgesamt ist er gekennzeichnet durch ein ständig hohes Wasserangebot für die Vegetation. Dies kommt zum Ausdruck in Kenngrößen des Wasserhaushalts, wie dem Verhältnis E_a/E_o^* (über 1), das Wechsel in der Vegetation deutlich widerspiegeln kann (PEREIRA, 1967) und von dem verschiedene Autoren (siehe HILLEL/RAWITZ, 1972) angeben, daß es in linearer Beziehung zur Nettoproduktion eines Bestandes stehen soll ($Y = m \cdot E_a/E_o$). Nach neueren Untersuchungen besteht jedoch eine lineare Beziehung nur zwischen Nettoproduktion und dem Quotienten E_t/E_o^* , die für verschiedene Pflanzengesellschaften über einen weiten Bereich klimatischer Bedingungen (SPECHT, 1972) gilt (E_t/E_o in San Eusebio im Mittel $0,89 \pm 0,3$; Werte über 1 fanden sich in der zweiten der feuchteren Jahreshälfte).

die am Wasserhaushalt orientierte Standortstypengliederung gilt für die B i o e l e m e n t v o r r ä t e nur bedingt, da nur die Unterschiede zwischen den P-Vorräten durchgehend Signifikanzen aufwiesen. Insgesamt kann dieses Waldökosystem nicht als besonders reich angesehen werden, aber es kann als stabil gelten, da der größte Teil der Bioelementvorräte im Boden lokalisiert ist und der Gesamtinhalt des Ökosystems für die einzelnen Bioelemente sehr lange Umlaufzeiten hat. Dabei ergab sich folgende Reihenfolge von der längsten (P) zur kürzesten (Na) Umlaufzeit:

P Al N Fe = Mn Ca K Mg Na

Bei den Untersuchungen in El Verde ergab sich jedoch eine abweichende Reihenfolge (zit. in WITKAMP, 1971):

N Mg Ca Mn Na P K

Diese Unterschiede sind i.W. durch die Einbeziehung unterschiedlicher Bodentiefen (insbes. beim Phosphor) entstanden.

* E_a = aktuelle Evapotranspiration

E_t = Transpiration des Bestandes

E_o = potentielle Evaporation einer freien Wasseroberfläche

Der K a h l s c h l a g führte zwar zu einer höheren Sickerwasserspende, aber zu keinem höheren Oberflächenabfluß (s.Kap. 8.1.1), wobei die höhere Grundwasserspende ein zu erwartendes und mehrfach bestätigtes Ergebnis (siehe LAMPRECHT, 1972) ist. Weniger selbstverständlich ist jedoch, daß der Oberflächenabfluß nicht stärker zugenommen hat, da in der Literatur z.T. schon von erheblichen Erosionsschäden bereits nach Exploitationseingriffen berichtet wird (FOX, 1976) und da es der weiteren Umgebung von San Eusebio nicht an Beispielen für katastrophale Erosionsschäden mangelt. Entscheidender Faktor ist hier jedoch neben der unterschiedlichen Hangneigung der Zeitraum, in dem der Boden ohne Vegetationsdecke bleibt. Der Kahlschlag allein, bei sofort wieder einsetzender Regeneration und bei nur langsamem Humusabbau, hat in dieser Hanglänge (12 % Gefälle auf der P1) offensichtlich nicht genügt, um Veränderungen in der Bodenstruktur und im Porenvolumen, die die Infiltrationsrate für Niederschläge gesenkt hätten, zu bewirken. Auch aus der Literatur sind Beispiele bekannt, bei denen der Anteil des Oberflächenabflusses unmittelbar nach der Entwaldung noch gering ist, aber mit den Jahren stark zunimmt (Werte aus Mindanao von KELLMANN zit. in LAMPRECHT, 1972), da die mit der Humuszehrung parallel laufenden bodenphysikalischen Veränderungen i.a. erst in der Periode der landwirtschaftlichen Nutzung auftreten (AHN, 1974).

Der Kahlschlag bewirkte außerdem eine Erhöhung der Bioelementverluste mit dem Sickerwasser, die aber nicht sehr groß war. Unterschiede in den Vorräten konnten, bis auf das Kalium, nach einem Jahr statistisch signifikant nicht nachgewiesen werden. Da die Wiesenparzelle im Vergleich mit der natürlichen Regeneration und der benachbarten Naturwaldparzelle bei vielen Elementen die höchsten Vorräte im Boden aufwies, kann auch eine Regeneration auf gleichbleibendem Fruchtbarkeitsniveau erwartet werden. Diese sich aus den aufgezählten Ergebnissen abzeichnende relative Stabilität des gesamten Ökosystems und der Böden scheint auf den ersten Blick im Gegensatz zu vielen Untersuchungen über die Auswirkungen der Zerstörung der Waldvegetation in den Tropen (BUDOWSKI, 1956; NYE/GREENLAND, 1960; DAUBENMIRE, 1972; WATTERS, 1971; DENEVAN, 1973) zu stehen.

Dieser Gegensatz relativiert sich jedoch dadurch, daß der entscheidende Faktor für die Senkung des Niveaus der Bodenfruchtbarkeit, wenn man von extrem labilen Standorten absieht (MCNEILL, 1972), stets die Dauer des Zeitraums war, in dem der Boden unter anderer als Wald- oder waldähnlicher Vegetation lag, sowie die Art dieser Ersatzvegetation. Die bei der "shifting cultivation" während der landwirtschaftlichen Nutzung eintretenden Veränderung sind dabei entweder an die Entwicklung des Bodenhumus gekoppelt (Stickstoffgehalt und -mineralisation, Gehalt des P_{org} , Austauschkapazität der Boden - besonders bei kaolinitischen Tonen) oder an Erosionsverluste (austauschbare Kationen - insbes. Kalium) (AHN, 1974).

Wenn man diese Ergebnisse auf ihre Aussagekraft für einen größeren Raum in der Wolkenwaldstufe allgemein hin überprüfen will, muß in erster Linie die **Erosionsgefahr** betrachtet werden. Die Hangneigung ist in weiten Teilen dieser Gebirgsstufe stärker als auf der Versuchsparzelle. Somit sind dort viel eher die Voraussetzungen für einen höheren Prozentsatz an Oberflächenabfluß und für schnelleren Abtransport der Humusaufgabe gegeben. An steilen Hängen, besonders wenn die Niederschläge noch ansteigen, wäre daher die Waldvegetation zweckmäßigerweise ungestört zu erhalten. Auf der Kahlschlagfläche bestand der Oberboden aus schluffig-tonigem Material mit hohem Humusgehalt, das wegen seines lockeren Gefüges hohe gesättigte Leitfähigkeiten (ca. 2000 cm/Tag) aufwies. Dieses Material ist großräumig keineswegs überall und in gleicher Mächtigkeit gegeben, so daß, wie die Untersuchungen von HETSCH (1976) gezeigt haben, als Ergebnis früherer Abtragsphasen die Erosion auch die heutige Ausprägung der Waldbestände mitbeeinflusst hat. Dort, wo das tonreichere Hangsediment oberflächlich ansteht, ist ebenfalls mit höherer Erosionsgefahr zu rechnen. Weiterhin spielt die Vegetationsdecke und somit die Art der Bodennutzung eine erhebliche Rolle. Als unproblematisch können Vegetationsformen gelten, die die physikalischen Bodeneigenschaften und den hohen Humusgehalt des Bodens erhalten. Dies sind, wenn Hanglage und Bodenmaterial günstig sind, neben dem Naturwald auch Sekundärvegetation und, zumindest zeitlich begrenzt, Wiesenflächen, wenn sie nicht überbeweidet werden

und sich nicht durch Trittschäden Angriffsflächen für die Erosion bieten. Landwirtschaftliche Nutzung kann, wenn es sich nicht um intensive Mischkulturen mit künstlicher Humuszufuhr handelt, diese Voraussetzung nicht erfüllen.

Hat Erosion erst einmal eingesetzt, ist die Rehabilitation der Boden sehr erschwert, da die ton- und Al-reicheren, stellenweise steinigere Unterböden ungünstigere Voraussetzungen bieten und die Abtragung der Oberböden mit dem Humus einen erheblichen N- und P-Verlust bedeuten.

Inwieweit **A u f f o r s t u n g** mit Koniferen den Naturwald in seiner ökologischen Funktion ersetzen kann, kann aus den vorliegenden Ergebnissen nicht sicher abgeleitet werden. Untersuchungen von ROBINSON et al. (1966) in Ostafrika in einer 16-jährigen Cupressus lusitanica-Aufforstung haben gezeigt, daß sich die bodenphysikalischen Eigenschaften nicht signifikant veränderten. Die Bioelementvorräte verringerten sich jedoch im Boden geringfügig. Die in der Vegetation festgelegten Bioelementmengen waren in künstlichen Baumpflanzungen bei den meisten Elementen nicht geringer als in natürlicher Sekundärvegetation (TERGAS/POPENOE, 1971), während Düngung von Regenerationsflächen den Strauch- und Baumanteil zugunsten anueller Arten unterdrückte und damit die Festlegung von Bioelementen in der Sekundärvegetation nicht förderte (HARCOMBE, 1977). Auf von der Hanglage und vom Bodenmaterial her unproblematischen Flächen dürften Nadelholz-Kulturen und Laubholz-Plantagen zumindest für eine Baumgeneration tolerierbar sein. Großflächig verbietet sich ihre Anlage aber schon daher, daß die Hangneigungen und Bodenverhältnisse auf kleinstem Raum stark wechseln. Es sollten auch stets Naturwaldflächen oder naturnahe Waldflächen in der Nähe vorkommen, da so eine Regeneration der Flächen eher gewährleistet ist. Daß auf Wiesenflächen an Steilhängen die Anlage von Nadelholzkulturen problematisch ist, zeigen viele gescheiterten Beispiele in der Umgebung Méridas, da die Bodenverwundung bei der Pflanzung erst Ansatzpunkte für die Erosion schuf. Auf solchen Flächen ist die Regeneration über natürliche Sekundärvegetation sicherer.

Unter dem Gesichtspunkt der **W a s s e r s p e n d e** ist die Leistung des Naturwaldes mit 600 mm/Jahr nicht gering. Veränderungen in der Vegetation zur Erhöhung der Wasserspende sind nicht ungefährlich, da sich langfristig der Anteil oberflächlich oder oberflächennah abfließenden Wassers erhöhen wird, was sich auf die Wasserqualität (Lösungsfracht) und seine Sedimentfracht (Problematik der Stauseeauffüllung) auswirken wird.

Da die tropischen Gebirgsregionen wegen der für den Menschen günstigeren klimatischen Bedingungen schon immer unter größerem Bevölkerungsdruck standen und noch stehen, gilt es, in der **B o d e n n u t z u n g s p l a n u n g** sich den wechselnden Standortsbedingungen anzupassen, um den Vorteil an Stabilität, den die Böden der Gebirgsregenwälder i.a. durch höhere Humusgehalte gegenüber den kurzgeschlossenen Bioelementkreisläufen der armen Tieflandregenwälder (STARK, 1971) besitzen, nicht durch Erosion und begleitende Schäden wie verringerte Bioelementvorräte, verringerte Austauschkapazitäten der Böden und Strukturschäden zu gefährden.

Zusammenfassung

In einem Wolkenwald der venezolanischen Anden an einem NO-Hang der Nordkordillere der Sierra de Merida in 2200 - 2500 m über NN wurde auf 13 Parzellen eine Inventur des Ökosystems durchgeführt und wurden auf einer Dauerbeobachtungsparzelle ein Jahr lang Untersuchungen zu den dynamischen Komponenten des Wasser- und Bioelementhaushaltes angestellt. Auf einer weiteren Parzelle wurden die Auswirkungen eines Kahlschlags auf Wasser- und Bioelementhaushalt untersucht.

Das Waldökosystem zeigt eine erhebliche Streubreite in seiner Ausprägung, wobei von HETSCH als primär differenzierender Faktor der **W a s s e r h a u s h a l t** ermittelt wurde. Dies führte zur Entwicklung eines am Grad der Hydromorphie der Böden orientierten Standortstypensystems. Der Wasserhaushalt ist insgesamt gekennzeichnet durch permanente reichliche Wasserversorgung der Vegetation, so daß es während des gesamten Beobachtungszeitraums zu keinerlei Wasserstreß kam. Die Bedeutung der hohen Nebelhäufigkeit liegt dabei nicht in einem aktiven positiven Beitrag zur Wasserbilanz, sondern vielmehr in der indirekten Wirkung über ein ständig geringes Sättigungsdefizit der Luft. Der Kahlschlag führte zu einer höheren Sickerwasserspende aber bewirkte keinen höheren Oberflächenabfluß.

Aus bodenchemischer Sicht ließ sich die Standortstypengliederung nicht und in bezug auf die Bioelementvorräte nur bedingt bestätigen. **B o d e n c h e m i s c h** sind die hervorstechenden Merkmale hohe C- und N-Gehalte im Mineralboden, hoher Anteil von occludierten Phosphaten, niedrige pH-Werte (3,5 im Oberboden und 3,7 im Unterboden) und hohe Al-Belegung am Austausch (83 - 94 % je nach Tiefe) mit stark selektiver Bindung des Al, so daß am Kationenaustausch nur ein relativ kleiner Anteil der Bindungsplätze tatsächlich teilnimmt. Der Kahlschlag bewirkte innerhalb eines Jahres nur geringe signifikante bodenchemische Veränderungen. Sicher ist eine deutliche Erhöhung der wasserlöslichen Nitrate im Boden.

Das Gesamtsystem erscheint nicht besonders reich, was **B i o e l e m e n t v o r r ä t e** anbelangt. Nur die N- und P-Vorräte sind hoch (hoher Anteil occludierter Phosphate im

Boden). Es erscheint jedoch als ein relativ stabiles System, da der größte Teil der Bioelemente im Boden festgelegt ist. Bei N und P, sowie beim austauschbaren Al und Na beträgt der Anteil im Boden über 90 %. Selbst beim austauschbaren Kalium stecken nur 66 % der Vorräte im Bestand und noch 40 % im Boden. Die Bioelemente haben lange Umlaufzeiten für das Gesamtsystem. Der interne Umsatz läuft weitaus schneller ab.

Untersuchungen des Streufalls und des Umsatzes der Organischen Trockenmasse in der Humusschicht deuten darauf hin, daß für dieses Ökosystem die Annahme des stationären Zustandes gerechtfertigt erscheint.

Die Input-Output-Bilanz wies bei keinem Element auf Verluste aus dem Ökosystem mit entsprechender Verarmungstendenz hin.

Der Kahlschlag bewirkte eine Erhöhung des Outputs mit dem Sickerwasser. Die Verluste waren jedoch gering. Unterschiede in den Vorräten im Boden ließen sich mit Ausnahme der Anreicherung des austauschbaren Kaliums nicht signifikant nachweisen. Insgesamt ergab sich für das Kalium jedoch ein Verlust, der dem Input von ca. 7 Jahren entsprach. Bei zunehmender Aufgangwirkung der natürlichen Regeneration können diese Verluste in relativ kurzer Zeit wieder ausgeglichen werden. Eine nahegelegene Wiesenparzelle und eine 6jährige Regeneration wichen in ihren Bioelementvorräten im Boden auch nicht stark voneinander ab und lagen über den Vorräten in der benachbarten Naturwaldparzelle, so daß auch für die Wiesenparzelle eine Regeneration auf gleichbleibendem Fruchtbarkeitsniveau erwartet werden kann.

Wegen des in weiten Bereichen unzuverlässigen Datenmaterials wurde von Simulationen mit den Modellen für den Bioelementhaushalt abgesehen, so daß die Arbeit auf das deskriptive Stadium der Ökosystemanalyse beschränkt bleibt.

Es wird kurz auf die Übertragbarkeit der Ergebnisse auf einem größeren Raum und ihre Bedeutung für die Bodennutzungsplanung eingegangen.

- Ahn, P.M. (1974): Some observations on basic and applied research in shifting cultivation. S. 123-154 in: Shifting cultivation and soil conservation in Africa. Soils Bulletin 24 (1974)
- Angström, A. (1936): Medd. Statens Meteor. Hydr. Anstalt Nr. 8 (1936)
- Askew, G.P. (1964): The mountain soils of the east ridge of Mt. Kinabalu. Proceedings of the royal society, series B 161, 65-74 (1964)
- Asprey, G.F. und Robbins, R.G. (1953): The vegetation of Jamaica. Ecological monographs 23, 159-412 (1953)
- Barber, S.A. (1962): A diffusion and mass-flow concept for soil nutrient availability. Soil Science 93, 39-49 (1962)
- Baumgartner, A. (1967): Energetic bases for differential vaporization from forests and agricultural lands. S. 381-389 in: Sopper, W.E. und Lull, H.W. (eds.): International Symposium on Forest Hydrology. Pergamon Press. Oxford (1967)
- Baumgartner, A. und Reichel, E. (1975): Die Weltwasserbilanz. München (1975)
- Benecke, P. (1976): Water exchange of forest ecosystems. in: Lange, O.E., Kappen, L. und Schulze, E. (eds.): Water and Plant Life. Problems and Modern Approaches. Ecological Studies. 19. Berlin (1976)
- Benecke, P. und van der Ploeg, R.R. (1976): Tensiometermessungen zur Bestimmung der bodenabhängigen Komponenten des Wasserhaushaltes von Waldbeständen. Mitteilunge. der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft 23, 31-46 (1976)
- Bernhard, F. (1970): Etude de la litiere et de sa contribution au cycle des elements mineraux en foret ombrophile de Cote-d'Ivoire. Oecologia Plantarum 5, 247-266 (1970)
- Bernhard-Reversat, F. (1972): Decomposition de la litiere de feuilles en foret ombrophile de basse Cote-d'Ivoire. Oecologia Plantarum 7, 279-300 (1972)
- Bernhard-Reversat, F. (1975): Nutrients in throughfall and their quantitative importance in rain forest mineral cycles. S. 153-159 in: Tropical Ecological Systems. New York (1975)

- Bolz, H.M. (1949): Die Abhängigkeit der infraroten Gegenstrahlung von der Bewölkung.
Zeitschrift für Meteorologie 3, 201 (1949)
- Bolz, H.M. und Falkenberg, G. (1949): Neubestimmung der Konstanten der Angströmschen Strahlungsformel.
Zeitschrift für Meteorologie 3, 97 (1949)
- Boyer, J. (1973): Cycles de la matiere organique et des elements mineraux dans une cacaoyere camerounaise.
Cafe, Cacao, The 17, 3-23 (1973)
- Bray, J.R. und Gorham, E. (1964): Litter production in forests of the world.
Advances in ecological Research 2, 101-157 (1964)
- Brüniq, E.F., et al. (1977): The international Amazon project co-ordinated by Centro de Ecologia, Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas: Organization and recent advances.
S. 104-119G in: Brüniq, E.F. (ed.): Transactions of the international MAB-IUFRO workshop on tropical rainforest ecosystems research Hamburg-Reinbek 12.-17.5.1977.
Hamburg (1977)
- Brun, R. (1976): Methodik und Ergebnisse zur Biomassenbestimmung eines Nebelwald-Ökosystems in den venezolanischen Anden.
S. 490-499 in: XVI IUFRO world congress reports, Division I.
Oslo (1976)
- Budowski, G. (1956): Tropical savannas: A sequence of forest felling and repeated burnings.
Turrialba 6, 23-33 (1956)
- Budowski, G. (1963): Forest succession in tropical lowlands.
Turrialba 13, 42-44 (1963)
- Budowski, G. (1968): La influencia humana en la vegetacion natural de montanas tropicales americanas.
Colloquium Geographicum 9, 157-162 (1968)
- Budyko, M.I. (1963): Atlas teplovogo balansa zemnogo schara.
Moskau (1963)
- Burnham, C.P. (1974): The role of the soil forming factors in controlling altitudinal zonation on granite in Malaysia.
S. 59-74 in: Flenley, J.R. (ed.): Altitudinal zonation in Malesia.
- Carr, A.F. (1949): La montana llorona.
Sci. Mounthly 68, 225-234 (1949)
- Conforth, I.S. (1970): Leaf-fall in a tropical rain forest.
Journal of applied ecology 7, 603-608 (1970)

- C.T.S. (1972): Soils of the humid tropics.
U.S. National Academy of Sciences.
Washington D.C. (1972)
- Daubenmire, R. (1972): Some ecologic consequences of converting forest to savanna in northwestern Costa Rica.
Tropical Ecology 13, 31-51 (1972)
- De las Salas und Fölster, H. (1976): Bioelement loss on clearing a tropical rain forest.
Turrialba 26, 179-186 (1976)
- Denaeyer-de Smet, S. (1969): Recherches sur l'écosystème forêt, série B: La chenaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution No. 29. Apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitations, d'égouttement sous couvert forestier et d'écoulement le long des troncs (1965, 1966, 1967).
Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique 102, 355-372 (1969)
- Denevan, W.M. (1973): Development and the imminent demise of the amazon rain forest.
Professional Geographer 25 (2), 130-135 (1973)
- Dirmhirn, I. (1965): Das Strahlungsfeld im Lebensraum.
Frankfurt (1965)
- Dommergues, Y. (1963): Les cycles biogéochimiques des éléments minéraux dans les formations tropicales.
Bois et forêt des tropiques no. 87, 9-25 (1963)
- Drury, W.H. und Nisbet, I.C.T. (1973): Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*. 54, 332-368 (1973)
- Edmisten, J. (1970): Soil studies in the El Verde rain forest. S. H79-H87 in: Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970) a.a.o.
- Edmisten, J. (1970): Preliminary studies of the nitrogen budget of a tropical rain forest.
S.H211-H215 in: Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970) a.a.o.
- Edwards, P.J. (1977): Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter.
Journal of ecology 65, 971-992 (1977)
- Edwards, P.J. und Grubb, P.J. (1977): Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil.
Journal of Ecology 65, 943-969 (1977)
- Eidmann, F.E. (1959): Die Interception in Buchen- und Fichtenbeständen.
C.R. Association Internationale d'Hydrologie Scientifique: Colloque de Hannoversch-Münden. Tome I. Publication de l'Association Internationale d'Hydrologie Scientifique No. 49, 5-25 (1959)

- Eriksson, E. (1966): Air and precipitation as sources of nutrients.
S. 774-792 in: Handbuch der Pflanzenernährung und Düngung, Band II/1. Wien (1966)
- Ewel, J.J. (1976): Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala.
Journal of Ecology 64, 293-308 (1976)
- Ewel, J.J. und Madriz, A. (1968): Zonas de vida de Venezuela.
MAC, Caracas (1968)
- Fassbender, H.W. (1972): Experimentos de laboratorio para el estudio del efecto del fuego de la quema de restos vegetales sobre las propiedades del suelo.
Turrialba 25, 249-254 (1975)
- Fassbender, H.W. (1975): Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina.
Libros y materiales educativos No. 24.
Turrialba (1975)
- Fassbender, H.W. (1977): Ciclos de elementos nutritivos en ecosistemas forestales tropicales y su transformación con la agricultura rotativa.
FAO-SIDA: Conferencia sobre ordenación y manejo de suelos tropicales, Lima, Perú, 3-15 Octubre 1977
- Fassbender, H.W. und Ahrens, E. (1977): Arbeitsvorschriften - Chemische Laboratorien.
Göttinger Bodenkundliche Berichte 47, 1-88 (1977)
- Fassbender, H.W. und Guerrero Riascos, R. (1973): Identificación de fosfatos y equilibrios catiónicos en suelos derivados de cenizas volcánicas de Pasto y Calima - Colombia.
Revista de ciencias agrícolas 5 (,2), 5-18 (1973)
- Fölster, H. und De las Salas, G. (1976): Litter fall and mineralization in three tropical evergreen forest stands, Colombia.
Acta científica venezolana 27, 196-202 (1976)
- Fölster, H., De las Salas, G. und Khanna, P.K. (1976): A tropical evergreen forest site with perched water table, Magdalena Valley, Colombia.
Oecologia Plantarum 11, 297-320 (1976)
- Fox, J.E.D. (1976): Environmental constraints on the possibility of natural regeneration after logging in tropical moist forest.
XVI. IUFRO world congress, proceedings, division I, S.512-538.

- Frey-Wyssling, A. (1935): Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen.
Berlin (1935)
- Furman, T.E. (1970): The nodular mycorrhizae of *Podocarpus rospigliosii*.
American Journal of Botany 57 (8), 910-915 (1970)
- Geiger, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht.
4. Aufl.
Braunschweig (1961)
- Gleason, H.A. und Cook, M.I. (1927): The Plant ecology of Porto Rico.
Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. Vol. 7 (1927)
- Golley, F.B. et al. (1975): Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem.
University of Georgia Press. Athens (1975)
- Greenland, D.J. und Kowal, J.M.L. (1960): Nutrient content of the moist tropical forests of Ghana.
Plant and Soil 12, 154-174 (1960)
- Grubb, P.J. (1974): Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains: New facts and a new perspective.
S. 13-46 in: Flenley, J.R. (ed.): Altitudinal zonation in Malesia. Miscellaneous series, Dept. of Geography, University of Hull No. 16 (1974)
- Grubb, P.J. (1977): Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: With Special reference to mineral nutrition.
Annual review of ecology and systematics 8, 83-107 (1977)
- Grubb, P.J. und Tanner, E.V.J. (1976): The montane forests and soils of Jamaica: A reassessment.
Journal of the Arnold Arboretum 57, 313-368
- Grubb, P.J. und Whitmore, T.C. (1966): A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effect on the distribution and physiognomy of the forest.
Journal of ecology 54, 303-333 (1966)
- Harcombe, P.A. (1977): The influence of fertilization on some aspects of succession in a humid tropical forest.
Ecology 58, 1375-1383 (1977)
- Hetsch, W. (1976): Die Beziehung zwischen Niederschlag und Bodenbildung in der Andenkordillere Venezuelas.
Göttinger Bodenkundliche Berichte 41 (1976)

- Hetsch, W. und Hoheisel, H. (1976): Standorts- und Vegetationsgliederung in einem tropischen Nebelwald. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 147, 200-209 (1976)
- Hillel, D. und Rawitz, E. (1972): Soil water conservation. S. 307-338 in: Kozlowski, T.T. (ed.): Water deficits and plant growth. Vol. III. Plant responses and control of water balance. New York (1972)
- Hoheisel, H. (1976): Strukturanalyse und Waldtypengliederung im primären Wolkenwald "San Eusebio" in der Nordkordillere der venezolanischen Anden. Diss., Göttingen (1976)
- Holdridge, L.R. (1967): Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica (1967)
- Hopkins, B. (1966): Vegetation of the Olokweji forest reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. Journal of ecology 54, 687-703 (1966)
- Hueck, K. (1966) Die Wälder Südamerikas. Fischer, Stuttgart (1966)
- Huttel, C. (1969): Repartition verticale des racines dans une forêt dense humide sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. Journal of the west african science association 14 (1/2), 72-85 (1969)
- Huttel, C. (1975): Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. Estimation du bilan hydrique. La Terre et la Vie 29, 192-202 (1975)
- Huttel, C. und Bernhard-Reversat, F. (1975): Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. V. Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. Terre et la Vie 29, 203-228 (1975)
- Jagnow, G. (1967): Der Humushalt tropischer Böden und seine Beeinflussung durch Klima, Bodennutzung, Trocknung und Erhitzung. Habilitationsschrift Universität Giessen (1967)
- Jagnow, G. (1972): Der Einfluß von Niederschlag und Höhenlage auf den Humusgehalt westafrikanischer Böden. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 131, 13-21 (1972)
- Jenny, H. (1950): Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. Soil Science 69, 63-69 (1950)

- Jenny, H., Gessel, S.P. und Bingham, F.T. (1949): Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil science* 68, 419-432 (1949)
- Jones, E. (1960): Contribution of rainwater to the nutrient economy of soil in northern Nigeria. *Nature* 188, 432 (1960)
- Jones, M.J. und Bromfield, A.R. (1970): Nitrogen in rainfall at Samaru, Nigeria. *Nature* 227, 86 (1970)
- Jordan, C.F. (1971): Productivity of tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *Journal of ecology* 59, 127-142 (1971)
- Jordan, C.F. und Kline, J.R. (1972): Mineral cycling: Some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 33-50 (1972)
- Khanna, P.K. und Ulrich, B. (1973): Ion Exchange Equilibria in an Acid Soil. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 29, 211-230 (1973)
- Khanna, P.K. und Ulrich, B. (1974): Gaponkoeffizienten als Maß für die Kationenselektivität der Bodenaustauscher. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 18, 218-228 (1974)
- Kira, T. (1977): Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of southeast Asia, with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. In: Tomlinson, P.B. und Zimmermann, M.H. (eds.): *Tropical trees as living systems*. 4th Cabot Symposium, Harvard. Cambridge University Press, London (1977)
- Klinge, H. (1976): Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) - vorläufige Daten. *Biogeographica* 7, 59-77, Den Haag (1977)
- Klinge, H. und Fittkau, E.J. (1972): Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 16, 130-135 (1972)
- Klinge, H. und Rodrigues, W.A. (1968): Litter production in an area of amazonian Terra Firme forest. I. Litterfall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. II. Mineral nutrient content of the litter. *Amazoniana* 1, 287-310 (1968)

- Konrad, V. (1965): Resultados de la investigacion del crecimiento de bosques naturales venezolanos. *Revista Forestal Venezolana* 8 (12-13), 65-94 (1965)
- Kosaka, J. Honda, Ch. und Izeki, A. (1962): Transformation of humus in upland soils, Japan. *Soil Science and Plant Nutrition* 8, 191-197 (1962)
- Kozlowski, T.T. und Keller, T. (1966): Food relations of woody plants. *Botanical Review* 32, 293-382 (1966)
- Kraus, H. (1975): Die "Angström-Formel" (unveröffentlicht)
- Lamprecht, H. (1958): Der Gebirgs-Nebelwald der venezolanischen Anden. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* Nr. 2 (1958)
- Lamprecht, H. (1972): La importancia del bosque tropical vista en el contexto general de las relaciones ecologico-ambientales de los bosques. *Revista forestal venezolana* 22, 83-101 (1972)
- Lamprecht, H. (1977): Waldkundliche Forschungsprojekte und -ergebnisse. *Forstarchiv* 48 (11), 226-231 (1977)
- Laudelout, H. (1961): Dynamics of tropical soils in relation to their fallowing techniques. *FAO, Rome* (1961)
- Laudelout, H., Germain, R. und Kesler, W. (1954): Premiers resultats sur la dynamique chimique des jacheres herbacees et des patures a Yangambi. 5th congress of soil science, Leopoldville 1954 2, 312-321 (1954)
- Laudelout, H. und Meyer, J. (1954): Les cycles d'elements minéraux et de matiere organique en foret equatoriale congolaise. *Transactions, 5th international congress of soil science, Leopoldville* 2, 267-272 (1954)
- Lee, K.E. (1969): Some soils of the british Solomon Islands protectorate. *Philosophical transactions of the royal society, series B* 255, 211-257 (1969)
- Lemee, G. (1975): Recherches sur l'ecosysteme de la foret subequatoriale de basse Cote-d'Ivoire. VII. Conclusions generales. *La Terre et la Vie* 29, 270-277 (1975)
- Lim, M.T. (1974): Litterfall and mineral nutrient content of litter in Pasoh forest reserve. *IBP-Synthesis Meeting, Kuala Lumpur* (1974)

- Madge, D.S. (1965): Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest.
Pedobiologia 5, 273-288 (1965)
- Maheut, J. und Dommergues, Y. (1960): Les teckerais de Casamance. Capacite de production des peuplements, caracteristiques biologiques et maintien du potential productif des sols.
Bois et Forets des Tropiques No. 70, 25-42 (1960)
- Makking, G.F. (1957): Ekzameno de la formulo de Penman.
Netherland Journal of Agricultural Sciences 5, 290-305 (1957)
- Mathieu, P. (1972): Aports chimiques par les precipitations atmospheriques en savanne et son foret. These, Univerisitee de Nice (1972)
- Mayer, R. (1971): Bioelement-Transport im Niederschlagswasser und in der Bodenlösung in einem Wald-Ökosystem.
Göttinger Bodenkundliche Berichte 19, 1-119 (1971)
- Mayer, R. (1972): Bioelementflüsse im Wurzelraum saurer Waldböden. Messung und Ergebnisse.
Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft 16, 136-145 (1972)
- McColl, J.G. (1970): Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa Rica.
Bio-Science 20, 1096-1100 (1970)
- Medina, E. (1968): Bodenatmung und Streuproduktion verschiedener tropischer Pflanzengemeinschaften.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 81, 159-168 (1968)
- Miranda, F. und Sharp, A.J. (1950): Characteristics of the vegetation in certain temperate region of eastern Mexico.
Ecology 31, 313-333 (1950)
- Mohr, E.H.C., van Baren, F.A. und Schuylenborgh, J. (1973): Tropical soils: A comprehensiv study of their genesis. 3rd. ed.
- Nye, P.H. (1958): The relative importance of fallows and soils in storing plant nutrients in Ghana.
Journal of the west african science association 4, 31-50 (1958)
- Odum, H.T. (1970): Summary, an Emerging view of the ecological system at El Verde.
S. I191-I289 in: Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970) a.a.o.
- Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970): A tropical rain forest.
U.S. Atomic Energy Commission, Washington D.C. (1970)

- Ogawa, H. et al. (1965): Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. II. Plant biomass. Nature and life in southeast Asia 4, 49-80 (1965)
- Opler, P.A., Baker, H.G. und Frankie, G.W. (1977): Recovery of tropical lowland forest ecosystems. In: Cairns, J.Jr. Dickson, K.L. und Herriks, E.E. (eds.): Recovery and restauration of dammaged ecosystems. Univ. Press of Virginia, Charlottesville (1977)
- Ovington, J.D. (1962): Quantitative ecology and woodland ecosystem concept. Advances in ecological research 1, 103-192 (1962)
- Ovington, J.D. und Olson, J.S. (1970): Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants. S. H53-H77 in: Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970) a.a.o.
- Penman, H.L. (1948): Natural evaporation from open water, bare soil and grass. Proceedings of the royal society, ser. A 193, 120-145 (1948)
- Penman, H.L. (1956): Evaporation: an introductory survey. Netherland Journal of Agricultural Sciences 4, 9-29 (1956)
- Pereira, H.C. (1967): Effects of land-use on the water and energy budgets of tropical water sheds. S. 435-450 in: Sopper, W.E. und Lull, H.W. (eds.): International symposium on forest hydrology. Pergamon Press, Oxford (1967)
- Pittier, H. (1939): Suplementos a las plantas usuales de Venezuela. Editorial Elite, Caracas (1939)
- Prenzel, J. (1977): Simulationsmodelle von Waldökosystemen: Wie wird der Teilprozeß Mineralstoffaufnahme gesteuert? S. 43-47 in: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Göttingen 1976
- Prodan, M. (1961): Forstliche Biometrie. BLV, München (1961)
- Richards, P.W. (1952): The tropical rain forest. Cambridge University Press (1953)
- Robinson, J.B.D., Hosegood, P.H., und Dyson, W.G. (1966): Note on a preliminary study of the effects of an east african softwood crop on the physical and chemical condition of a tropical soil. Commonwealth Forestry Review 45, 359-365 (1966)

- Rodin, L.E. und Bazilevich, N.I. (1967): Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Edinburg/London (1967)
- Roos, J.T.H. (1973): Quantitative evaluation of atomic absorption error functions. Spectrochimica Acta 28B, 407-415 (1973)
- Roose, E.J. (1974): Influence du type de plante et du niveau de fertilisation sur la composition des eaux de drainage en climat tropical humide. Communication aux XIIIes Journees d'Hydraulique. Paris (1974)
- Rougerie, G. (1960): Le façonnement actuel des modeles en Cote-d'Ivoire forestiere. Memoires I.F.A.N. No. 58, Dakar (1965)
- Ruinen, J. (1956): Occurrence of Beijerinckia sp. in the "phyllosphere". Nature 177, 220-221 (1956)
- Rutter, A.J. (1968): Water consumption by forests. S. 23-84 in: Kozlowski, T.T. (ed.): Water deficits and plant growth. Vol. I Plant water consumption and response. New York (1968)
- Scheffer, F. und Ulrich, B. (1960): Humus und Humusdüngung. Lehrbuch der Agrikulturchemie und Bodenkunde III. Teil. Enke Verlag, Stuttgart (1960)
- Seth, S.K. Kaul, O.N. und Gupta, A.C. (1963): Some observations on nutrition cycle and return of nutrients in plantations at New forest. Indian Forester 89, 90-98 (1963)
- Shreve, F. (1914): A montane rain forest. Carnegie Institution, Washington, Publication No. 119, 1-110 (1914)
- Singh, K.P. (1968): Litter production and nutrient turnover in deciduous forests of Varanasi. S. 655-665 in: Proceedings of the symposium on recent advances in tropical ecology, department of botany, Banaras Hindu University, Varanasi (1968)
- Singh, K.P. (1968): Nutrient status of forest soils in humid tropical regions of western Ghats. Tropical Ecology 9, 119-130 (1968)
- Singh, K.P. (1969): Studies in decomposition of leaf litter of important trees of tropical deciduous forests at Varanasi. Tropical Ecology 10, 292-311 (1969)
- Soil Taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. Agriculture Handbook No. 436, Washington (1975)

- Sollins, P. und Drewry, G. (1970): Electrical conductivity and flow rate of water through the forest canopy.
In: Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970) a.a.o.
- Solomon, S. (1967): Relationship between precipitation, evaporation and runoff in tropical equatorial regions (1967)
- Specht, R.L. (1972): Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea. Australian Journal of Botany 20, 273-399 (1972)
- Stadnikow, G. und Korschew, P. (1929 : Zur Kenntnis der Huminsäuren. Kolloid-Zeitschrift 47, 137 (1929)
- Stark, N.M. (1970): The nutrient content of plants and soils from Brazil and Surinam. Biotropica 2, 51-60 (1970)
- Stark, N.M. (1971): Nutrient cycling: I. Nutrient distribution in some amazonian soils. II. Nutrient distribution in amazonian vegetation. Tropical ecology 12 (1971)
- Tanner, E.V.J. (1977): Four montane rain forests of Jamaica: A quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. Journal of Ecology 65, 883-918 (1977)
- Tarrant, R.F. et al. (1968): Nutrient cycling by throughfall and stemflow precipitation in three coastal Oregon forest types. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Research Paper PNW-54 (1968)
- Tergas und Popenoe (1971): Young secondary vegetation and soil interactions in Izabal, Guatemala. Plant and Soil 34, 675-690 (1971)
- Thornthwaite, C.W. (1948): An approach toward a rational classification of climate. Geographical Review 38, 55-94 (1948)
- Thornthwaite, C.W. (1951): The water balance in tropical climates. Bulletin of the American Meteorological Society 32, 166-173 (1951)
- Thornton, I. (1965): Nutrient content of rain water in the Gambia. Nature 205, 1025 (1965)
- Tsutsumi, R., Kan, M. und Khemanark, C. (1966): (The amount of plant nutrients and their circulation in the forest soils of Thailand - carbon and nitrogen contents and some physical properties of the forest soils) (japanisch). Southeast asian studies 4, 327-366 (1966)

- Tukey, H.B. und Tukey, H.B. Jr. (1969): The leaching of materials from leaves.
S. 585-594 in: Handbuch für Pflanzenernährung und Düngung Bd. I/1 (1969)
- Tukey, H.B., Witter, S.H. und Bukovac, M.J. (1962): The uptake and loss of materials by leaves and other above-ground plant parts with special reference to plant nutrition.
Agrochimica 7, 1-28 (1962)
- Tukey, H.B. Jr. (1970): Leaching of metabolites from foliage and its implication in the tropical rain forest.
S. H155-H160 in: Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970) a.a.o.
- Turc, L. (1961): Evaluation des besoins en eau d'irrigation - evapotranspiration potentielle.
Annales Agronomiques 12, 13-49 (1961)
- Ulrich, B. (1967): Erfassung des Nährstoffzustandes von Böden.
S. 51-71 in: 14. IUFRO-Kongress, München 1967, Section 21
- Ulrich, B. (1969): Chemische Potentiale beim Transport von Bodenlösung durch das Solum.
Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 123, 181-186 (1969)
- Ulrich, B. (1970): Die Bodenlösung - Zusammensetzung, Gleichgewichte, Informationsgehalt.
Mitteilung der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft 10, 158-162 (1970)
- Ulrich, B. (1971): Investigations on cycling of bioelements in forests of central Europe.
S. 501-507 in: Productivity of Forest Ecosystems, Proceedings of the Brussels Symposium 1969. UNESCO, Paris (1971)
- Ulrich, B. (1975): Stoffhaushalt von Waldökosystemen.
Institut für Bodenkunde und Waldernährung, Göttingen (1975)
- Ulrich, B., Ahrens, E. und Ulrich, M. (1971): Soil Chemical Differences between beech and spruce sites - an Example of the methods used.
S. 171-190 in: Ellenberg, H. (ed.): Ecological Studies. Analysis and Synthesis. Vol. 2. Berlin (1971)
- Ulrich, B. Mayer, R. (1972): Zum Bioelementhaushalt von Waldökosystemen auf wechselfeuchten Standorten.
S. 577-585 in: Schlichting, E. und Schwertmann, U. (eds.): Pseudogley und Gley. Verhandlungen der Kommissionen V und VI der Internationalen Bodenkundlichen Gesellschaft. Weinheim (1972)

- Ulrich, B. und Mayer, R. (1973): Systemanalyse des Bioelement-Haushalts von Wald-Ökosystemen. S. 165-174 in: Ellenberg, H. (ed.): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojektes der DFG (IBP). Berlin (1973)
- Ulrich, B. Steinhardt, U. und Müller-Suur, A. (1973): Untersuchungen über den Bioelementgehalt in der Kronentraufe. Göttinger Bodenkundliche Berichte 29, 133-191 (1973)
- Van der Ploeg, R.H., Beese, F. und Benecke, P. (1977) Simulationsmodelle von Wald-Ökosystemen: Wasser. S. 29-41 in: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Göttingen 1976
- Van Steenis, C.G.G.J. (1968): Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. S. 212-218 in: UNESCO (ed.): Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium 1956. Humid Tropics Research vol. 1 (1958)
- Visser, S.A. (1961): Chemical composition of rainwater in Kampala, Uganda, and its relation to meteorological and topographic conditions. Journal of geophysical research 66, 3759-3765 (1961)
- Watt, K.E.F. (1966): Systems analysis in ecology. Academic Press, New York (1966)
- Webb, L.J. (1958): Note on the studies on rainforest vegetation in Australia. S. 171-174 in: UNESCO (ed.): Study of tropical vegetation. Proceedings of the Kandy Symposium 1956. Humid Tropics Research vol. 1 (1958)
- Wiegert, R.G. (1970): Effects of ionizing radiation on leaf fall, decomposition, and the litter microarthropods of a montane rain forest. S. H89-H100 in: Odum, H.T. und Pigeon, R.F. (eds.) (1970) a.a.o.
- Wind, R. (1953): Opvangen van zout uit de lucht door een dennebosje in de duinen. Water No. 4 und 5 (1953), S. 34-37 und 45-50
- Witkamp, M. (1971): Soils as components of ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 2, 85-110 (1971)
- Zamierowski, E.E. (1975): Leaching losses of minerals from leaves of trees in montane forest in Kenya. Journal of Ecology 63, 679-687 (1975)
- Zonn, S.V. und Li Cheng-Kwei (1962): (Dynamics of the decomposition of litters and seasonal variations of their ash composition in two types of tropical biogeocoenoses.) (russisch) Soobshch. Lab. Lesov. No. 21 (1962)

Von der Veröffentlichung des umfangreichen gesonderten Anhangs (Abbildungen und Tabellen) der Originalarbeit wurden aus drucktechnischen Gründen abgesehen. Er enthält die in folgendem Verzeichnis aufgeführten Abbildungen und Tabellen. Diese sind für Interessenten im Institut für Bodenkunde und Waldernährung der Universität Göttingen vorhanden.

Verzeichnis der Abbildungen im Anhang:

Abb. I	:	Bodenphysikalische Kenndaten
II	:	Profilbeschreibungen
III	:	Modell der OTM (P 1)
IV	:	" " " (P 3)
V	:	" " " (P1-13)
VI	:	Na-Transport mit dem Streufall
VII	:	K- " " " "
VIII	:	Ca- " " " "
IX	:	Mg- " " " "
X	:	Fe- " " " "
XI	:	Mn- " " " "
XII	:	Al- " " " "
XIII	:	N- " " " "
XIV	:	P- " " " "
XV	:	Konzentrationsunterschiede im Stammablauf von gereinigten und ungereinigten Stämmen
XVI	:	Konzentrationen im Freilandniederschlag
XVII	:	" in der Kronentraufe
XVIII	:	" im Stammablauf
XIX	:	" Im Mineralbodeninput
XX	:	" im Sickerwasser in 20 cm Tiefe
XXI	:	" im Sickerwasser in 90 cm Tiefe
XXII	:	pF-Kurven für den Kahlschlag
XXIII	:	Tensiometerwerte in 90 cm Tiefe (Jahr)
XXIV	:	" " 90 cm " (Februar)
XXV	:	" " 90 cm " (Mai)
XXVI	:	" in 45 cm Tiefe (Jahr)
XXVII	:	" " 45 cm " (Februar)
XXVIII	:	" " 45 cm " (Mai)
XXIX	:	" in 20 cm Tiefe (Jahr)
XXX	:	" " 20 cm " (Februar)
XXXI	:	" " 20 cm " (Mai)
XXXII	:	pH in Wasserproben im Kahlschlag
XXXIII	:	Na-Konzentrationen in Wasserproben im Kahlschlag
XXXIV	:	K- " " " "
XXXV	:	Ca- " " " "

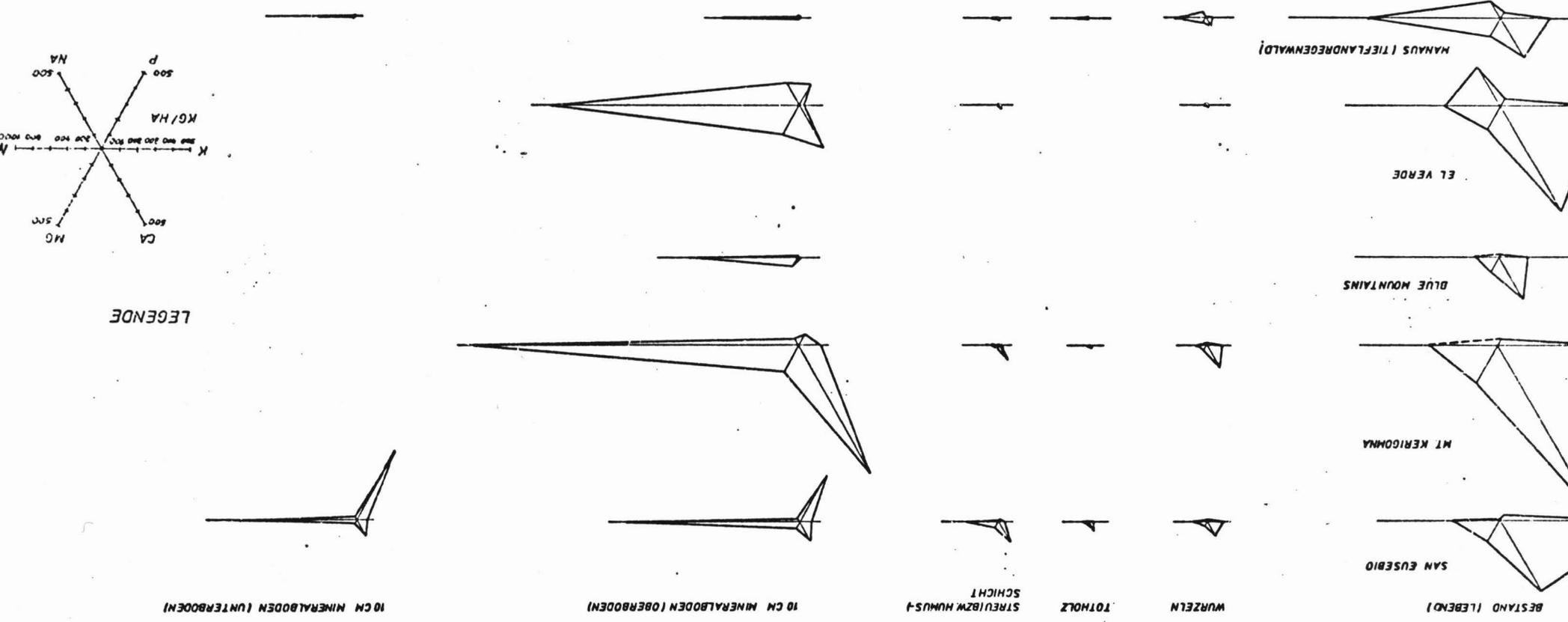
Abb. XXXVI : Mg-Konzentrationen in Wasserproben im Kahlschlag

XXXVII	: Fe-	"	"	"	"
XXXVIII	: Mn-	"	"	"	"
XXXIX	: Al-	"	"	"	"
XL	: N-	"	"	"	"
XLI	: P-	"	"	"	"

Verzeichnis der Tabellen im Anhang:

Tab. I	:	Bioelementkonzentrationen in Blättern nach GRUBB (1977)
II	:	" in der Vegetation nach GRUBB (1977)
III	:	Na-Vorräte im Boden: Unterschiede zwischen Tiefen
IV	:	K- " " " " " "
V	:	Ca- " " " " " "
VI	:	Mg- " " " " " "
VII	:	Fe- " " " " " "
VIII	:	Mn- " " " " " "
IX	:	Al- " " " " " "
X	:	N- " " " " " "
XI	:	P- " " " " " "
XII	:	Gegenüberstellung der Na-Vorräte für Standortstypen
XIII	:	" " K- " " " "
XIV	:	" " Ca- " " " "
XV	:	" " Mg- " " " "
XVI	:	" " Fe- " " " "
XVII	:	" " Mn- " " " "
XVIII	:	" " Al- " " " "
XIX	:	" " N- " " " "
XX	:	" " P- " " " "
XXI	:	Abweichung der Na-Vorräte der P1 und P3 vom Mittel
XXII	:	" " K- " " " " " "
XXIII	:	" " Ca- " " " " " "
XXIV	:	" " Mg- " " " " " "
XXV	:	" " Fe- " " " " " "
XXVI	:	" " Mn- " " " " " "
XXVII	:	" " Al- " " " " " "
XXVIII	:	" " N- " " " " " "
XXIX	:	" " P- " " " " " "
XXX	:	Berechnung der Gleichgewichts-Humusaufgabe
XXXI	:	Niederschlagsverhältnisse
XXXII	:	Bestandesniederschlag
XXXIII	:	Unterschiede in der Stammablaufmenge zwischen gereinigten und ungereinigten Stämmen
XXXIV	:	Interception
XXXV	:	Bodenwasser I
XXXVI	:	Bodenwasser II
XXXVII	:	Potentielle Verdunstung
XXXVIII	:	Bodenwasser I (Kahlschlag)
XXXIX	:	Bodenwasser II (Kahlschlag)
XL	:	Klimatische Eingangsdaten für die Strahlungsbilanz
XLI	:	Bioelementvorräte in der P3 1973 und 1974
XLII	:	Bodenchemische Daten 1974 (Kahlschlag), 0-20 cm Tiefe
XLIII	:	" " " " " " ,20-40 " "
XLIV	:	" " " " " " ,40-60 " "
XLV	:	" " " " " " ,60-90 " "
XLVI	:	" " " " " " ,90-120 " "
XLVII	:	Bodenchemische Daten 1973 (P1-13), 0-20 cm Tiefe
XLVIII	:	" " " " " " ,20-40 " "
IL	:	" " " " " " ,40-60 " "
L	:	" " " " " " ,60-90 " "
LI	:	" " " " " " ,90-120 " "

ABB. 10 : BIOELEMENTVORRÄTE VERSCHIEDENER TROPISCHER WALDÖKOSYME



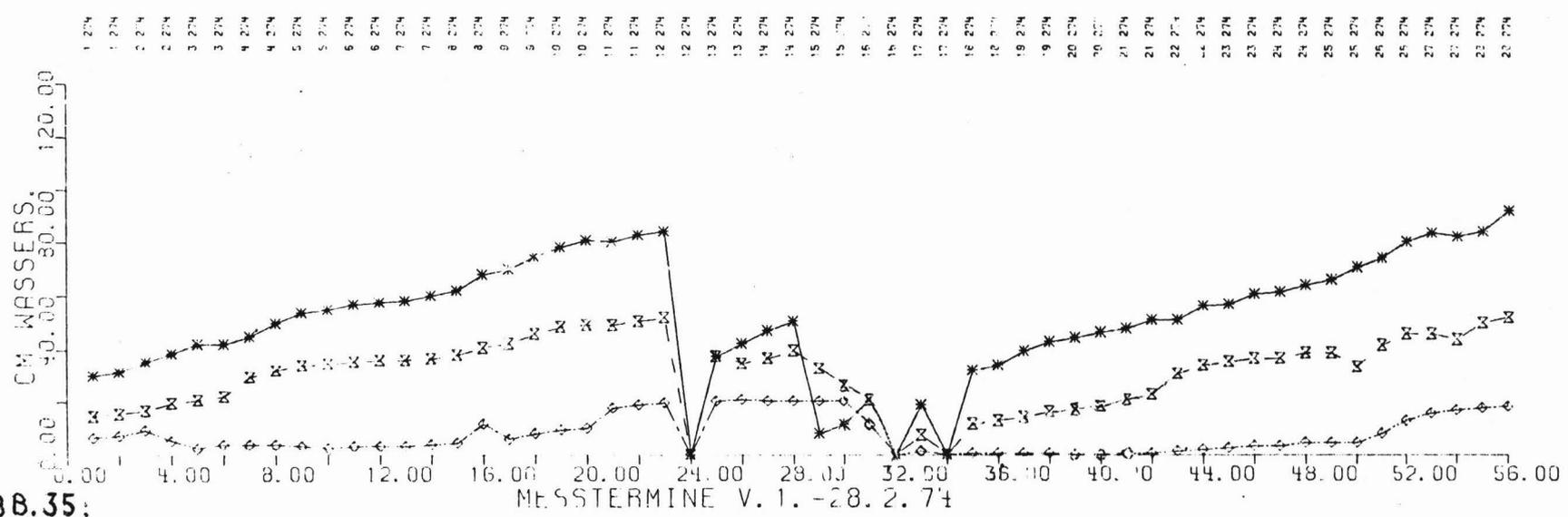
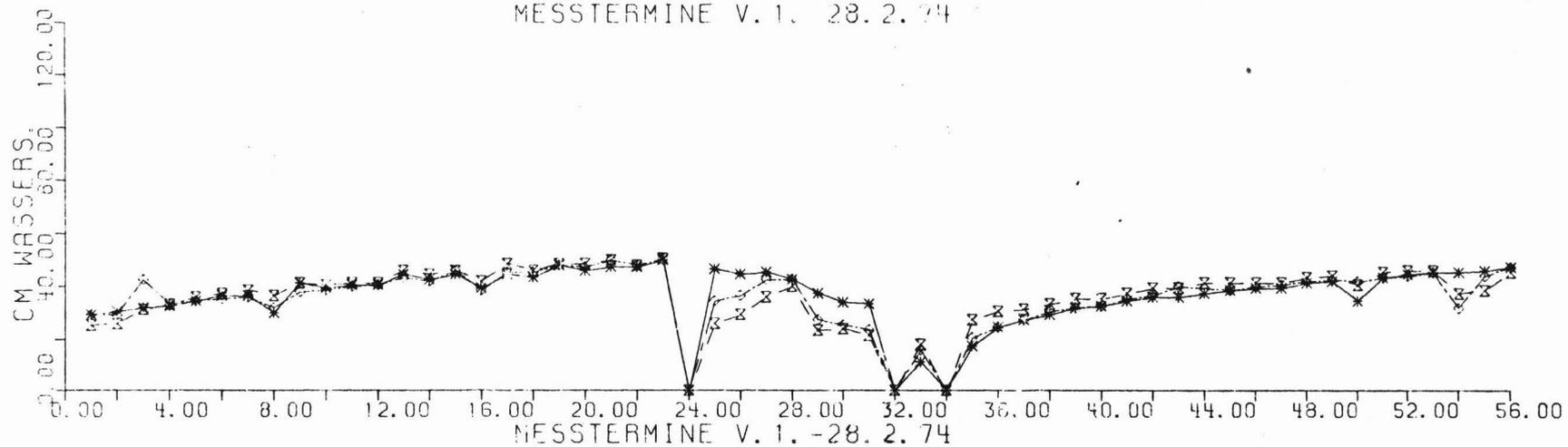
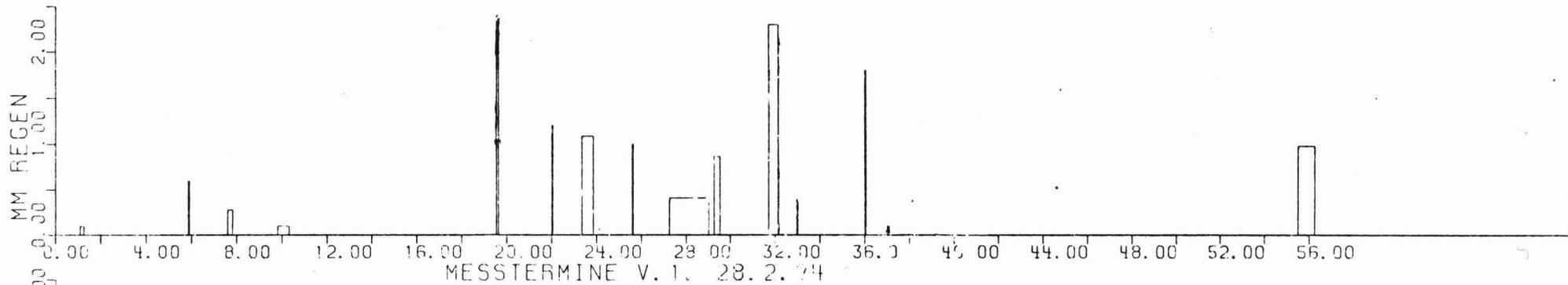
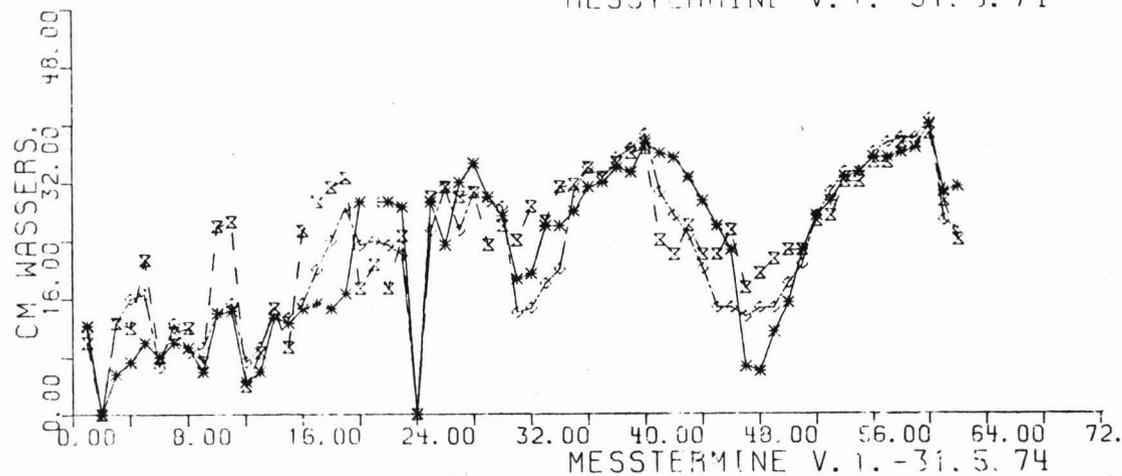
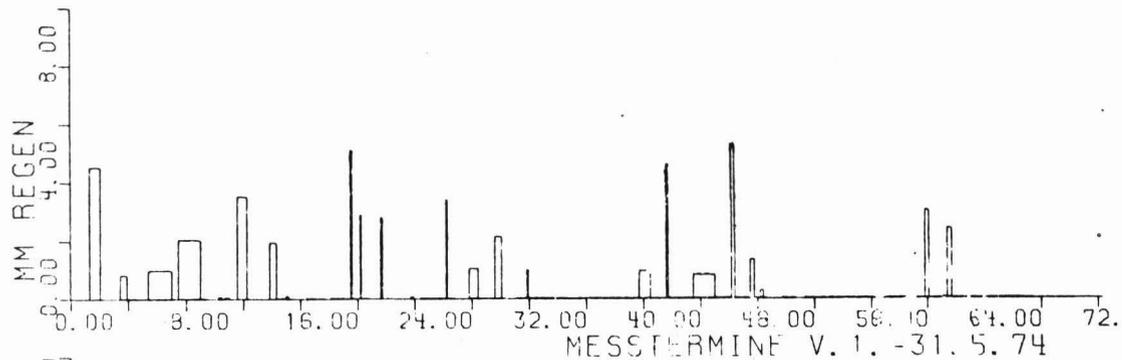


ABB. 35:
 REGEN U. TÄGL. TENSIO-METERW. (FEBR.) : P1 (OBEN) P3 (UNTEN)



574
1 1 574
2 574
3 574
4 574
5 574
6 574
7 574
8 574
9 574
10 574
11 574
12 574
13 574
14 574
15 574
16 574
17 574
18 574
19 574
20 574
21 574
22 574
23 574
24 574
25 574
26 574
27 574
28 574
29 574
30 574
31 574
32 574
33 574
34 574
35 574
36 574
37 574
38 574
39 574
40 574
41 574
42 574
43 574
44 574
45 574
46 574
47 574
48 574
49 574
50 574
51 574
52 574
53 574
54 574
55 574
56 574
57 574
58 574
59 574
60 574
61 574
62 574
63 574
64 574
65 574
66 574
67 574
68 574
69 574
70 574
71 574
72 574

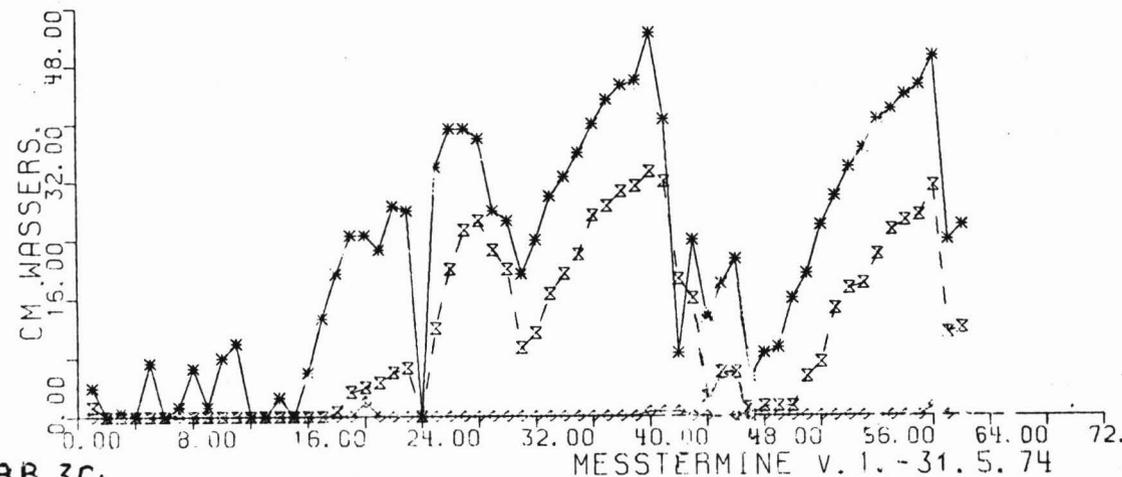


ABB.36:

REGEN U. TÄGL. TENSIO-METERW. (MAD) : P1 (OBEN) P3 (UNTEN)

Tab. 3: Bodenchemische Kennwerte

	C		N		C/N	pH	P _t		K ^P					AK _t	AK _o μval/g	X ^H					Basensätt.	X ^L					Σ ⁺ μval/l	K ^G Al/Ca	K ^G Ca/K			
	o	u	o	u			o	u	Al	Fe	Ca	Occl	Org			o	u	H	Na	K		Ca	Mg	Al	Na	K				Ca	Mg	Al
Wolkenwald, San Eusebio Bergregenwälder	4.20	1.26	.34	.14	12.6	9.3	3.5	3.7	50.9	41.6	.01	.12	.02	.52	.33	148	.013	.004	.013	.042	.017	.903	.10	.05	.35	.15	.12	1299	14.	.02		
El Verde, Puerto Rico, Edmiston (1970)									(7)						(10)																	
	9.4	(8)	.46		20.4		4.4	4.8	2.74	1.35					195		.12	.003	.17	.24	(6)											
Blue Mountains, Jamaika, Tanner (1977)															(9)																	
Mor Ridge Forest	47.3	11.3	1.50	.50	31.5	21.	3.1	4.1							1887	700	.002	.003	.001	.03	(6)	4										
Null Ridge Forest	23.7	.8	1.41	.09	16.8	8.4	2.6	4.5							940	160	.014	.013	.02	.05		10										
Wet Slope Forest	2.35		.21		11.8		4.1								210		.008	.117	.15	.14		32										
Gap Forest	5.4	.6	.61	.09	11.5	6.9	4.5	4.5							330	190	.004	.006	.004	.004		4										
John Crow Mountains, Jamaika, Tanner (1977)	4.5-11.6		.47-1.08		10.	-10.5	4.5-4.3								403-820		.003-.005	.006	.30-.08	.03-0.5		12-27										
Mt. Yinabalu, Sabah, Askew (1964)																																
Dipterocarp Forest, Rücken	4.3	.65	.36	.12	11.9	5.3	3.2	3.6														3										
Tal							5.3	4.4														68										
Scleroph. Mount. Forest	22.8	.56	1.43	.14	16.	4.	2.7	3.6														2										
Mossy Forest, mit Torf	35.0	4.3	1.13	.15	31.1	29.3	2.7	3.9														3										
ohne Torf	9.4	2.25	.78	.27	12.	8.2	3.8	4.2														1										
Ulu Kali, Malaya, Burnham (1974)															(10)																	
1005 m					20.		3.8								349				.01	(6)		4										
1310 m					17.		3.6								290				.02			4										
1430 m							3.4								394				.005			2										
1615 m					35.		3.4								590				.002			1										
1770 m					37.		3.4								63				.06			9										
Mt. Kerigoma, Papua Neuguinea, Edwards/Grubb (1977)																																
	8.-10.4		1.12		9.		5.5-6.3	20.																								
Salomon Insel, Lee (1969)																																
Mossy Forest	42.5	4.	1.64	.05	26.2	43.	3.2	5.1	6.9	49.																						
Montane Rain Forest	32.1	.77	1.52	.02	20.3	30.8	3.6	4.5	108.	52.																						
Mossy Casuarina Forest	19.3	.74	1.17		18.		3.8	4.5	24.	8.																						
Tieflandregenwälder																																
Marau, Brasilien, Klinge (1976)																																
	1.96	.74	.12	.05	15.4	15.	3.3/3.7/																									
Majdalenatal, Kolumbien, Foelster et al. (1976)																																
Terrasse	1.02	4	.07		14.5	4	10.								17.		.12															
Untere Hanglage	.50	4	.07		7.6	4									21.		.01		.02	.01	.02	.82										
Kade, Ghana, Greenland und Kowal (1960)																																
	1.0		.12		8.		4.9	.31							66	(9)		.05	.42	.10	(6)											
Kuala Lumpur, Malaya, Burnham (1974)																																
265 m					21.	4.1									136	(10)			.07	(6)		8										
500 m					20.	4.0									127				.03			8										
Brasilien, Stark (1970), Podsol			161,14				4.4	4.2	.0001						94	89		.006	.012	.008	.006	(6)	3									
Tropenböden																																
Feuchte Tropen, C.T.S. (1972)																																
							3.6-6.0																									
Latinamerika, Fassbender (1975)																																
	.50/	.33/	.06/	.03/	4.5/	3./	3.9/	3.7/	20.4/		.02/	.03/	.02/	.10/	.08/	-70-590-																
	6.31	2.70	1.32	.36	21.9	23.7	6.01	5.9	172.		.18	.16	.24	.60	.73	-152-409																
Kolumbien, Vulkanaschen, Fassbender und Guerrero R. (1973)																																
							4.28-5.57																									

1 Mittelwerte aus versch. Untersuchungen, s. 228-229 2 Mittelwerte aus versch. Untersuchungen, s. 269
 3 Mittelwerte aus versch. Bodengruppen, s. 144 4 s. 143
 5 Werte aus Kolumbien, Brasilien, Malaysia, S. 142-143 in: soils of the humid tropics
 (6) Anteil an der AK_t (7) säurelösliches P (8) Berechnet: org.Subst./1.72
 (9) bei pH 7 (10) Methode unbekannt

Mo nicht ausdrücklich vermerkt ob Oberboden (o) oder Unterboden (u) gelten die Werte für das ganze Profil

Tab. 19: Bioelementvorräte (Kg/ha) verschiedener tropischer Waldökosysteme

	Oberird.Bestand (lebend)						Totholz					Wurzeln					Streu (bzw.Humusschicht)					Oberboden						Mineralboden(kg/ha/10 cm Tiefe Unterboden)														
	N	P	K	Ca	Mg	Na	N	P	K	Ca	Mg	Na	N	P	K	Ca	Mg	Na	N	P	K	Ca	Mg	Na	N	P	K	Ca	Mg	Na	N	P	K	Ca	Mg	Na						
Wolkenwald San Eusebio	875.	52.	1322.	736.	215.	11.	58.	4.	28.	86.	15.	1.	232.	14.	147.	154.	39.	3.	583.	29.	59.	216.	55.	7.	3223.	509.	180.	204.	52.	14.(40)	2384.	732.	92.	174.	40.	22.(80)						
Bergregenwälder																																										
Mt.Kerigomna, Papua Neuguinea (Edwards, 1973)	1252	67	1090	1826	400		25	2	7	22	6		163	7	137	234	52		150	9	24	162	25		6048	108	200	1350	270	54 (25)												
Blue Mountains, Jamaika (Grubb, 1977)(Tanner, 1977)	432	26	259	432	160																				2000	29	7	89	13 (45)*													
Moor Ridge Forest																									1750	50	60	38	13 (40)*													
Mull Ridge Forest																									1000	80	333	133	13 (30)*													
Wet Slope Forest																									2250	40	75	10	15 (40)*													
Gap Forest																																										
El Verde, Puerto Rico (Odum 1970)(Edmiston, 1970) (Ovington/Dilson, 1970)	1021	59	926	1129	253	415							27	6	21	29	8	7	n.b.	12	2	46	10	6	4600	220	34	450	310	288 (30)												
Tieflandregenwälder																																										
Manaus, Brasilien (Klinge, 1976)	2428	59	434	424	202	193	217	3	5	1	10	2	561	7	62	83	55	45	77	1	3	20	8	1	1421	124	18	0	6	12 (30)	666	11.	0	0	1	2 (70)						
Magdalena, Kolumbien (Fölster et al., 1976)																																										
Terrasse	741	27	277	432	133														672	18	32	94	28		5350	254	119	31	43	(50)												
Unterhanglage	1001	38	389	809	225														650	16	30	90	25		4828	205	176	1781	203	(50)												
Kade, Ghana (Greenland/Kowal, 1960)	1568	106	774	1959	289		230	19	36	525	52		214	11	88	146	44		35	1	10	45	6		1533	4	217	860	123	(30)												
Panama (Golley et al., 1975)	4424	379	3492	5625	616	63								7	80	199	26	3		4	20	138	10	1		7	118	7222	852	374 (30)												
Tieflandregenwald																																										
Prämontaner Wald	4065	271	2249	2646	732	488							1	68	173	34	14			1	25	44	12	2		3	100	683	442	153 (30)												
Banco, Elfenbeinküste (Bernhard-Reversat, 1975)	1150	90	520	1000	430																				1230	190	24	30	19	(50)*												

* Gesamtes Profil (incl. Moor)

Tab. 26 : Streudaten tropischer Wälder

	Streuungen (t/ha/Jahr)					Bioelementzufuhr mit der Streu (kg/ha/Jahr)									
	Laub	Holz (Zweige)	Bromel.	Früchte	Sonst.	Ges.	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
San Eusebio	3.38	2.27	.23	1.09		6.97	.27	33	43	14	.8	3.7	.9	69	4.0
<u>Bergregenwälder</u>															
Mt. Kerigomā, Papua Neuguinea (EDWARDS, 1977)	6.35	1.20				7.55									
El Verde, Puerto Rico (ODUM, 1970; WIEGERT, 1970; EDMISTON, 1970)	4.78			.73		5.51	6		42	9				88	1.1 *
Dipterocarpuswald, Malaya (MITCHELL, 1936)						6.3									
Schwach gestörter Sekundärwald, Malaya (MITCHELL, 1936)						14.4									
<u>Tieflandregenwälder</u>															
<u>Elfenbeinküste</u> (BERNHARD, 1970)															
Banco, Plateau	8.70	3.10		.84		12.6		28	61	51				170	8.0
Talweg	7.90	1.30		.34		9.5		81	85	36				158	13.6
Yapo, Plateau	6.40	1.20		1.20		8.8		26	105	23				113	4.2
Talweg	5.90	1.50		.63		8.0		37	104	22				104	4.3
Ducke (Manaus), Brasilien (STARKE, 1971)						21.9	23	35	48	36	1.1	.2		324	13.4
Gironniera-Wald, Südost-China (ZONN/LI CHENG-KWEI, 1962)								25	110	50				170	10.
Murcielagos Farm, Guatemala (EWEL, 1976)															
"Natur"-Wald 1-14 jährige Regeneration						9.0		20	88	64				169	5.8
						4,6-10.0		11-24	40-212	35-94				74-144	3.0-6.6
Terra-Firme-Wald, Manaus, Brasilien (KLINGE/RODRIGUES, 1968)	5.60	1.40		.40		7.40	5	13	18	13	1.2	.7		106	2.1
<u>Magdalenatal, Kolumbien</u> (FÖLSTER/DE LAS SALAS, 1976)															
Banglage	6.5	3.1		.36	2.1	12.0		17	90	21				141	4.2
Terrassenlage	6.6	2.0		.12		8.7		29	124	12				103	3.4
<u>Pasoh, Malaysia</u> (LIM, 1974)															
								21	65	18				100	3.0
<u>Sonst. Tieflandwälder</u>															
<u>Sekundärwald, Kade, Ghana</u> (NYE, 1961)															
						10.55		68	206	45				200	7.3
<u>Sekundärwald, Yangambi, Zaire</u> (LAUDELOUT/MEYER, 1954)															
						12.3-15.3		46-87	84-105	44-53				154-224	7-9
<u>Sekundärwald, Magdalena, Kolumbien</u> (FÖLSTER/DE LAS SALAS, 1976)															
	7.41	1.83		.21		9.45		19	53	18				109	2.4
<u>Tectona-Bestand, Casamance, Senegal</u> (MAHEUT/DOMMERS, 1960)															
	5.25					5.25		35	94	17				41	4.5 *
<u>Mora excelsa Wald, Trinidad</u> (CORNFORTH, 1970)															
200 m, sanfte Hänge, sand. Lehm	7.00					7.00		11	57	15				56	2.4 *
70 m, steile Hänge, Sand	6.81					6.81		12	68	15				61	3.3 *
<u>Shakia tahsil, Indien</u> (SINGH, 1968)															
Terminalia-Shorea-Bestand	6.21					6.21		26	184	30				54	28 *
Tectona-Bestand	5.02					5.02		20	120	11				36	8 *
<u>Dehra Dun, Indien</u> (SETH et al., 1963)															
Shorea-Pflanzung	5.0					5.0		19	77	10				46	9 *
Tectona-Pflanzung	5.3					5.3		19	131	5				52	11 *
<u>Moreton, Queensland, Australien</u> (WEBB, 1958)															
subtropischer Lianen-Wald	6.7					6.7		37	75					108	6 *

* nur Blattstreu

Tab.: 38 : Bioelementtransport mit den Wasserflüssen (kg/ha/Jahr) in tropischen Ökosystemen

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	N	P
<u>Freilandniederschlag:</u>									
San Eusebio	3.26	2.6	5.6	5.23	.90	.23	2.43	9.9	1.10
Panama, Tiefl.Regenw. (GOLLEY et al., 1975)	30.7	9.5	29.3	4.86	3.01	.43			.96
Ghana, Kade (NYE, 1961)		17.5	12.7	11.33				14.0	.42
Elfenbeinküste, Adiopodoumé (ROOSE, 1974)		5.5	30.0	7.00				21.2	2.30
Kamerun, Yaoundé (BOYER, 1973)		12.0	3.8	1.50				12.0	1.70
Nigeria, Samaru (JONES/BROMFIELD, 1970) (JONES, 1960)	61.1	37.2	1.0	2.95				4.8	
Uganda, Kampala (VISSER, 1961)	21.7	21.6						19.1	
Zaire, versch.Stationen (ERIKSON, 1966)	1.7	2.0	3.9	1.07				6.4**	
Gambia, versch.Stationen (THORNTON, 1965)	8.1	4.3	2.9					35.4	.25
Brasilien, Manaus (KLINGE et al., 1972)			3.70	3.00				10.0	.30
Puerto Rico, El Verde (Edmiston, 1970) (ODUM, 1970) (SOLLINS/DREWRY, 1970)	135.1		33.6	26.28				14.0	
<u>Kronentraufe:</u>									
San Eusebio	4.39	69.7	6.9	3.34	.47	.24	2.26	8.5	1.38
Panama, Tiefl.Regenw. (GOLLEY et al., 1975)	24.01	50.0	37.5	9.80	4.28	.34			.61
Ghana, Kada (NYE, 1961)		237.7	41.6	29.17				26.5	4.11
Elfenbeinküste, Banco (BERNHARD-REVERSAT, 1975)									
I. Plateau		65.0	30.9	41.0				80.0	2.20
II. Talweg		175.0	47.0	48.0				81.0	9.60
Elfenbeinküste, Amittorio (MATHIEU, 1972)		81.0	18.0	6.0					2.00
Puerto Rico, El Verde (EDMISTON, 1970) (ODUM, 1970) (SOLLINS/DREWRY, 190)	211.70		69.4	25.19				72.0***	
<u>Stammablauf</u>									
San Eusebio	.03	1.0	.1	.04	.02	.003	.03	.1	.02
Puerto Rico, El Verde (ODUM, 1970) (SOLLINS/DREWRY, 1970)	3.18		11.3	6.06					
<u>Tiefenversickerung</u>									
San Eusebio (90 cm Tiefe)	1.30	2.2	1.7	.65	.25	.09	.98	5.1	.26
Panama, Tief.Regenw.* (GOLLEY et al., 1975)	92.50	9.3	163.2	43.60	10.10	.30			.70
Puerto Rico, El Verde* (ODUM, 1970) (SOLLINS/DREWRY, 1970)	87.60		43.8	18.25					

* Nicht vom Standort gemessen, sondern aus Flußwassermessungen berechnet

** Nur NH₃-N+NO₃-N

*** Angabe für Kronentraufe + Stammablauf. Stammablauf i-c aber vernachlässigbar (ca.1 %)

Bönecke-Druck 3392-Clausthal-Z. 29