

GÖTTINGER  
BODENKUNDLICHE  
BERICHTE

27

1973



Im Selbstverlag der Anstalten für  
Bodenkunde der Universität Göttingen

Herausgeber: B. Meyer und B. Ulrich

Schriftleitung: P. Hugenroth

Bestellungen über:

Institut für Bodenkunde, Göttingen, von Siebold-Str. 4

Institut für Bodenkunde und Waldernährung

Göttingen, Büsgenweg 2

oder den Buchhandel (Gewährung von Wiederverkäufer-Rabatt)

Selbstkostenpreis                      DM

GÖTTINGER  
BODENKUNDLICHE  
BERICHTE

27

1973



**Eigenschaften und Dynamik eines Waldstandortes  
im Grenzbereich des immergrünen tropischen Regenwaldes  
im mittleren Magdalenatal (Kolumbien)**

GONZALO DE LAS SALAS, F.

**Göttinger Bodenkundliche Berichte 27, 1 – 206  
(1973)**



# I

## INHALTSVERZEICHNIS

1. Vorwort	1
2. Der tropische Regenwald	3
3. Der Großstandort Carare-Opón	8
3.1 Geographie und Klima	8
3.2 Geologie	11
3.3 Naturräumliche Gliederung	13
3.31 Die Terrassenlandschaft	13
3.32 Das Hügelland	15
3.4 Der Wald in den Naturraum-Einheiten	17
3.41 Der Primärwald II (BP)	17
3.412 Der Vergleichsbestand II/IV	20
3.42 Sekundärwaldvegetation und Landnutzung	21
3.421 Landnutzung	21
3.422 Artenzusammensetzung der Sekundärvegetation	22
4. Bestimmung der oberirdischen Biomasse: Methode	29
4.1 Methodik der Außenaufnahme und der Trockensubstanzbestimmung	29
4.11 Aufgliederung der Biomasse	29
4.12 Auswahl und Zahl der Erntebäume	29
4.121 Auswahl der Erntebäume im Sekundärwald (BS)	32
4.122 Auswahl der Erntebäume im Primärwald (BP)	32
4.13 Die Bestimmung des Stammgewichtes großer Erntebäume	35
4.14 Die Parzellenernten von Primärwald (Bi), Sekundärwald (BS), Jungwuchs 2 (R) und 5 (RG) Jahre alt	37
4.15 Trockensubstanzbestimmung	38
4.2 Mathematische Behandlung der Baumbiomasse	41
4.21 Die Genauigkeit der errechneten Baumbiomasse	57

## II

4.3 Berechnung der Palmen-Biomasse	58
4.4 Der Standort Weide	60
5. Bestimmung der Biomasse: Ergebnisse	62
5.1 Biomasse der Parzellen	62
5.2 Die Waldbestände	64
5.3 Gesamtbiomasse	66
6. Die Bioelementinventur der Vegetation	73
6.1 Methodik	73
6.11 Chemische Analyse	73
6.12 Berechnung der Bioelementmengen	74
6.2 Bioelementgehalte	81
6.3 Bioelementmengen	88
7. Die Bioelementinventur der organischen Auflage und des Bodens	96
7.1 Organische Auflage	96
7.2 Mineralboden	103
7.21 Methodik	103
7.22 Standortvergleich	105
7.23 Der Bioelementvorrat der Mineralböden	106
8. Der Umsatz der organischen Substanz und der Bioelemente im Wald	109
8.1 Streufall	109
8.11 Methodik	109
8.12 Streumengen	110
8.13 Saisonalität des Streufalls	112
8.2 Der Abbau organischer Substanz im Wald	114
8.3 Bioelementkreislauf	116
8.31 Bioelemente der Streu	116
8.32 Bioelement-Rückfluß mit der Kronentraufe	121
8.321 Kronentraufe	122
8.322 Bioelemente in der Kronentraufe	122

### III

9. Verluste und Veränderungen bei menschlichem Eingriff	125
9.1 Anlage und Methodik	125
9.2 Änderung in der organischen Auflage und in dem Mineralboden	126
9.3 Abbau-Bilanzen	130
9.31 Brand-Auswirkung	130
9.32 Kahlschlag ohne Brand	131
9.4 Der Weidestandort	135
10. Die Wasserdynamik der Standorte	138
10.1 Methodik	138
10.2 Bodenverdichtung	139
10.3 Das Wasserregime im Jahresablauf	143
10.4 Hogwallows	149
11. Zusammenfassende Diskussion: Eigenschaften des Carare-Standortes	152
11.1 Pseudovergleyung und Wasserversorgung	152
11.2 Mangel an Bioelementen	156
11.3 Ökologische Relevanz der Biomasse	160
11.4 Der menschliche Eingriff	163
12. Zusammenfassung	166
13. Literaturverzeichnis	168
Anhang	

## IV

TABELLENVERZEICHNIS

	Seite
1. Stammzahl/ha verschiedener Regenwälder	5
2. Zahl der Spezies je Hektar in "mixed tropical rainforest"	5
3. Durchschnittliche Niederschlags- und Temperaturwerte des Untersuchungsgebietes	10
4. Relative Abundanz (%) der Spezies in verschiedenen Altersstadien	24
5. Unterwuchsspezies und ihre relative Abundanz im Primärwald (300 m <sup>2</sup> ) und 16-jährigem Sekundärwald (192 m <sup>2</sup> )	25
6. Geerntete Bäume zur Erfassung der Biomasse im Sekundärwald	33
7. Geerntete Bäume zur Erfassung der Biomasse im Primärwald	34
8. Stammgewichte nach Regressionsgleichung und Volumeberechnung von nicht vollgeernteten Probebäumen	36
9. Genauigkeit der Trockenmassenbestimmung	40
10. Beziehungen zwischen den Parametern der Erntebäume	43
11. Biomasse des 2- und 5-jährigen Jungwuchses sowie des Unterwuchses von BS und BP	63
12. Biomasse der Baumkomponenten in t/ha und in % der oberirdischen Baumbiomasse für BS, BF und T II/IV (BF (1) und (2); Inventur 70 bzw. 71)	64
13. Errechnete oberirdische Biomasse der Standorte in t/ha TS	65
14. Biomassenwerte für tropische Standorte der Welt	69
15. Regressionsgleichungen für chemische Elemente an untersuchten Erntebäumen	79
16. Regressionsgleichungen zwischen einigen Bioelementmengen und WL bzw. DBH <sup>2</sup> .H von 2 Palmen-Spezies	79
17. Mittelwert und Standardabweichung von Bioelementgehalten an untersuchten Probebäumen	83
18. Unterschied in dem Elementgehalt der Probebäume zwischen zwei Beständen	84
19. N- und K-Gehalt der Blätter in Bestand und Unterwuchs der vier Flächen	85

	Seite
20. Durchschnittlicher Bioelementgehalt der Vegetation mit Weltangaben zum Vergleich	87
21. Mittelwert und Streuung der Bioelementvorräte im Unterwuchs von BS und BP	89
22. Mittelwert und Streuung der Bioelementvorräte in der Sekundärvegetation R und RG	89
23. In den Bäumen gespeicherte Nährstoffmenge und ihr Prozentanteil in den Baumkomponenten	90
24. In der Vegetation gespeicherte Nährstoffmenge und ihr Prozentanteil in den Vegetationskomponenten	90
25. Die organische Auflage und ihre Bioelementvorräte	97
26. Totholz-Trockenmasse auf den Parzellen der vier Standorte (t/ha)	100
27. Trockenmasse (t/ha) der organischen Auflage in den Einzelparzellen der vier Standorte	100
28. Bioelementgehalte und Trockenmasse von LF- und WF-Schicht in Primärwald-Parzellen (BF)	102
29. Auflage-Trockenmasse und Bioelementvorräte an Vergleichsstandorten	103
30. Standortsvergleich mit Signifikanztest	105
31. Bioelementvorrat (kg/ha) im Mineralboden (Tiefenbereich 0-50 cm)	107
32. Streumenge 1970/71 aufgegliedert in Komponenten (t/ha/Jahr)	111
33. Zersetzungskoeffizienten der Streu in BP-Parzellen nach JENNY (1949) sowie NYE (1961) und OLSON (1963)	114
34. Varianzanalyse der Bioelementgehalte der Streu nach drei Standorten und 12 Monaten	117
35. Gehaltsunterschiede an Bioelementen von Baum- und Streublättern	118
36. Jährliche Bioelementzufuhr zum Boden durch die Streu	119
37. Anteil der Bioelemente in der Streu an den gesamten Vegetationsvorrat (%)	121
38. Umsatz der Bioelemente (kg/ha/Jahr)	123
39. Bioelementgehalte und Vorräte in der organischen Auflage des Primärwaldes (I), ein Jahr nach Kahlschlag ohne Brand (II), gleich nach Brand (III) und 6 Monate (IV) nach Kahlschlag mit Brand	127
40. Behandlungsvergleich mit Signifikanztest (F-Test) Mineralboden	129

## VI

41. Brandeffekt nach Kahlschlag auf organische Substanz und Bioelemente (Parzellen 1 und 2)	132
42. Einjähriger Abbaueffekt nach Kahlschlag ohne Brand (Behandlung II, Parzelle 3) auf organische Substanz und Bioelemente	133
43. Bioelementvorräte der 16-jährigen Weide bis 50 cm Tiefe verglichen mit denen eines 16-jährigen Sekundärwaldes (BS)	136
44. Geerntete Biomassen- und Bioelementmengen auf 16-jähriger Weide pro ha und Jahr	136
45. Freiland/Wald-Vergleich der Bodenwassersättigung (in pF)	148
46. Gesamt-Bioelementvorräte der Einzelstandorte in kg/ha nach Vegetation (V), Auflage (A) und Mineralboden (M, 0-50 cm) gegliedert	158
47. Gesamtumsatz, absolut und in % der Vegetationsvorräte von K, Ca, Mg, sowie Umsatz in der Kronentraufe, im Primärwald Carare, Kade (Ghana) und im Buchenbestand, Solling	159
48. Bioelementzugang mit dem Niederschlagswasser in kg/ha/Jahr	164

## 1. Vorwort

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit wurde von Herrn Prof. Dr. B. Ulrich, Direktor des Instituts für Bodenkunde und Waldernährung der Universität Göttingen während meines ersten Aufenthaltes am Institut gegeben. So kehrte ich nach Kolumbien zurück, um in der Region Carare-Opón im Jahre 1969 ein ökologisches Thema zu bearbeiten. 1970 übernahm Herr Prof. Dr. H. Fölster die Betreuung der Arbeit, bei der er mich während zweier Kolumbien-Aufenthalte (1970-1971) bei den Außenaufnahmen, der Auswahl der Parzellen usw. tatkräftig unterstützte.

Die forstliche Forschung in Kolumbien beschäftigt sich kaum mit Fragen der Bodennutzung und der ökologischen Charakterisierung von Waldbeständen. Im Magdalena-Tal, wo das Untersuchungsgebiet dieser Arbeit liegt, werden jährlich etwa 100.000 ha Wald vernichtet, abgebrannt und in den Brandrodungsbau umgewandelt. Der Forstmann ist kaum in der Lage, die Erhaltung der noch verbleibenden Waldreste überzeugend zu vertreten, da praktisch keine Untersuchungen über das Ökosystem selbst und über die Auswirkungen dieser Waldvernichtung auf das Ökosystem vorliegen.

Eine gezielte Waldnutzung muß sich zwangsläufig auf die Kenntnisse stützen, die über den zu nutzenden Wald vorliegen; solche Kenntnisse können nur durch eine eingehende Untersuchung seiner Eigenschaften vermittelt werden (s. z.B. LAMPRECHT, 1964a, 1964b, 1971).

In vorliegender Arbeit wurde versucht, die Eigenschaften und die Dynamik eines für weite Gebiete des Magdalena-Tales typischen Waldstandortes zu erfassen.

Herrn Prof. Dr. H. Fölster möchte ich für seine Betreuung sowie für seine ständige Hilfe und Rat meinen besonderen Dank aussprechen. Herrn Prof. Dr. B. Ulrich danke ich für seine Betreuung, sein Interesse und seine Hilfsbereitschaft während meiner beiden Aufenthalte in Deutschland. Frau Dr. M. Ulrich danke ich herzlich für die Einrichtung der Computer-Programme sowie für ihren sachkundigen Rat bei der statistischen Auswertung. Den Mitarbeitern des Institutes danke ich für manchen wertvollen Hinweis sowie für die maßgebliche Hilfe bei den chemischen Analysen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die finanzielle Unterstützung der Arbeit sowie dem Deutschen Akademischen Austauschdienst in Bonn für die Bewilligung eines Stipendiums herzlich gedankt.

Mein Dank geht weiter an diejenigen, die auf die eine oder andere Weise in Kolumbien zur Verwirklichung der Arbeit beigetragen haben. Es sind: Die Universidad Distrital "F.J.C." in Bogotá, die mir die Beurlaubung gewährt hat; der Forstbetrieb Carare-Opón, der Transportmittel, Unterkunft und zuweilen Arbeitskräfte großzügig zur Verfügung gestellt hat; die Herren Cosme und Polo Vidales, Eduardo Rodriguez und andere in Campo Capote, welche bei der Feldarbeit geholfen haben; Herr Isidoro Cabrera und Herr Forstingenieur Gilberto Mahecha, die bei der Identifizierung des Pflanzenmaterials große Hilfe leisteten.

Nicht zuletzt danke ich meiner Frau für Verständnis und Anregung während kritischer Phasen der Arbeit.

## 2. Der tropische Regenwald

Eine ausführliche Betrachtung des tropischen Regenwaldes ist nicht das Ziel dieses Kapitels, denn eine solche liegt in vorzüglicher Weise vor (RICHARDS, 1966). An dieser Stelle soll nur der Versuch gemacht werden, durch einen kurz skizzierten Vergleich den Vegetationsstandort Carare innerhalb der Vegetationszone "Tropischer Regenwald" qualitativ und quantitativ etwas genauer zu lokalisieren.

Im Sinne von RICHARDS (1966) ist der typische tropische Regenwald eine im Klimax-Stadium befindliche Waldgesellschaft. Sie besitzt normalerweise drei bis vier, nicht immer gut trennbare Baumschichten. Der Laubfall ist so gleichmäßig, daß der Wald durch das ganze Jahr hindurch immergrün erscheint. Große Dimensionen der Bäume (Höhen über 30 m, Durchmesser über 70 cm) sind charakteristisch für diesen Waldtyp. Viele Bäume tragen Lianen; Epiphytismus sowie Brettwurzeln sind ein häufiges Phänomen. Floristisch kann er durch die Abundanz einer oder mehrerer Spezies charakterisiert sein. Übersteigt die Abundanz einer oder mehrerer Spezies nicht 16 %, so fällt nach RICHARDS (1966) der Waldtyp in die Kategorie "mixed tropical rain forest". Dem in dieser Arbeit untersuchten Primärwald kann diese Identifikation zugewiesen werden, da die vorherrschenden Baumarten unter dieser Grenze liegen (s. Abschn. 3.4.).

Wahrscheinlich muß man den Carare-Wald sogar in RICHARD'S Kategorie "Tropischer Regenwald unter limitierenden Bedingungen" ("tropical rain forest under limiting conditions") einordnen, und zwar als Immergrüner Saisonal-Wald (Evergreen Seasonal Forest). Dieser Begriff wurde von BEARD

(1946, zitiert von RICHARDS, 1966) für die Wälder Trinidads mit einem jährlichen Niederschlag über 1800 mm und einer Trockenzeit von etwa drei Monaten verwandt. Charakteristikum dieses Waldtyps war der partielle Laubwurf der Bäume des oberen Stockwerks (17 % der dort vorkommenden Spezies).

Auch in Carare haben wir es mit Immergrünem Saisonalwald zu tun, dessen vertikale Struktur wahrscheinlich noch einfacher ist als die von BEARD beschriebene (2 statt 3 Stockwerke). Die Saisonalität des Laubwurfes kommt bei der Streusammlung deutlich heraus (Abschn. 8). Aufgrund der laubwerfenden Lecytidaceenarten besitzt der Wald nach FÖRSTER (1972) außerdem Merkmale des Tropicophilwaldes.

Im Hinblick auf die Stammzahlen (ab 10 cm Durchmesser) besteht eine große Streubreite, nämlich für die Regenwälder Sarawaks in Südostasien zwischen 121 (DAWEINS, 1958) und 228 (RICHARDS, 1966) bis über 800 für dasselbe Gebiet (BRÜNIG, 1968). Tab. 1 gibt die Stammzahl je Hektar und Durchmesserklasse für einige tropische Regenwälder der Welt an. Daraus ist ersichtlich, daß nach dem Sarawak-Wald (BRÜNIG, 1968) der Carare-Wald die größte Zahl der Stämme für die unterste Durchmesserklasse aufweist (10-20 cm).

Bezüglich der Zahl der Spezies pro Flächeneinheit sind in den tropischen Regenwäldern große Schwankungen festgestellt worden. Diese Schwankung ist besonders stark innerhalb kleinerer Durchmesserklassen. RICHARDS (1966) meint, daß die Zahl der Spezies an demselben Standort mehr oder minder konstant bleibt, und daß die Differenzen zwischen Standorten wahrscheinlich vom floristischen Reichtum abhängen. Dies ist wiederum nach RICHARDS (1966) von geschichtlichen Faktoren wie von der heutigen Umwelt abhängig. Tab. 2 gibt die Zahl der Spezies in verschiedenen Regenwäldern der Welt an.

Tab. 1: Stammzahl/ha verschiedener Regenwälder (nach DAWKINS, 1958, modifiziert)

Durchmesserklassen	Durchmesserklassen								Summe
	10-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	80cm	
SURINAM <sup>+</sup> (aus Schulz 1967)	190 (0-25cm)	85	58	30	18	10	4	2-3	348
SARAWAK			110		11				121
MALAYA	291	144	53	29	16	9	7	3	552
UGANDA	230	73	31	20	12	6	5		377
CONGO	262	125	35	20	11	5			458
NIGERIA	228	128	28	23	12	6	4	3	432
BRIT. GUYANA	226	133	55	24					438
CARARE-OPON (COLOMBIA)	445	90	46	19	6	5	2	2	615
SARAWAK UND BRUNEI (umgerechnet aus BRÜNIG 1968)	725	65	40	3	2	4	1	3	843

<sup>+</sup> Die Zahlen stammen aus einer Arbeit von BOERBOOM, H.J., über die Naturverjüngung in den Wäldern Surinams und wurden von SCHULZ (1967) übernommen.

Tab. 2: Zahl der Spezies je ha im "mixed tropical rain forest" (nach RICHARDS, 1966) (modifiziert)

Gebiet	Autor	Nr. Spezies/ha
Sarawak	Richards 1936	130 (> 10 cm DBH)
Sarawak und Brunei	Brünig 1968	180 (> 10 cm DBH)
Guayana	Davis und Richards	
Moraballi-Creek	1934	178 (> 10 cm DBH)
Nigeria	Richards	152 (> 10 cm DBH)
Okomu Forest	1934	
Elfenbeinküste	Aubreville 1938	155 (> 10 cm DBH)
Crownland	Vaughan und Wiehe	
Macabe-Mauritius	1941	96 (> 10 cm DBH)
Khao Chong	Ogawa, H. et al.	67 (> 10 cm DBH)
Thailand	1965	
Manaos	Klinge und Rodrigues	
Amazonien	1968	65 (> 10 cm DBH)
Carare Columbien	diese Arbeit 1973	79 (> 10 cm DBH)
P. Rico	Briscoe	138 (> 10 cm DBH)
Tabonuco Montane-Forest	Wadsworth 1970	

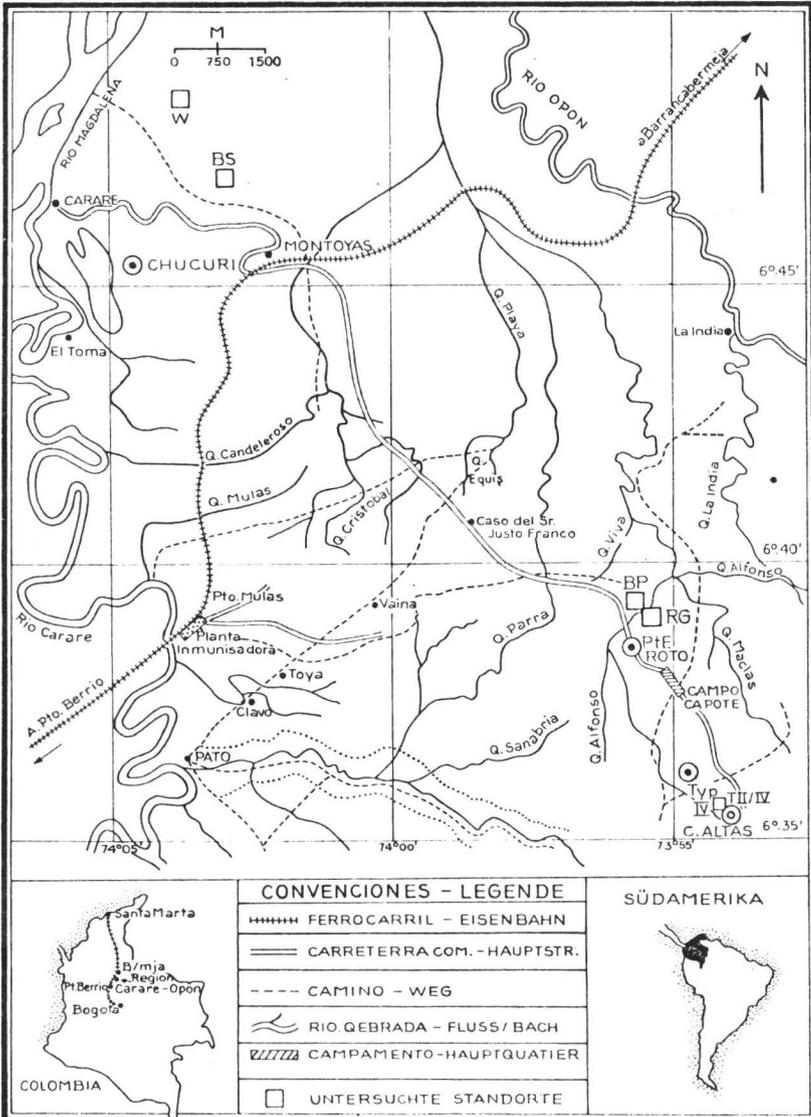
Ein viel verwandtes Maß zur Beschreibung eines Bestandes ist die Basisfläche oder Kreisfläche/ha. Auch hierfür seien Zahlen genannt, um den Primärwald von Carare in den Gesamtrahmen des tropischen Regenwaldes einzuordnen.

DAWKINS (1958) setzt die unterste Grenze für den pantropischen Regenwald bei  $20.4 \text{ m}^2$ , die oberste bei  $64 \text{ m}^2/\text{ha}$  mit einem Mittelwert von  $38 \text{ m}^2$ . BRÜNIG (1968) berechnete für den tropischen Keranga-Wald in Sarawak minimale Kreisflächen von  $17 \text{ m}^2$  und maximale von  $75 \text{ m}^2/\text{ha}$  auf hydromorphen podsolierten Böden. SCHULZ (1967) berichtet über Kreisflächenwerte von  $27\text{-}32 \text{ m}^2/\text{ha}$  für den mesophytischen Wald Surinams. Volumenmäßig gibt DAWKINS (1958) für den pantropischen Regenwald einen Durchschnitt von  $200 \text{ fm}/\text{ha}$  an.

Aus den oben gemachten Angaben geht hervor, daß man in Carare mit einem recht armen Waldtyp zu tun hat. Selbst auf dem besten "Waldstandort" (nach SMIT (1962) Typ IV genannt) liegen die Kreisflächen mit  $31 \text{ m}^2/\text{ha}$  (FÖRSTER, 1972; CUERVO und CAMACHO, 1971) etwas niedriger als der von DAWKINS (1958) angegebene Mittelwert von  $38 \text{ m}^2/\text{ha}$ . Für einen extrem armen Waldstandort von Carare betrug die Kreisfläche (ab  $10 \text{ cm}$  Durchmesser) ca.  $18 \text{ m}^2/\text{ha}$ . Die verwertbare Holzmasse schwankte nach Inventuraufnahmen von FÖRSTER (1972) zwischen  $75$  und  $289 \text{ fm}/\text{ha}$  (Stämme ab  $25 \text{ cm DBH}$ )\*. Die vom Forstbetrieb Carare-Opon in den Jahren 1969/70 für eine  $100 \text{ ha}$  große Aufnahmefläche errechneten Werte waren weniger erfreulich; sie lagen hier zwischen  $25$  und  $120 \text{ fm}/\text{ha}$  (Stämme  $> 30 \text{ cm DBH}$ ). Eine für kommerzielle Zwecke berechnete Kreisfläche erbrachte nur  $11 \text{ m}^2/\text{ha}$ . Dieses allgemeine Bild sollte nach v. CHRISTEN (1969) für große Gebiete im Magdalenatal repräsentativ sein. SCHULZ (1967) hält die große Stammzahl bei kleiner Volumenleistung für ein Charakteristikum vieler tropischer Regenwälder in Südamerika.

\* Durchmesser gemessen auf  $1,3 \text{ m}$  Höhe

Abb.1: Skizze des Untersuchungsgebietes mit Lokalisierung der untersuchten Standorte von BP, RG, BS und W. (nach einer von Herrn G. Parada aus einer Originalkarte des Instituto Geográfico Colombiano Agustín Codazzi angepassten Skizze)



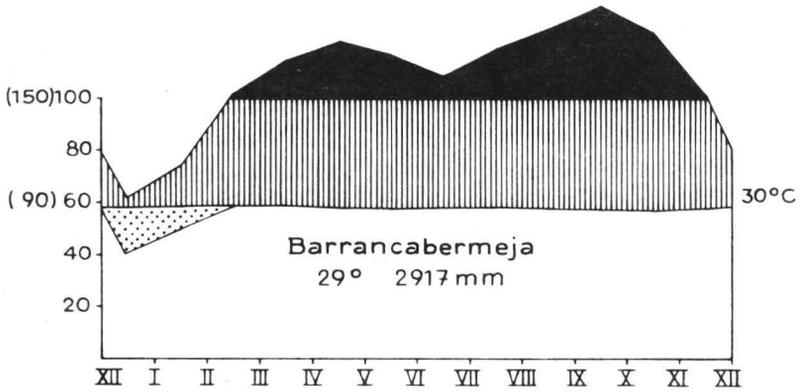
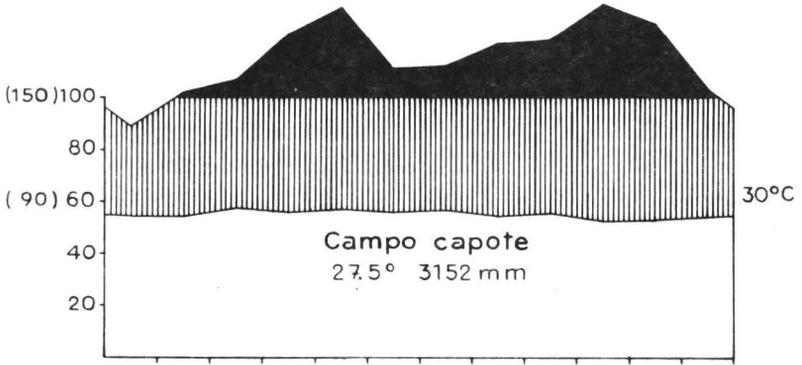
### 3. Der Großstandort Carare-Opon

#### 3.1 Geographie und Klima

Das Untersuchungsgebiet ( $6^{\circ}35'$  nördlicher Breite und  $73^{\circ}55'$  westlicher Länge, 100-300 m ü.NN) gehört zum mittleren Magdalenaal, welches sich von La Dorada bis El Banco (etwa 400 km) erstreckt. Im Norden wird das Untersuchungsgebiet vom Magdalenafluß, im Süden von den Vorbergen der Ostkordillere, im Westen vom Rio Guayabito und Rio Carare und im Osten vom Rio Opon begrenzt. Politisch gehört die Region zur Municipio Velez, Departamento de Santander.

Das Klima fällt unter die Bezeichnung "Bosque humedo Tropical" im Sinne von HOLDRIDGE (1947), "equatorial tropisch heiß" nach PAPADAKIS (1960) und tropisch-feucht (Afm) nach KÖPPEN (1936). Der durchschnittliche jährliche Niederschlag liegt bei 3000 mm mit zwei trockeneren Perioden (Dezember-April und Juli), in denen die monatlichen Niederschläge jedoch noch über 60 mm liegen. Im Campo Capote (Zentrum des Untersuchungsgebietes) fallen Niederschläge im Durchschnitt an 209 Tagen (Beobachtungszeit 3 Jahre: 1968-71). Die mittlere Jahrestemperatur liegt zwischen  $27^{\circ}$  und  $29^{\circ}\text{C}$  und bleibt innerhalb des Jahres mehr oder minder gleich. Die täglichen Temperaturschwankungen sind jedoch beträchtlich. Für die Station Capote errechnete sich eine mittlere maximale Temperatur zwischen  $33^{\circ}$  und  $34^{\circ}\text{C}$ , eine mittlere minimale dagegen zwischen  $22^{\circ}$  und  $23^{\circ}\text{C}$ . Die gemessenen Evapotranspirationswerte sind dementsprechend hoch (s. Tab. 3) und liegen vor allem in den trockenen Monaten weit über dem Niederschlag.

Die Daten von zwei meteorologischen Stationen sind in Tab. 3 zahlenmäßig angegeben und anschließend als Klimadiagramme (nach WALTER und LIETH, 1964) dargestellt worden (Abb. 2).



-  Niederschläge bis 100 mm (>2 bzw. 3-fache Monatstemperatur)
-  Niederschläge über 100 mm
-  Dürrezeit

Abb. 2: Klimadiagramme des Untersuchungsgebietes

Die Station Barranca Bermeja liegt etwa 60 km nordöstlich von Campo Capote und ist wegen ihrer vergleichbaren Lage sowie ihres verhältnismäßig langen Beobachtungszeitraums (22 Jahre) mit aufgeführt worden.

Beide Stationen zeigen eine trockenere Periode von Januar bis Februar. Eine Senkung der Niederschlagshöhe tritt bei Barranca im Juli ein, ohne daß die Temperaturkurve unterschritten wird. In Capote verschiebt sich dieses Wasserminimum auf Juni.

Tab. 3: Durchschnittliche Niederschlags- und Temperaturwerte des Untersuchungsgebietes

	Station Barranca Bermeja <sup>1)</sup>		Station Campo Capote <sup>2)</sup>		
	NN	TT <sup>°C</sup>	NN	TT <sup>°C</sup>	E <sup>3)</sup>
Januar	61,1	29,3	89,6	27,3	291,7
Februar	74,2	29,6	114,0	27,5	351,5
März	116,5	29,7	170,2	28,8	398,5
April	245,1	29,4	345,2	27,7	250,1
Mai	316,7	28,9	454,4	28,4	257,0
Juni	271,8	28,9	213,8	28,0	223,7
Juli	194,5	29,2	223,3	28,6	264,6
August	287,3	28,8	318,2	27,6	246,6
September	365,6	28,7	302,2	28,0	266,1
Oktober	459,3	28,7	406,0	26,4	241,7
November	306,3	28,6	383,9	26,7	212,7
Dezember	118,8	29,1	131,4	27,3	249,3
Jahr	2917,1	29,0	3152,2	27,7	3253,5

1) Beobachtungszeitraum 22 Jahre

2) Beobachtungszeitraum 3 Jahre

3) Evapotranspiration in mm (Daten übernommen von FÖRSTER 1972)

NN: Niederschlag in mm (für Campo Capote auf 3 Jahre vervollständigte Daten)

TT: Temperatur

### 3.2 Geologie

Das Magdalena-Tal ist ein Semi-Graben tertiärer Herkunft, der in dem Untersuchungsgebiet eine Breite von etwa 70 km hat. Nach der geologischen Karte des Servicio Geológico Nacional e Inventario Minero Nacional Colombiano (zitiert von AGRAR UND HYDROTECHNIK, 1971) haben Ablagerungen in vier geologischen Perioden stattgefunden: 1. Holozän (rezentes Alluvium); 2. Plio-Pleistozän (Mesa-Formation); 3. Oberes Miozän (Real-Formation); 4. Mittleres Miozän (Colorado-Formation).

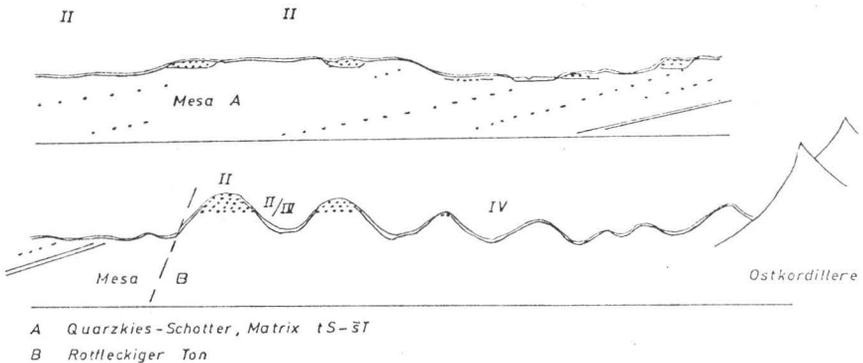
Das obere und mittlere Miozän besteht aus wechselnden Sand-, Ton- und Konglomeratschichten, teilweise mit vulkanischer Beimengung (Real Formation). Das Plio-Pleistozän (Mesa-Formation) besteht aus zwei Schichten, eine obere aus Quarzkies-Schotter in sandig-toniger Matrix und eine untere aus rotgeflecktem Ton, welcher lagenweise mit verwittertem (kaolonisiertem) Gesteinsschotter (auch basischer Beimengung) durchsetzt wird. Das Relief des heutigen Magdalena-Tales ist im Pleistozän entstanden. In dieser geologischen Periode liefen parallel Erosion und Sedimentation, deren Folge die Bildung von Terrassen verschiedenen Alters und verschiedener Höhe war. Nach GOOSEN (1961) soll die Bildung dieser Terrassen während der drei wichtigsten Phasen des letzten Glazials stattgefunden haben.

Die geologische Situation ist in einem Querschnitt in Abb. 3 dargestellt. Die Mesa-Formation wird mehr oder minder weitgehend von jüngeren Pleistozän-schottern überdeckt. Südlich Campo Capote ist entlang einer Verwerfung ((Anticlinale San Fernando) der Terrassenabbau gestört.

Diese Verwerfung (sowie das Ausstreichen der oberen Mesa-Schicht) bewirken einen Wechsel in der Gesteinsausbildung des Untergrundes und eine stärkere Reliefierung des süd-östlichen Teiles.

Terrassen - abgesehen von der jüngsten - sind natürlich selbst Opfer des Abtrags geworden. Einmal fand durch jeweils jüngere Terrassen eine Aufzehrung der älteren statt. Zum anderen wurden die Terrassenflächen selbst durch flächenhaften Abtrag beeinträchtigt. Die hierbei deponierten Hangsedimente bilden ein wichtiges Ausgangssubstrat der Bodenbildung.

Abb. 3: Geologischer Querschnitt des Untersuchungsgebietes



### 3.3 Naturräumliche Gliederung

#### 3.31 Die Terrassenlandschaft

Die zwei wichtigsten Naturraumeinheiten des weiteren Untersuchungsgebietes sind einmal die Terrassenlandschaft und zum anderen das reliefmäßig stärker gegliederte Hügelland im Südosten.

Die Terrassenlandschaft baut sich aus mehreren, zum Teil ineinander verzahnten Terrassen-Niveaus (nach AGRAR- und HYDROTECHNIK (1971), 140-175, 115-130 und 95-105 m) auf, deren plateauartige Oberflächen nur sehr schwach reliefiert sind. In Anlehnung an die Bezeichnung, die SMIT (1962) in seiner Waldinventur dem auf diesen Terrassen stockenden Waldtyp (Waldtyp II) gab, wurde dieser Naturraum als "Standort II" bezeichnet. Damit soll zugleich ausgedrückt werden, daß in diesem Naturraum großflächig ähnliche Standorteigenschaften vorherrschen, die im Rahmen dieser Arbeit erfaßt werden sollen. Die Örtlichkeiten der Untersuchung, bezeichnet mit den Symbolen BP (Primärwald), BS (16-jähriger Sekundärwald), RG (5-jähriger Sekundärwuchs), R (2-jähriger Sekundärwuchs) und W (Weide, 16-jährig) sind aus der Skizze (Abb. 1) zu entnehmen. Der Primärwald, welcher im vorhergehenden Abschnitt 2 als Grenzbestand charakterisiert worden ist, muß als für den ganzen Bereich typisch angesehen werden.

Den Boden dieser Naturraumeinheit charakterisiert zunächst eine organische Auflage. Sie besteht in der Regel aus einem mit Feinhumus und zerkleinerten Pflanzenresten durchsetzten Wurzelfilz unterschiedlicher Mächtigkeit (s. Abschn. 7.1.). Darunter folgt ein graugelber, schwach durchwurzelter Latosol. Die Profilbeschreibungen, die chemischen und

physikalischen Daten finden sich im Anhang (Anhang A). Ganz allgemein handelt es sich bei diesen Latosolen um außerordentlich kompakte und entsprechend undurchlässige Böden mit flacher Durchwurzelung. Fast immer findet man ein geschichtetes Substrat: einerseits ein Decksediment mit einem nach unten steigenden Tongehalt von 10-25 %, andererseits ein darunterliegender Jungpleistozän-Schotter bzw. ein Pedimentschutt oder eine meist feindbodenreichere, plio-pleistozäne Unterlage (FÖLSTER, unveröffentlichtes Manuskript), die außerordentlich dicht gelagert ist. Die Gesamtporosität sinkt hier auf unter 35 %, oft auf unter 30 %. Damit übernimmt die Unterlage zwangsläufig die Funktion einer Stauwasser-sole. Die sich im darüberliegenden Hangsediment einstellende episodisch-periodisch hohe Wassersättigung reduziert die biologische (Fauna, Wurzeln) Tiefenwirkung und ermöglicht so die zunehmende Kompaktierung auch des Hangsediments. Diese mutmaßliche Bodengeschichte bestimmt heute das ökologische Verhalten der Böden in physikalischer Hinsicht; man kann die meisten der in der Terrassenlandschaft vorkommenden Böden als Pseudogleye bezeichnen, auch wenn sie morphologisch nicht auf Anhieb so anzusprechen sind, da die Fleckung kleinräumig und blaß, d.h. nur bei genauerer Betrachtung - oft gar nicht im dichten Schatten des Bestandes - feststellbar ist.

Eine Ausnahme bildet der Boden des RG-Bestandes (5-jährig); der Standort liegt innerhalb der Terrassenlandschaft auf subrezenter Talaue. Der Boden ist grundwasserbeeinflußt, besitzt einen höheren, aber ausgeglicheneren Tongehalt und ein höheres Porenvolumen als die übrigen Böden.

Chemisch sind die Böden extrem arm: die austauschbaren Kationen überschreiten kaum 5 mval/100 g; der RG-Boden in der T laue erreicht 11 mval/100 g und besitzt auch den höheren P-Gehalt (11-23 mg/100 g) gegenüber den anderen Böden (7-10 mg/100 g). Die effektive Austauschkapazität liegt zwischen 6 und 13 mval/100 g, die pH-Werte zwischen 3.3-3.9.

In der Profilbeschreibung (s. Anhang A) wurde die traditionelle Bodentypenbezeichnung Latosol (als Synonym für Oxisol, Kaolisol, Sol Ferrallitique) benutzt, da diese in Südamerika noch weit verbreitet ist. In der ORSTOM-Klassifikation handelt es sich um Sols Ferrallitiques fortement désaturés.

### 3.32 Das Hügelland

Zum Kordillierenrand hin wird die mittelhohe Terrassenlandschaft abgelöst durch ein kurzwelliges Relief, das örtlich durch hochgestellte Terrassenreste (Colinas Altas) unterbrochen bzw. überlagert wird. Es ist nicht eindeutig, ob letztere wirkliche Terrassen sind; wahrscheinlicher ist, daß durch pleistozäne Tektonik - angedeutet in Abb.3 - eine Aufhebung und folglich verstärkter Abtrag der Mesa-Formation erfolgte. In den Colinas Altas werden demnach die oberen, schuttreichen Lagen dieser Formation exponiert, die auch für die Steilheit der Hänge verantwortlich sind. Beim oben erwähnten kurzwelligen Relief handelt es sich dagegen um die älteren tonreichen Mesa-Schichten. Hoher Oberflächenabfluß und leichte Erodierbarkeit bedingen das Relief. Maßgeblich für die Böden dieser Region ist die Hangneigung und die Textur des omnipräsenten Hangsediments. Durch die Hangneigung wird eine räumliche Differenzierung

der Wasserversorgung erreicht (FÖRSTER, 1972), und zwar stets durch Oberflächenwasser, zusätzlich auch durch Hangzugwasser, soweit die Textur des Hangsediments dies gestattet. In den Colinas Altas herrschen tonarme Hangsedimente vor, in der kurzwelligen Reliefzone dagegen tonige; dazwischen treten alle Übergänge auf.

Abgesehen von den kleinen Plateauflächen der Colinas Altas, die in vielem den II-Standorten ähneln, stellt die hier beschriebene Region insgesamt ein günstigeres Wuchsgebiet dar (s. Abschn. 3.412). In der Standortgliederung von SMIT (1962) wird hier die Bezeichnung T IV gewählt, die auch von uns übernommen wurde. Ein Bestand aus dem Grenzbereich dieses Standortes wurde von uns aufgenommen (Bestand II/IV, s. Abb. 3). Er stammt aus dem Hangbereich der Colinas Altas; der dazugehörige Boden (T IV<sub>0</sub>) ist ein Hangwasser-Pseudogley, angelegt in geschichteten Hangsedimenten und vergleichsweise gut ausgerüstet mit Nährstoffen.

Zwei weitere Profile wurden im Bereich des kurzwelligen Reliefs entnommen (T IV<sub>1</sub> und IV<sub>2</sub>). Es handelt sich um tonreiche Latosole mit relikten (gesteinsgebundenen) Staunässe- (Grundwasser-) Merkmalen, mit ebenfalls tonreichem Hangsediment und ärmlicher Nährstoffausstattung. Zur Bestandesbeschreibung und Gliederungsbezeichnung (II, IV etc.) siehe 3.412.

### 3.4 Der Wald in den Naturraum-Einheiten

#### 3.41 Der Primärwald II (BF)

Der zentrale Waldtyp II (nach SMIT, 1962) besitzt hauptsächlich zwei Stockwerke; ihre mittlere Höhe liegt etwa bei 7-13 m und 18-20 m (etwa 60 % aller Stämme) mit einigen herausragenden Individuen, die eine Höhe bis zu 30 m erreichen. Die Höhe der Palmen variiert zwischen 5 und 8 m (Maquenque) und 10-18 m (Mil Pesos). Abb. 4a stellt die Beziehung zwischen Höhe und Stammzahl für eine Aufnahme­fläche von 1/4 ha dar. Auf die Präsenz von zwei Baumschichten wurde in Kapitel 2 bereits eingegangen. Abb. 4b zeigt die Durchmesser­verteilung für dieselbe Aufnahme­fläche. Darauf kann man erkennen, daß ein großer Prozentsatz der Stämme (70 %) zu den kleineren Durchmessern (3.5-18 cm) gehört. Die ökologische Bedeutung dieser Tatsache wurde in Kapitel 2 angeschnitten.

Die zwei Arten von Palmen, Mil Pesos (*Jessenia polycarpa*) und Maquenque (*Oenocarpus* sp) sind stark vertreten (etwa 20 % der Bäume). Ihr Vorkommen wird gern als Anzeichen armer Waldtypen gewertet. Für den Standort II trifft dies wohl zu (s. Abschn. 2), allerdings erreichen die Palmen auch in Typ IV einen beachtlichen Prozentanteil (12-20 %), obwohl sämtliche Parameter (Kreisfläche, Stammzahl, Biomasse) in einem anderen Größenordnungsbereich liegen. Ebenfalls in großer Zahl (105/2500 m<sup>2</sup>) wurden stammlose Palmen registriert, die nicht zugeordnet werden konnten. Sie bilden zusammen mit reichem Lianen­behang der Bäume ein charakteristisches Merkmal des Waldtyps.

Die verwertbare Holz­masse des Waldtyps II erreicht nach SMIT (1962) nur 74 m<sup>3</sup>/ha (alle Stämme > 25 cm DBH). Das liegt bei weitem unter dem Durchschnitt für den pantropischen Regenwald nach DAWKINS (1958) von rd. 200 m<sup>3</sup>/ha.

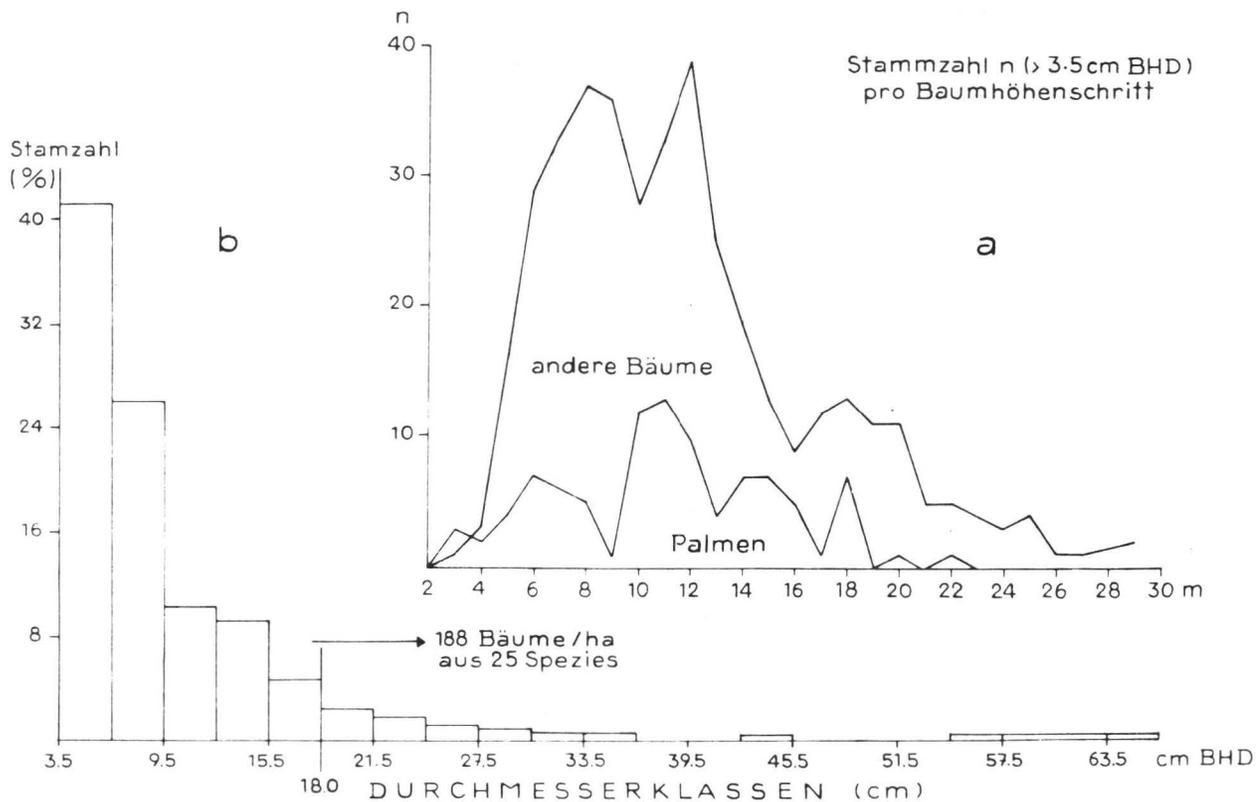


Abb. 4:

a) Beziehung Höhe / Stammzahl  
b) Durchmesserverteilung

{ Primärwald (BP)  
Aufnahmefläche: ¼ ha

Zu demselben Ergebnis kam FÖRSTER (1972) für eine Aufnahme­fläche von 15 ha (Stämme ab 30 cm DBH); die Bestan­des­grund­fläche betrug hier  $16 \text{ m}^2/\text{ha}$ . Grundflächen von  $15\text{-}17 \text{ m}^2/\text{ha}$  errechnete VEGA (1968) für denselben Waldtyp. Auf der von uns untersuchten Aufnahme­fläche (0.2 ha) wurde eine Basisfläche aller Stämme  $> 10 \text{ cm DBH}$  von  $18 \text{ m}^2/\text{ha}$  gefunden. Die "kommerzielle" Basisfläche anhand der fünf wichtigsten z.Z. exploitierten Spezies liegt nach Angaben von CUERVO und CAMACHO (1971) bei nur  $0.45 \text{ m}^2/\text{ha}$ .

Floristisch ist der Bestand sehr heterogen. Die durch­schnittliche Zahl der Spezies pro ha betrug 79 (DBH  $> 10 \text{ cm}$ ) (s. Tabelle der Spezies in Anhang B); diese Zahl bleibt für das ganze Gebiet ungefähr konstant. Die am meisten vertretenen Spezies für eine Aufnahme­fläche von  $1/4 \text{ ha}$  machen 31 % der Gesamtzahl aus; es sind: Anón-Guatteria sp (11 %) (Moraceae); Almendrillo-Caryocar sp (4 %) (Caryocaraceae); Escobillo-Xylopia amazonica oder emarginata (4 %) (Annonaceae); Lecheperra-Helycostilis tomentosa und Pseudolmedia rigida (6 %) (Moraceae) und Mortino-Miconia sp (6 %) (Melastomataceae). Auf einer von CAMACHO und CUERVO (1971) aufgenommenen Fläche war außer den obengenannten Spezies Fresno-Tapirira guianense (Anacardiaceae) mit etwa 21 % stark vertreten. Nach Strukturaufnahmen von FÖRSTER (1972) machten 12 Arten rund 60 % aller Stämme aus.

Die Zahl der Bäume pro ha ab 10 cm DBH lag bei 585, davon 20 % über 20 cm DBH. Durchmesser über 70 cm DBH waren nicht vertreten.

Von den Gliederungseinheiten, die FÖRSTER (1972) hauptsäch­lich für die 2. Naturraumeinheit im Südosten aufgestellt hat, umfaßt der Standortstyp 1 am besten den hier behan­delten Waldtyp II. Es ist ein Escobillo/Caimito-Wald

(*Xylopia amazonica*/*Boutteria* sp-Wald), wobei neben diesen stark vertretenen Baumarten mit Deckungswerten\* von 10.4 und 5.7, andere Spezies wie Sangretoro, Guamo churimo, Almendrillo und Perillo negro auch vorkommen. CUERVO und CAMACHO (1971) weisen der Baumart Escobillo in ihrer Vegetationsaufnahme auch einen hohen Deckungswert (13.4) zu, während die Spezies Caimito überhaupt nicht vorkommt. Fresno dagegen ist, wie schon erwähnt, stark vertreten (Deckungswert: 11.3). Für dies fleckenweise Auftreten bestimmter Spezies läßt sich bislang keine Begründung geben, zumal es sich um denselben Waldstandort handelt. Die anderen von FÖRSTER (1972) für seinen Standortstyp 1 angegebenen Daten wie Bestandesgrundfläche und Holzmasse stimmen sonst mit denen vorher erwähnten Zahlen überein.

### 3.412 Der Vergleichsbestand II/IV

In der Inventur von SMIT (1962) läßt sich der ausgewählte Vergleichsbestand nach Spezies wie volumenmäßig als Übergangsstufe von Typ II zu Typ IV besser einordnen. Dementsprechend besitzt er eine Holzmasse, welche zwischen 80 und 180 m<sup>3</sup>/ha liegen soll. Andere in dieser Arbeit für diesen Waldbestand untersuchte Parameter wie die Grundfläche und die oberirdische Biomasse liegen für regionale Durchschnittsverhältnisse hoch mit Werten von rund 32 m<sup>2</sup>/ha bzw. 320 t/ha. Der Bestand kann in der Waldstandortsklassifikation von FÖRSTER (1972) in seine Standorttypen 4 bzw. 5 eingestuft werden. Floristisch setzt er sich hauptsächlich aus den Spezies Sapán, Leche perra, Perillo negro und Carbonero zusammen. In unserer Aufnahme (Aufnahmefläche 1800 m<sup>2</sup>) ist der Sapán die dominierende Spezies mit 10 % aller Stämme. FÖRSTER (1972, 1973) weist dieser Baumart in seinen Aufnahmen (Aufnahmefläche 2 ha) Deckungswerte zwischen 13.9 und 15.9 zu.

\*Deckungswert: In den Strukturanalysen aus der relativen Abundanz + relativen Dominanz einer Spezies gebildeter Grundwert

Dieser Autor deutet hier auf eine - gegenüber dem Typ II - bessere Wasserversorgung, die für das häufigere Auftreten anspruchsvollerer Arten und somit für eine höhere Bestandesgrundfläche (bis 27 m<sup>2</sup>/ha) verantwortlich ist.

Die Zahl der Bäume pro ha ab 10 cm DBH liegt bei 600, davon 60 % über 20 cm DBH. 3 % der Stämme besitzen Durchmesser über 60 cm.

### 3.42 Sekundärwaldvegetation und Landnutzung

Eines der Ziele dieser Arbeit war die Erfassung der für die ökologische Charakterisierung des Primärwaldes wichtigen Parameter und ihrer Änderung bei menschlichen Eingriffen und in Regenerationsphasen der Vegetation. Im Zuge dieser Bestrebung wurden - wie schon in Abschn. 3.3 beschrieben - auf dem Standortstyp II mehrere solcher Behandlungs- und Regenerationsflächen ausgewählt: ein 16-jähriger *Bellucia grossularioides*-*Miconia minutiflora* Sekundärwald, zwei Jungwuchsbestände, 2 bzw. 5 Jahre alt, und eine 16-jährige Weide mit autochthonen Gräsern. Bevor auf die Sekundärvegetation eingegangen wird, scheint es berechtigt, einige Worte über die Landnutzung zu sagen.

### 3.421 Landnutzung

In den tropischen und subtropischen Waldgebieten wird großflächig Brandrodungsbau (Shifting Cultivation) praktiziert, dessen Prinzip und dessen Folgen ausreichend bekannt sind, so daß eine eingehende Betrachtung des Systems an dieser Stelle nicht notwendig erscheint. Es sei jedoch auf die Entstehung von Weiden bzw. Sekundärvegetationen kurz hingedeutet.

Als Folge einer in der Region zunehmenden Ansiedlungsrate, begonnen bzw. intensiviert in den fünfziger Jahren mit dem Bau der Eisenbahn und einer Reihe von Straßen durch das Magdalenatal, wurden tausende von Hektar Wald von Siedlern im Zuge ihrer Landnahme vernichtet. Heute werden allein im Magdalenatal jährlich etwa 100.000 ha Wald geschlagen, gebrannt und in Ackerland überführt, auf dem in ein-, seltener zweijähriger Nutzung Mais, Cassava, Reis und Zuckerrohr angebaut wird. Danach werden die Felder langfristig wieder aufgegeben oder nach kurzer Brachzeit in Weideland umgewandelt. Nicht selten übersteigen die Rodungsflächen das vom Siedler bewirtschaftbare Areal. Dies sind die Flächen, welche für unsere Untersuchungen sekundärer Regenerationsphasen am geeignetsten erschienen.

### 3.422 Artenzusammensetzung der Sekundärvegetation

Auf den Flächen mit Sekundärvegetation wurden - in Verbindung mit den anderen Untersuchungen - auch die Spezies und ihre Häufigkeit bestimmt. Zusätzlich zu den erwähnten Flächen (2,5 und 16-jähriger Bestand), die sämtlich gebrannt aber nicht genutzt gewesen waren, wurde noch ein einjähriger Sekundärbestand aufgenommen, der auf der Inventurfläche 1970 nach einem Jahr ohne Brand (Abräumung der Altvegetation) aufgewachsen war. Die Methodik, insbesondere auch die z.T. geringe, z.T. so variable Flächengröße, entspricht sicher nicht den strikten Anforderungen einer pflanzensoziologischen Untersuchung. Es sei deshalb betont, daß die folgenden Ergebnisse mehr als Randbeobachtungen zu werten sind, denen als solche jedoch eine große Bedeutung zukommt.

In Tab. 4 werden für die vier Bestände die Arten mit der größten Abundanz wiedergegeben. Dabei stehen an erster Stelle Guayabo de Pava (*Bellucia grossularioides*) und Tenidor (*Miconia minutiflora*), charakteristische lichtbedürftige Sekundärarten, die zusammen mit Escobillo, Saino und Noro auch im Primärwald an Auflichtungen hochkommen. Der einjährige Bestand zeigt einen relativ geringen Deckungsgrad im Vergleich zu Aufwuchsleistungen, wie sie in einjährigen Brachen in Teilen Westafrikas zu beobachten sind (FÖLSTER, mündliche Mitteilung). Wie die Biomassenangaben später (Abschn. 5) zeigen, scheint dies Defizit schnell kompensiert, sobald die dominanten Arten des Sekundärwaldes fest etabliert sind. Tab. 4 zeigt die zunehmende Abundanz (52-27-45-58 %) der beiden beherrschenden Spezies, aber auch die Tatsache, daß mit zunehmendem Alter neue Arten in den mittleren Verbreitungsbereich vordrängen.

Das gilt z.B. für Anón und Achiote, zwei typische Unterstandsbäume des Primärwaldes, davon erstere die zahlenmäßig stärkste Spezies; das gilt auch für Guamo und Saino, beides häufige Primärwald-Spezies (Mittel-Oberstand), obwohl letztere im BP-Bestand selbst nicht vertreten ist. Deutlich kommt auch heraus, daß einige Primärwaldspezies anfänglich noch vorkommen (meist Stockausschlag), dann aber unterdrückt werden, bzw. erst später wieder erscheinen (Carbonero, Lecheperra, wahrscheinlich Algodoncillo als Hochwald-Spezies, Anón, Achiote als Unterstand-Spezies). Daneben treten natürlich auch weniger klare floristische Differenzierungen auf, so insbesondere in RG mit einem relativ schwachen Tenidor-Anteil, dafür relativ vielen Primärwaldspezies (Lecheperra, Algodoncillo, Coco und Guamo).

Diese Tendenz zur allmählichen Umwandlung des Sekundärbestandes deutet sich in der floristischen Zusammensetzung des Unterwuchses noch klarer an (s. Tab. 5), denn hier dominieren mit

Tab. 4: Relative Abundanz (%) der Spezies in verschiedenen Altersstadien

Baumarten	A l t e r			
	1 j. (200 m <sup>2</sup> )	2. j. (48 m <sup>2</sup> )	5 j. (Ober und Unterstand) 192 m <sup>2</sup>	16 j. Oberstand 508 m <sup>2</sup>
Guayabo de Pava	36	18	39	40
Tenidor	16	9	6	18
	52	27	45	58
Guarumo	5	6	-	-
Noro	3	1	1	5,5
<u>Escobillo</u>	1,5	4	3	-
Sajino	1	1	-	-
<u>Anime</u>	1	-	1	-
<u>Lecheperra</u>	1,5	-	7	1
<u>Carbonero</u>	1	-	-	-
Zurrumbo	-	1	1	-
Huesito	-	4	-	-
Tabaquillo	2,5	1	4	1
Algodoncillo	7	-	6	-
<u>Coco</u>	2	-	8	-
<u>Saino</u>	-	-	-	6,7
<u>Achiote</u>	1	-	-	2
<u>Guamo</u>	3	-	4	8
<u>Anón</u>	1	1	-	6
<u>Sangretoro</u>	1	1	1	-

Primärwaldspezies unterstrichen

Tab. 5: Unterwuchsspezies und ihre relative Abundanz in Primärwald (300 m<sup>2</sup>) und 16-jährigem Sekundärwald (192 m<sup>2</sup>)\*\*

B <sup>r</sup>		B <sup>S</sup>	
* Canabravo	28,0 (1)	<u>Guamo</u>	19,4
<u>Anón</u>	9,3		
<u>Coco blanco</u>	8,5	<u>Mortino</u>	16,3
<u>Sangretoro</u>	7,2	* Polvillo	10,7 (7)
<u>Anime</u>	5,8		
* Culo de Fierro	3,5 (2)	* Fresno (Hobo)	6,2
<u>Escobillo</u>	3,1	<u>Coco</u>	6,1
<u>Guamo</u>	2,7	<u>Guacharaco</u>	4,4
* Sarna	2,6 (5)	* Sarna	3,7
* Huesito	2,6 (3)	<u>Maquengue</u>	2,5
Caimo	2,4	Guayabo Colorado	1,9
<u>Guachoraco</u>	2,2	* Hoja ancha	1,5 (8)
<u>Lecheperra</u>	2,2	* Madre de agua	1,0 (9)
<u>Zapotillo</u>	1,8		
* Malagueto	1,5 (4)		
<u>Guaimaro</u>	1,3		
<u>Tamarindo</u>	1,3		

Typische Primärwaldbäume des Mittel-Oberstandes bzw. des Unterstandes.

- |                              |   |
|------------------------------|---|
| (1) <i>Crudia</i> Sp. (?)    | (7) <i>Tabebuia pentaphylla</i>                   |
| (2) Annonaceae               | (8) <i>Aparisthium Cordatum</i><br>(Juss) Baillon |
| (3) <i>Memora</i> sp.        | (9) <i>Lacistema</i> sp.                          |
| (4) <i>Guatteria</i> sp.     |   |
| (5) <i>Sickingia</i> sp. (?) |   |

\* im Hauptbestand nicht vertreten

\*\* wissenschaftliche Namen s. Anhang B

Guamo, Mortino, Coco und Guacharaco (insgesamt 46,2 %) durchaus typische Primärwaldspezies. Mit dem Aufwuchs von Maquenque (2,5 %) scheint sich auch die Beseitigung des so auffälligen Mangels an Palmen im älteren Sekundärwald anzubahnen.

Der Sekundärwald selbst wird natürlich durch die beiden dominanten Arten geprägt. Sie sind außerordentlich rasch wüchsig. Trägt man die maximalen Höhen und Durchmesser in Abhängigkeit von der Zeit ein (Abb. 5), so ergibt sich ein äußerst rascher exponentieller Anstieg insbesondere der ersteren. Die Folge ist ein dicht geschlossener Bestand mit hoher Stammzahl, einem geschlossenen Kronendach von 10-22 m Höhe und einer flacheren Durchmesserverteilungskurve (Abb. 6) als beim Primärwald, den der Sekundärwald auch an Masse übertrifft (Basisfläche aller Stämme  $> 10$  cm)  $20 \text{ m}^2$  gegenüber  $18 \text{ m}^2/\text{ha}$  in BP.

Die graduelle Umwandlung dieses Bestandes in einen typischen Primärwald wird außer durch die floristische Beobachtung noch durch ein weiteres Phänomen gestützt, nämlich die gleichmäßige Verbreitung von "Hogwallows" in Primär- wie Sekundärvegetation. Es handelt sich um 20-60 cm tiefe Bodenlöcher unregelmäßiger Flächengestalt, welche, wie RICHARDSON (1963) bereits vorschlug, durch ständige Windwurfschädigung hervorgerufen werden. Über die Verknüpfung von Windwurf und Wasserhaushalt wird in Abschnitt 10 mehr gesagt. Die Schädigung betrifft nicht nur den Boden, sondern gleichfalls den Bestand. Hierauf könnte ein Teil der Veränderungen auf dem Weg zur Klimaxvegetation zurückzuführen sein (siehe Diskussion). Ob auch der Palmenanteil als eine Folgeerscheinung anzusehen ist, oder ob es sich um eine typische Primärwaldspezies dieser ökologischen bzw. floristischen Standorte handelt, ist mir unbekannt.

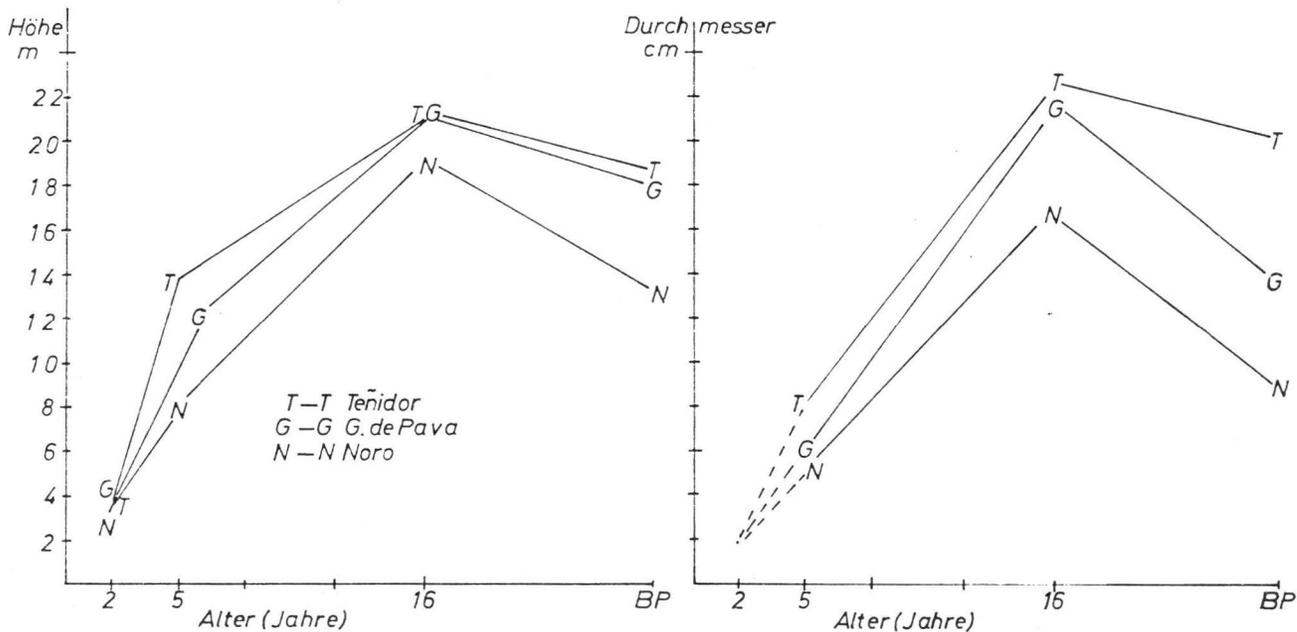


Abb. 5: Altersentwicklung einiger lichtbedürftiger Baumarten

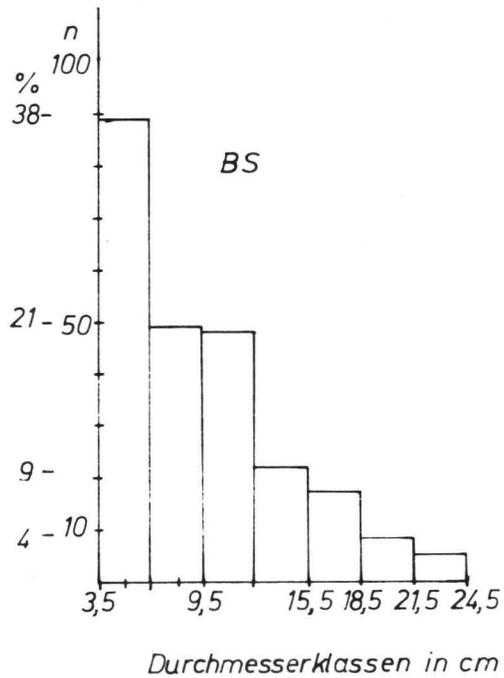


Abb. 6: Durchmesserverteilung des Sekundärwaldes

#### 4. Bestimmung der oberirdischen Biomasse: Methode

##### 4.1 Methodik der Außenaufnahme und der Trockensubstanzbestimmung

##### 4.11 Aufgliederung der Biomasse

Das Pflanzenmaterial wurde in zwei Kategorien, Unterwuchs und Bäume, aufgliedert. Die erste Kategorie umfaßt das Material unter 3,5 cm Durchmesser (gemessen in 1,3 m Höhe), die zweite das über 3,5 cm Durchmesser. Für Stämme wurde ein Grenzdurchmesser von 20 cm gewählt, Material zwischen 3,5 und 20 cm Durchmesser wurde als <sup>1</sup>ste bezeichnet, schwächeres als Zweige.

Die Unterwuchsvegetation wurde in Quadraten aufgenommen und geerntet. Auf das Verfahren im einzelnen wird später hingewiesen werden. Die Biomasse der Bäume wurde mittels repräsentativer Erntebäume erfaßt.

##### 4.12 Auswahl und Zahl der Erntebäume

Die Bestimmung der Biomasse in tropischen Wäldern durch ein Mittelbaumverfahren ist nicht möglich, da das Spektrum von Durchmesserstärken und Spezies zu groß ist. In abgewandelter Form wurde eine solche Methode von mehreren Autoren angewandt, so beispielsweise von GOLLEY et al. (1969) in dem Regenwald von Panamá, von JORDAN (1970) im Tabonuco Lowermontane-Wald von Puerto Rico und von ODUM, H.T. (1970) im El Verde-Regenwald Puerto Ricos. Die aufgenommene Waldfläche wurde in Durchmesserklassen aufgeteilt und von jeder Klasse ein Baum ausgewählt und geerntet. Sämtliche Baumbiomassenwerte wurden mit der für jede Durchmesserklasse vorhandenen Zahl der Stämme multipliziert, um auf die Gesamtbiomasse pro Flächeneinheit zu kommen.

Wir haben diese Methode auf einer Fläche verglichen mit dem von ODUM et al. (1970) angewandten und von uns übernommenen Verfahren, anhand allometrischer Funktionen für jeden Einzelbaum der Inventur die Biomassenberechnung durchzuführen (s.u.). Dabei ergab erstere Methode einen um 25 % geringeren Wert. Auf die Genauigkeit letzterer Methode wird später hingewiesen werden. Außer dem von uns übernommenen indirekten Verfahren gibt es noch die Vollernte des vorhandenen Pflanzmaterials. Diese ist jedoch mühselig und nicht genauer als die indirekte Methode, wie es HOZUMI et al. (1969) im Regenwald Kambodschas bewiesen haben (s. 4.2) und hat wahrscheinlich deshalb keine große Anwendung gefunden. KLINGE (1972) verwendete die direkte Bestimmung der Biomasse im Regenwald nördlich Manaus, Amazonien. Beide Methoden machen die Aufstellung einer Flächeninventur erforderlich. Die zu diesem Zweck auszuwählende Flächengröße ist bislang eine mehr oder minder willkürliche Entscheidung gewesen, die von der Standortkenntnis des Wissenschaftlers abhängig ist. Dieses Problem verdient an dieser Stelle eine kurze Erörterung.

In der Pflanzensoziologie gibt es den Begriff des Minimalareals (CAIN und CASTRO, 1959). Notiert man auf einer zunächst kleinen Fläche die vorkommenden Spezies und vergrößert diese Fläche dann schrittweise, wobei die Anzahl der jeweils hinzukommenden Spezies festgestellt wird, so erhält man eine Kurve, die die Anzahl der Spezies in Abhängigkeit von der Arealgröße angibt. Die Kurven steigen in der Regel rasch an, um dann ab einer gewissen Arealgröße ungefähr horizontal zu verlaufen. Die Arealgröße im Bereich der Kurvenkrümmung im Übergang zum mehr horizontalen Kurvenverlauf wird als Minimalareal bezeichnet. Dieses Prinzip wird meistens bei floristischen

Studien, insbesondere bei der Analyse von Frequenzen verwendet. Im Hinblick auf die Erfassung der Biomasse sind Aufnahmeflächen von 40x50 bzw. 50x50 m ausgewählt worden (OGAWA und KIRA, 1969; HOZUMI, 1969; KLINGE, 1972; diese Arbeit). Erfahrungsgemäß ist diese Flächengröße geeignet, um als repräsentativ für den betreffenden Wald zu gelten. Kürzlich vertraten AUSTIN, ASHTON und GREIG-SMITH (1972) aufgrund eigener Untersuchungen sogar die Meinung, daß schon Flächen von 40x20 m für ökologische Studien in Tropenwäldern repräsentativ sein können.

Das von uns übernommene Verfahren der Individual-Korrelation hat sich in den Tropenwäldern Südostasiens nach Erfahrungen von OGAWA und KIRA (1969), HOZUMI et al. (1969), KIRA und SHIDEI (1967) bewährt. OVERTON und OLSON (1970) benutzten dieselbe Methode für einen Regenwald in Puerto Rico. In der vorliegenden Arbeit lagen Inventuren aller Stämme mit  $> 3,5$  cm DBH aus drei Waldbeständen zugrunde (Beschreibung s. 3.4):

BS - 16-jähriger Guayabo de Pava-Tañidorwald

BP - Primärwald (Typ II)

T II/IV - Vergleichs-Primärwald

In dem Sekundärwald wurde eine Flächengröße von  $1000 \text{ m}^2$  ( $25 \times 40$  m) ausgewählt, wobei nur  $808 \text{ m}^2$  zum Zweck der Inventur aufgenommen wurden; die übrige Fläche von  $192 \text{ m}^2$  diente zur Bestimmung der Unterwuchsvegetation an drei  $8 \times 6$  m großen Parzellen. Zwei Aufnahmeflächen von  $2500 \text{ m}^2$  ( $50 \times 50$  m) und  $2000 \text{ m}^2$  ( $40 \times 50$  m) für den Primärwald und eine  $1800 \text{ m}^2$  ( $30 \times 60$  m) für den Vergleichsbestand wurden inventarisiert.

#### 4.121 Auswahl der Erntebäume im Sekundärwald (BS)

Aufgrund der Inventur wurde eine Frequenzkurve ermittelt, auf der die Durchmesserklassen zentimeterweise aufgeteilt und die Zahl der Bäume aufgetragen wurde (s. Abb. 6 in 3.422). Eine erste Serie von 13 Bäumen wurde über die ganze Durchmesserbreite so ausgewählt, daß sie die Speziesverteilung im Bestand reflektierte, wurde geschlagen und in die obengenannten Komponenten aufgeteilt und gewogen. Es wurden Stichproben für chemische Analysen entnommen. Bei der Auswahl wurden auch die mit Lianen bedeckten Bäume mit berücksichtigt. Eine zweite Serie von 10 Bäumen wurde ein Jahr später (1971) in gleicher Weise ausgewählt und geerntet. Die nachfolgende Tabelle (Tab. 6) faßt die geernteten Bäume zusammen.

#### 4.122 Auswahl der Erntebäume im Primärwald (BP)

Eine Inventur erfolgte 1970 auf einer 50x50 m Fläche (538 Stämme, davon 100 Palmen). Alle inventarisierten Stämme wurden gefällt und ihre Kronenhöhe mit Meterband abgemessen. Diese Inventuraufnahme diente einerseits zur Herstellung einer Bestandeshöhenkurve, welche für die Ermittlung bestimmter Funktionen bei der Erfassung der Baumbiomasse nötig war (s. 4.2), andererseits zur Gewinnung von Informationen über die floristische Zusammensetzung, die Abundanz und die Durchmesserverteilung dominierender Spezies. Gleichzeitig diente die gewonnene Information zur Vorbereitung der Auswahl von Erntebäumen auf einer Nachbarfläche (40x50 m, 489 Stämme, davon 61 Palmen), welche 1971 inventarisiert wurde. Wie im Fall von dem Sekundärwald wurden hier zwei Serien von Erntebäumen (mit und ohne Lianen) benutzt: Eine erste Serie von 13 Bäumen wurde durchmesserklassenweise ausgewählt. Die zweite Serie bestand ebenfalls aus 13 Bäumen, deren Auswahl die Häufigkeitsverteilung der verbreitetsten Spezies widerspiegeln sollte. Insgesamt standen also 26 Erntebäume zur Erfassung der Baumbiomasse zur Verfügung (s. Tab. 7).

Tab. 6: Geerntete Bäume zur Erfassung der Biomasse im Sekundärwald

		Durchmesserklassen (cm)										
		3,5-4,5	4,6-5,5	5,6-6,5	6,6-7,5	7,6-8,5	9,6-10,5	10,6-11,5	12,6-13,5	15,6-16,5	18,6-19,5	22,6-23,5
Spezies*		Coco	Guayabo <sup>o</sup> de	Guayabo <sup>o</sup> de	Guayabo de	Guayabo de	Guayabo de	Tenidor	Tenidor <sup>o</sup>	Tenidor <sup>o</sup>	Tenidor	Tenidor <sup>o</sup>
1970		93(3,8)	Pava 14(4,7)	Pava 15(5,6)	Pava 180 (7,5)	Pava 44(8,5)	Pava 29 (10,5)	(11,1)	(12,6)	(15,6)	(19,3)	100 (23,0)
		Saino 114 (4,1)		Achiote 232 (6,4)								
1971		Guamo 120 (4,5)	Achiote 17(4,8)	Tenidor <sup>o</sup> 191 (5,8)	Achiote 7(6,6)	Noro <sup>o</sup> 80(7,9)	Guamo <sup>o</sup> 189 (10,0)	Noro <sup>o</sup> 182 (12,0)		Guayabo de Pava 122 (12,7)		
			Guayabo de Pava 25(4,7)		Guayabo de Pava 143(6,7)							

\* wissenschaftliche Namen siehe Anhang B

<sup>o</sup> mit Lianen bedeckt

Linke Zahl unter der Spezies: Inventurnummer; rechte Zahl in der Klammer: gemessener Durchmesser (cm)

Tab. 7: Geerntete Bäume zur Erfassung der Biomasse im Primärwald

		Durchmesserklassen (cm)											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	12	14	20
		3,5-6,5	6,5-9,5	9,5-12,5	12,5-15,5	15,5-18,5	18,5-21,5	21,5-24,5	24,5-27,5	27,5-30,5	30,5-36,5	36,5-42,5	42,5-60,5
a	Sangretoro	115(5,0)	Anón 202 (8,0)	Soquete 58(11,3)	Leche- perra 328 (14,0)	Almen- drillo 486 (16,8)	Sangre- toro 309 (20,0)	Sande 226 (22,5)	Esco- billo 29 (25,5)	Esco- billo 426 (28,5)	Rayo 392 (37,1)	Garra- pato 248 (45,0)	Perillo negro 524 (61,3)
b	Yaya fino	181(4,0)	Lecheperra	Coco cristal 128(12,5)		Sangretoro 463(16,2)		Almendrillo 217(21,7)					
	Lecheperra	242(6,5)	Anón	Anime 425(10,0)		Almendrillo 438(17,4)							
	Anón	66(3,8)											
	Mortino	139(4,8)											
	Almendrillo	187(5,8)											
	Garrapato	305(3,8)											

a: Primärserie nach DBH-Klassen

b: Eine zweite stützende Serie aus den häufigsten Spezies

Gleichmäßige Verteilung von Lianen aufgrund der Inventur 1970 vorangesetzt.

Zahlen unter der Spezies: gleiche Bedeutung wie in Tab.6.

#### 4.13 Die Bestimmung des Stammgewichtes großer Erntebäume

Um die Gewichtsbestimmung von Bäumen mit Durchmesser  $> 20$  cm zu vereinfachen, erfolgte eine Berechnung über Volumen und Trockenraumgewicht. Von den neun Erntebäumen wurden je 2 Scheiben vom unteren und oberen Stammteil gewonnen und aus ihnen Quader geschnitten, die in verdünnter Formalinlösung auf Fasersättigung gebracht wurden. Die Bestimmung des Volumens erfolgte in diesem Zustand, da die Raumdichte leichter zu bestimmen ist als die Darrdichte und bei ihrer Bestimmung mit geringerer Streuung zu rechnen ist (TRENDELENBURG, 1955, zitiert von DROSTE, 1969).

Das Volumen der Stämme wurde aus den im Gelände bestimmten Parametern H (Höhe) und DBH nach der Formel

$$(1) \quad V = \frac{\pi \cdot (\text{DBH})^2}{4} \cdot H \cdot f$$

berechnet.

In dieser Formel stellt f einen Korrekturfaktor dar, der in der Holzmeßlehre "Formzahl" genannt wird. Die für diesen Zweck berechnete Formzahl war 0,56 (Standardfehler;  $S_{\bar{x}} = 0,0087$  (1,6 %)) und wurde aus den 17 im Gelände gewogenen Stämmen nach folgender Formel errechnet:

$$\frac{\pi \cdot (\text{DBH})^2}{4} \cdot H \cdot f \cdot D = G$$

Somit ist f:

$$f = \frac{G}{\frac{\pi \cdot (\text{DBH})^2}{4} \cdot H \cdot D}$$

wobei G = Stammgewicht (kg) und D = Raumdichte ist.

Es fehlte für die Bestimmung des Stammgewichtes der großen Erntebäume der Wert D. Hierfür wurde deshalb das Mittel der bestimmten D-Werte für die 9 Holzproben eingesetzt. Der nach der obigen Formel ermittelte Formzahl (f) wurde

als konstanter Faktor bei der Berechnung des Volumens (Formel 1) der 9 nicht gewogenen Stämme benutzt.

Zur Überprüfung dieser Methodik wurden die Stammgewichte der voll gewogenen 17 Erntebäume zugrundegelegt. Mit Hilfe der Regressionsgleichung  $\log y = \log A + B \log x$  wurden die Variablen DBH, H und Ws (Stammgewicht) wie folgt korreliert:

$$\log Ws = \log A + B \log (DBH^2 \cdot H)$$

$$\log Ws = -1,8951 + 1,0836 \log (DBH^2 \cdot H)$$

Die Korrelation zwischen den zwei Variablen war signifikant ( $r = 0,98***$ ). Mit der errechneten Regressionsgleichung wurde das Gewicht der 9 unbekanntenen Stammgewichte bestimmt. Die auf diese Weise gewonnenen Gewichtswerte stimmen gut mit den vorher beschriebenen Werten überein; sie sind in Tab. 8 aufgeführt.

Tab. 8: Stammgewichte nach Regressionsgleichung und Volumenberechnung von nicht voll geernteten Probebäumen (s. Text)

Baum Nr.	Name	DBH cm	Gewicht des Stammes (kg)		bestimmte Trockenraumdichte (g/cm <sup>3</sup> )
			Regressionsgleichung	VxD	
128	Coco cristal	12,50	44,7	61,88	0,75
328	Lecheperra	14,00	79,5	99,37	0,69
309	Sangretoro	20,00	200,0	154,00	0,43
226	Sande	22,50	282,0	256,16	0,50
29	Escobillo	25,50	399,0	329,00	0,50
426	Escobillo	28,50	502,0	426,57	0,48
392	Rayo	37,10	1000,0	862,71	0,55
248	Garrapato	45,00	1590,0	1576,18	0,61
524	Perillo negro	61,30	3170,0	2546,00	0,55

4.14 Die Parzellenernten von Primärwald (BP), Sekundärwald (BS), Jungwuchs 2 (R) und 5 (RG) Jahre alt

Im Primärwald wurde das Material auf drei Parzellen von je  $100 \text{ m}^2$  geerntet, in Komponenten (Blatt, Zweige, Sonstiges) aufgeteilt und gewogen; jeweils zwei Stichproben zur Trockensubstanzbestimmung wurden gewonnen und auch chemisch untersucht. Bei dem Sekundärwald wurde der Unterwuchs in drei  $6 \times 6 \text{ m}$  großen Parzellen geerntet. Im zweijährigen Jungwuchs waren die drei Parzellen  $4 \times 4 \text{ m}$  groß, im 5-jährigen Sekundärwuchs wiederum  $8 \times 8 \text{ m}$ . Hier war die Vegetation bereits so hoch, daß eine Aufteilung in  $>$  und  $< 3,5 \text{ cm DBH}$  erfolgen mußte; im übrigen wurden aber die Parzellen noch voll geerntet.

Die Auswahl der oben erwähnten Flächengrößen basierte auf der Standortkenntnis und auf den spärlichen Hinweisen in der Literatur. Einige Beispiele seien erwähnt: OGAWA et al. (1965) in Thailand nahmen den Unterwuchs in vier Parzellen je  $100 \text{ m}^2$  auf und fanden große Variationen zwischen den Biomassewerten, insbesondere in der Stammkomponente. HOZUMI et al. (1969) in Kambodscha sammelten die Unterwuchsvegetation ( $< 4,5 \text{ cm DBH}$ ) auf 15 Quadraten ( $2 \text{ m}^2$ ) und auf 20 Quadraten ( $1 \text{ m}^2$ ) systematisch entlang einer gezogenen Linie. Hier wurden ebenfalls große Streuungen zwischen den Parzellenwerten festgestellt. So wurde z.B. berechnet, daß die Zahl der Quadrate auf 300 erhöht werden müßte, um ein sicheres Ergebnis zu bekommen. Ähnliche Überlegungen wurden in dieser Arbeit gemacht. Für die Biomasse des Unterwuchses im Primärwald wurde beispielsweise eine Standardabweichung innerhalb der drei aufgenommenen Parzellen von  $16,8 \%$  berechnet. Um diese Variation auf z.B.  $5 \%$  zu reduzieren, müßten 22 Quadrate aufgenommen werden,

das wären also 2200 m<sup>2</sup>, d.h. die gesamte Fläche. Noch größer war die Standardabweichung im Sekundärwald. Diese betrug 63 %. Um auf 10 % zu kommen, wären in diesem Fall 80 Quadrate nötig gewesen. Einige Autoren (KLINGE, 1972; EWEL, 1971) haben statt mehreren kleinen Quadraten eine einzige "repräsentative" Fläche (meist 40x50 m bzw. 50x50 m) voll geerntet. GREIG-SMITH (1964) kommt, nach eingehender Studie über die Aufnahmemethoden der Vegetation, zu dem Ergebnis, daß bei einer sehr großen Zahl von Parzellen die Gefahr besteht, leicht in einen anderen "Standort" zu geraten. CAIN und CASTRO (1959) empfehlen, Parzellen unterschiedlicher Größe auszuwählen, um einen Vergleich zwischen den Ergebnissen machen zu können. Die zwei erwähnten Autoren sind sich darin einig, daß Zahl und Größe der Parzellen vor allem vom Zweck der Untersuchung und somit von der geforderten Genauigkeit, aber auch vom gewünschten oder möglichen Aufwand sowie der Erfahrung abhängt. In vorliegender Arbeit ist man von der Überlegung ausgegangen, daß eine große Flächenstreuung der Unterwuchsvegetation bestandestypisch ist, daß andererseits die Parzellengröße eine - zugegebenerweise willkürliche - Beziehung zur Pflanzengröße aufweisen sollte und zugleich größere Parzellen einfacher zu ernten sind. So wurden durchweg drei Parzellen geerntet.

#### 4.15 Trockensubstanzbestimmung

Von dem geernteten Pflanzenmaterial wurden Stichproben gewonnen, um das Frischgewicht in Trockenmasse überführen zu können. Das Trockengewicht dieser Stichproben wurde vorwiegend in Capote (Untersuchungsort) z.T. auch in Bogotá im Trockenschrank bei 105<sup>o</sup> bestimmt. Im Falle der Erntebäume wurde je Baumteil und Baum eine Probe genommen

(26 im Primärwald, 23 im Sekundärwald). Bei der Unterwuchsvegetation waren es zwei Parallelproben je Pflanzenteil und Erntefläche. Tab. 9 zeigt die Standardabweichung der Trockenmassenwerte der verschiedenen Vegetationsproben. Daraus ist ersichtlich, daß zwischen gleichen Pflanzenteilen, selbst bei Parallelproben, mit einer nicht zu kleinen Streuung zu rechnen ist. Bei Bäumen schwankt die Standardabweichung zwischen 2,7 % und 10,8 %, bei Unterwuchs zwischen 1,7 % und 14 %.

Die Größe der Streuung dürfte nicht unwesentlich mitbedingt sein durch die Schwierigkeit, eine Zufalls-Stichprobe zu nehmen, z.B. aus einem großen Haufen von Zweigen unterschiedlicher Dicken und Spezies.

Tab. 9: Genauigkeit der Trockenmassenbestimmung nach Feuchtigkeitsprozenten

Bestand	Statistische Parameter				
	Zahl der Proben	Mittelwert $\bar{x}$	S	$\bar{Sx}$	CV %
BP 1971					
Erntebäume					
Blätter	26	42.17	4.31	.845	10.22
Zweige	26	51.66	4.08	.80	7.89
Stamm	17	58.60	3.33	.81	5.68
BS					
Erntebäume					
Blätter	23	43.77	4.19	.872	9.57
Zweige	23	52.22	5.63	1.173	10.77
Stamm	23	62.73	6.22	1.304	9.97
BP					
Unterwuchs					
Blätter	3	43.19	.855	.494	1.97
Zweige	3	51.60	1.40	.808	2.71
BS					
Unterwuchs					
Blätter	3	37.03	2.40	1.386	6.48
Zweige	3	53.93	2.15	1.241	3.98
R					
Unterwuchs					
Gras	3	46.99	2.98	1.721	6.34
Blätter	3	38.64	3.07	1.773	7.95
Zweige	3	42.52	1.77	1.022	4.16
RG					
Unterwuchs ( < 3.5 cm $\emptyset$ )					
Platanillo	3	30.28	4.32	2.494	14
Blätter	3	32.22	2.98	1.721	9.25
Zweige	3	39.69	4.53	2.615	11.40
( > 3.5 cm $\emptyset$ )					
Blätter	3	39.54	.687	.397	1.74
Zweige	3	45.14	6.18	3.568	13.69
Stamm	3	55.24	2.38	1.374	4.30

#### 4.2 Mathematische Behandlung der Baumbiomasse

Der eingeschlagene Weg zur Bestimmung der Biomasse macht erforderlich, daß zwischen den Massen verschiedener Baumteile anhand leicht meßbarer Daten, Korrelationen aufgestellt werden. OGAWA et al. (1965), KIRA und SHIDEI (1967), HOZUMI et al. (1969), ODUM (1970), KITTREDGE (1944) und andere Autoren haben außer Beziehungen zwischen DBH und Höhe (H) weitere Korrelationen wie beispielsweise Stammgewicht (WS) -  $(DBH^2) \cdot H$ , Blattmasse (WL) - Stammmasse (WS), Zweigegewicht ( $^wZ$ ) -  $(DBH^2) \cdot H$  aufgestellt und in den Wäldern Thailands, Kambodschas, Puerto Ricos und USA erprobt. Im folgenden wird der Weg zur Herstellung solcher Beziehungen für die in vorliegender Arbeit errechnete Biomasse beschrieben:

Mehrere Funktionen zur Ermittlung von Beziehungen zwischen dem Durchmesser und der Höhe eines Baumes wurden ohne Erfolg probiert. Die Parabel 2. Grades  $Y = AX^2 + BX + C$  schien geeignet zu sein. Zu diesem Zweck wurde ein fertiges Computerprogramm benutzt. Bald stellte sich heraus, daß nur ein Teil der zugrundegelegten Kurve, nämlich der linke Zweig, nutzbar gemacht werden könnte. Für größere DBH-Werte waren immer kleinere Höhen abzulesen. Das liegt an der Eigenschaft der Parabelfunktion, die keinen asymptotischen Wert erreicht (s. z.B. Abb. 7). Darüberhinaus wurde eine Polynomfunktion zur Hilfe genommen. Ein fertiges Computerprogramm des Darmstädter Rechenzentrums wurde für denselben Zweck erprobt. Die beste Anpassung zu den im Gelände gemessenen Werten erreichte ein Polynom 4. Grades  $Y = AX^4 + BX^3 - CX^2 + DX - C$ . Auch diese Funktion war nicht voll befriedigend, da sie wegen ihrer Wendepunkte (Maxima und Minima) (s. Abb. 8) nicht erwartungstreu

ist. OGAWA et al. (1965) haben für die Wälder Thailands in Südostasien das Problem eingehend untersucht. Sie legten hauptsächlich zwei allgemeine Gleichungen zugrunde: Eine allometrische Funktion und die "reciprocal equation". Die allometrische Funktion stellt die Beziehung zwischen den Mengen zweier verschiedener Teile eines Organismus, X und Y, wie folgt dar:  $Y = A \cdot X^B$  wobei: B = Proportionalität, auch allometrische Konstante genannt.

A = Integrationskonstante, gegeben bei dem Wert von Y, wenn X = 1.

Die mathematische Erklärung der allometrischen Funktion liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit (Näheres darüber s. OGAWA et al., 1965).

Die Allometrie zwischen zwei Größen läßt sich in Form einer Regressionsgleichung formulieren, wenn man obige Formel logarithmiert (s. auch SATOO, 1970; MADGWICK, 1970; KIRA und SHIDEI, 1967). So kann man die einfache Allometrie wie folgt ausdrücken:

$$\log Y = \log A + B \log X$$

Die zweite Funktion (reciprocal equation) stellt eine Hyperbel dar; deren Gleichung ist:

$$\frac{1}{Y} = \frac{A}{X} + B$$

In dieser Gleichung repräsentiert der Kehrwert  $1/B$  der Konstanten B den Punkt, von dem die Kurve parallel zur Achse X verläuft, d.h. der Punkt, wo die Variable Y ihren maximalen Wert erreicht, unabhängig von der weiteren Zunahme des X-Wertes. In diesem Fall ist Y die Höhe eines Baumes und X der Durchmesser in Brusthöhe (1,3 m). Da diese Funktion sich dem Maximum von Y asymptotisch nähert, entspricht sie gut dem Wachstumsgesetz.

Abb. 9 und 10 stellen die Beziehung Höhe-Durchmesser für den Primär- bzw. Sekundärwald dar.

In Anlehnung an die von OGAWA et al. (1965), KIRA et al. (1967), KIRA und SHIDEI (1967) und SATOO (1970) durchgeführten Untersuchungen wurden die zwei vorher erwähnten Funktionen zur Herstellung von Beziehungen zwischen den bereits genannten Parametern der Erntebäume zugrundegelegt. Tab. 10 stellt diese Beziehung dar.

Tab. 10: Beziehungen zwischen den Parametern der Erntebäume

Korrelierte Parameter*	Allometrische Funktion	R <sup>2</sup>	Hyperbolische Funktion
<u>Primärwald (BP)</u>			
DBH-H			$\frac{1}{H} = \frac{0,51233}{DBH} + 0,0286$
WL-WS			$1/WL = 14,282/WS + 0,0277$
WS-DBH <sup>2</sup> .H	WS=0,0177(DBH <sup>2</sup> .H) <sup>1,036</sup>	.982	
WÄ-DBH <sup>2</sup> .H	WÄ=0,00278(DBH <sup>2</sup> .H) <sup>1,059</sup>	.986	
WZ-DBH <sup>2</sup> .H	WZ=0,06053(DBH <sup>2</sup> .H) <sup>.646</sup>	.839	
WTC-DBH <sup>2</sup> .H	WTC=0,0308(DBH <sup>2</sup> .H) <sup>.995</sup>	.984	
<u>Sekundärwald (BS)</u>			
DBH-H			$\frac{1}{H} = \frac{0,3361}{DBH} + 0,0322$
WL-WTC			$\frac{1}{WL} = \frac{36,798}{WTC} + 0,0189$
WS-DBH <sup>2</sup> .H	WS=0,0114(DBH <sup>2</sup> .H) <sup>1,135</sup>	.956	
WZ-DBH <sup>2</sup> .H	WZ=0,0240(DBH <sup>2</sup> .H) <sup>.737</sup>	.591	
WTC-DBH <sup>2</sup> .H	WTC=0,02544(DBH <sup>2</sup> .H) <sup>1,0452</sup>	.978	

\* DBH: Durchmesser in Brusthöhe (cm)

H: Gesamthöhe (m)

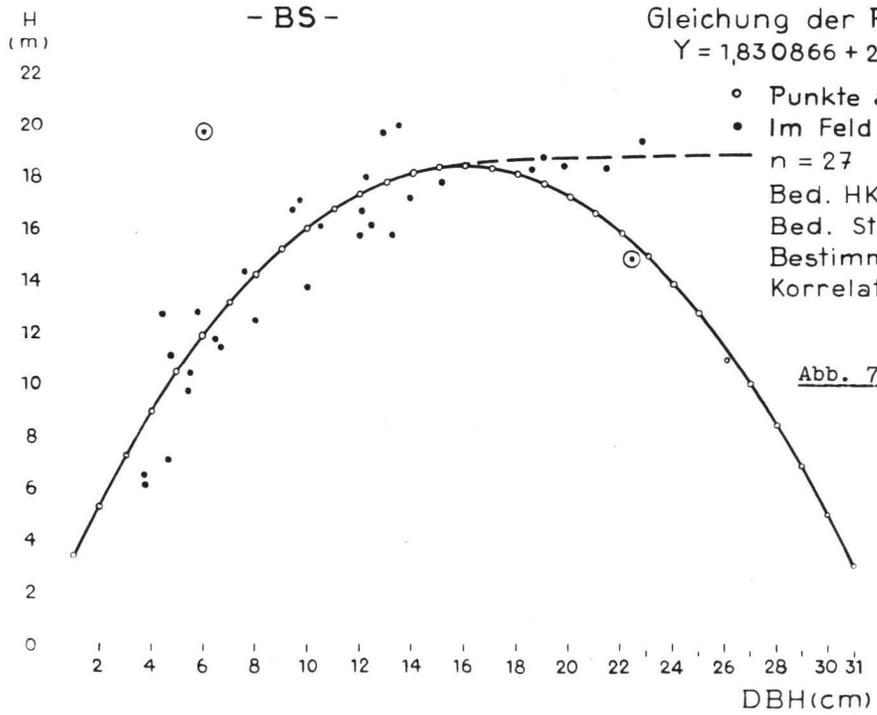
WL: Trockene Blattmasse (kg)

WS: Trockene Stammmasse (kg)

WÄ: Trockene Astmasse (kg)

WZ: Trockene Zweigmasse (kg)

WTC: WZ + WS + WÄ



Gleichung der Parabel zweiten Grades  
 $Y = 1,830866 + 2,105739 X - .06628591 X^2$

- Punkte aus der Gleichung
  - Im Feld gemessene Werte
- n = 27  
 Bed. HK - Streuung : 5.5137  
 Bed. Standardabw : 2.35 m  
 Bestimmtheitsmass : .6765  
 Korrelationskoeff : .8225

Abb. 7: Beziehung Höhe-Durchmesser  
 im Sekundärwald

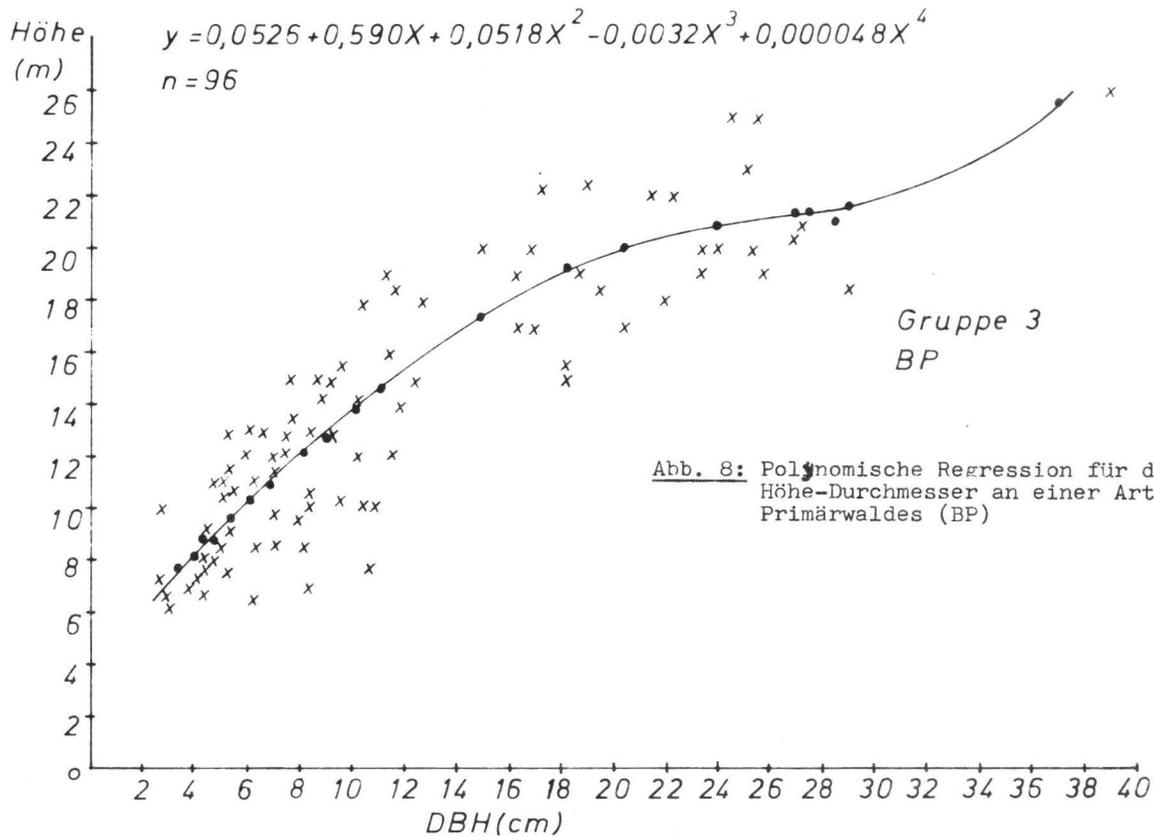


Abb. 8: Polynomische Regression für die Beziehung Höhe-Durchmesser an einer Artengruppe des Primärwaldes (BP)

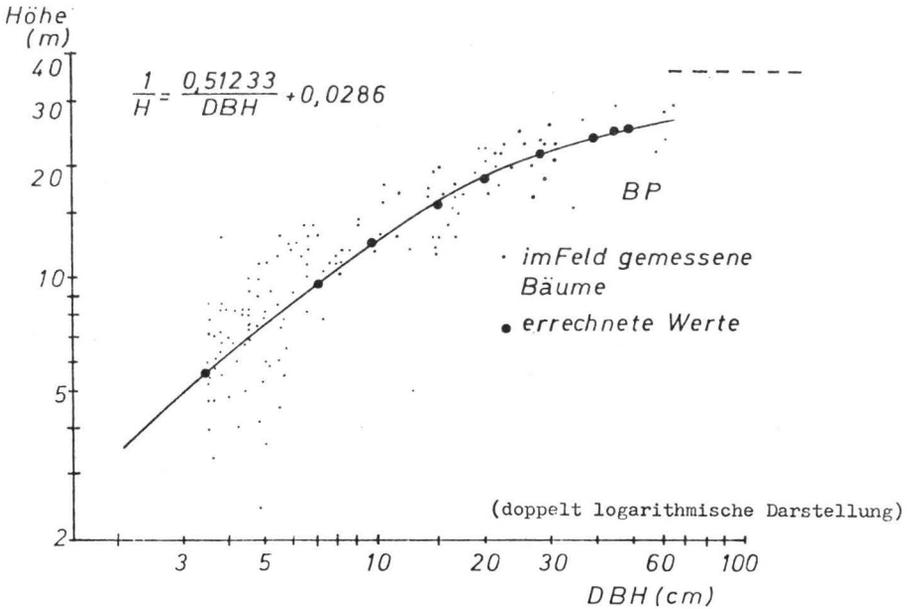


Abb. 9: Hyperbolische Beziehung zwischen Höhe und Durchmesser im Primärwald

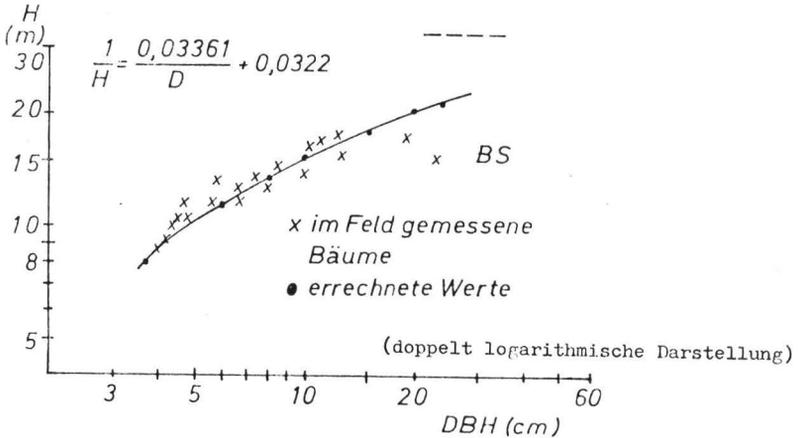
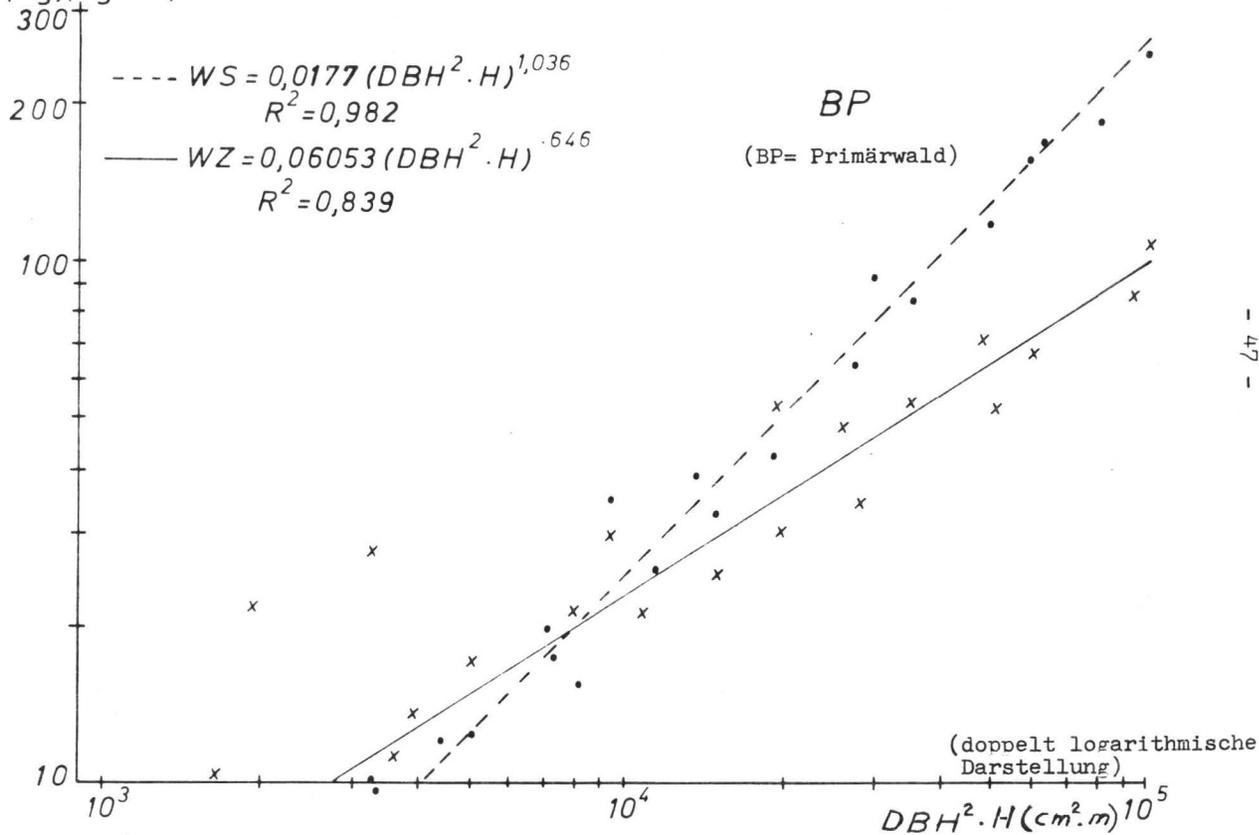


Abb. 10: Hyperbolische Beziehung zwischen Höhe und Durchmesser im Sekundärwald

WZ, WS  
(kg)(kg\*10)  
300

Abb. 11: Einfache Allometrie zwischen WS bzw. WZ und  $DBH^2 \cdot H$



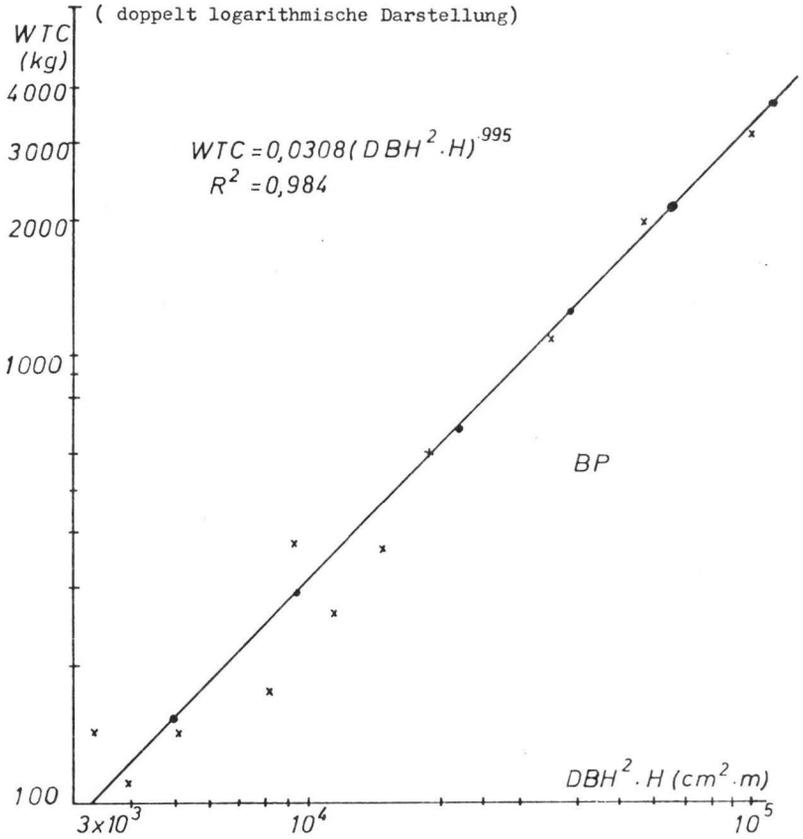
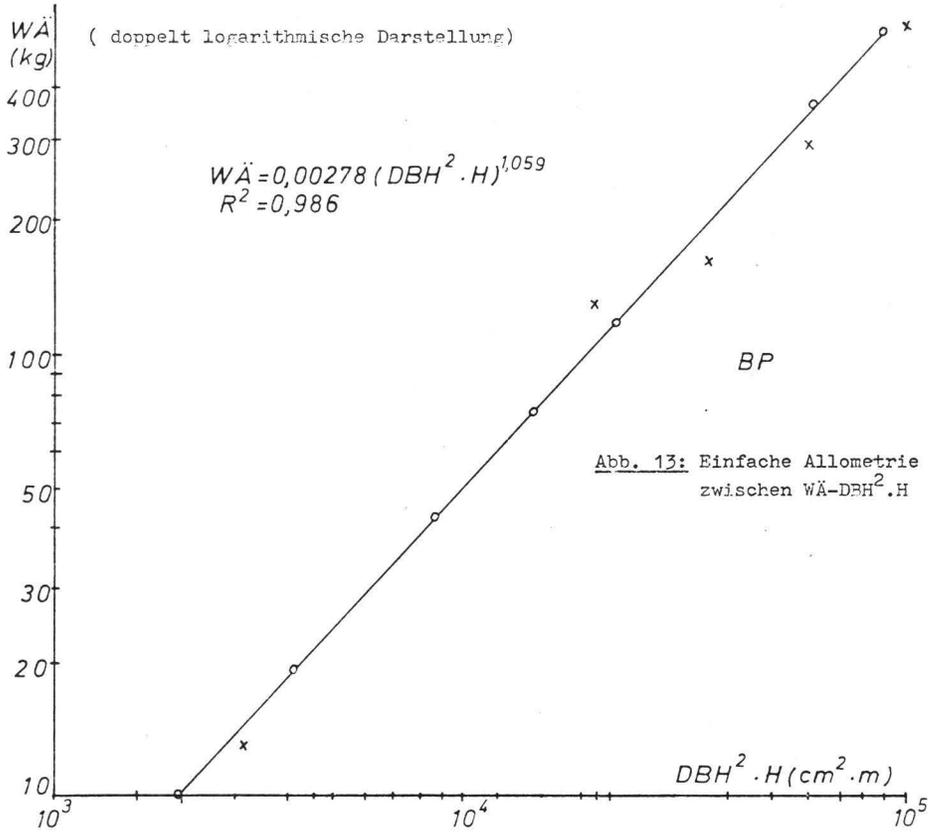
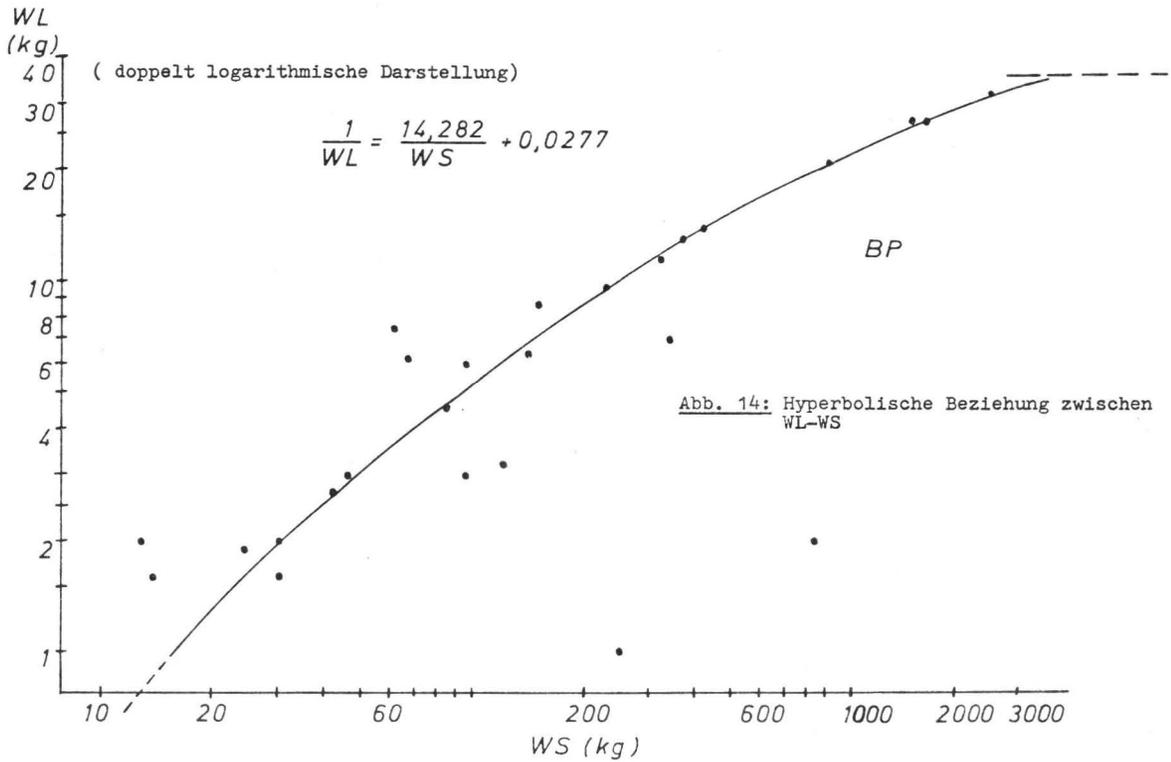


Abb. 12: Einfache Allometrie zwischen WTC- $DBH^2 \cdot H$





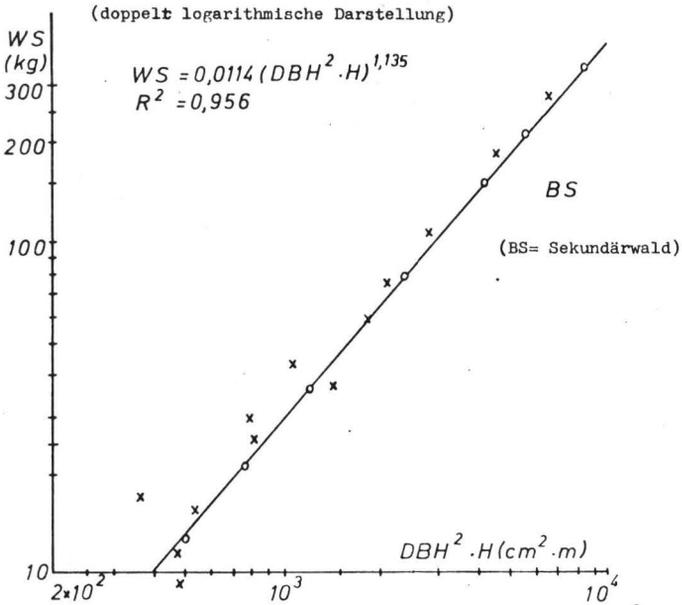


Abb. 15: Einfache Allometrie zwischen WS-DBH<sup>2</sup>·H

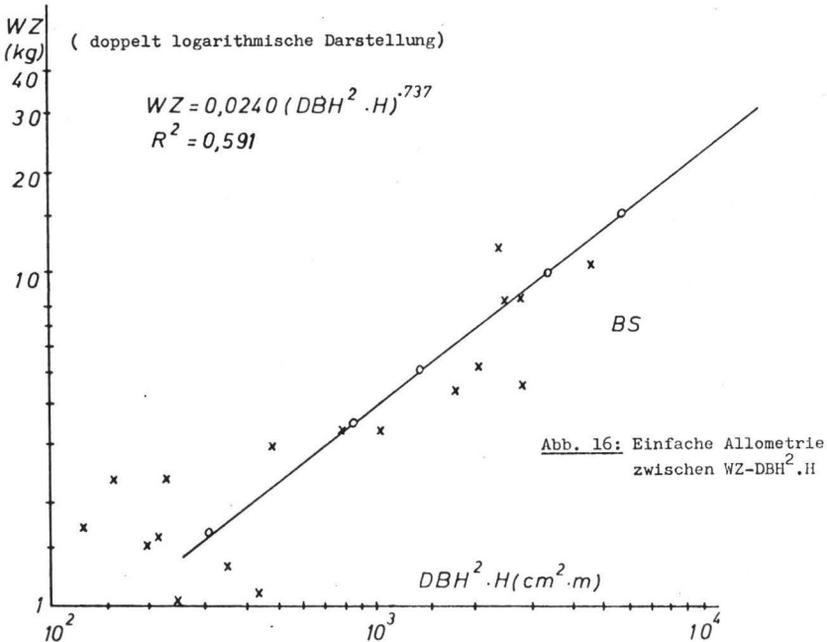
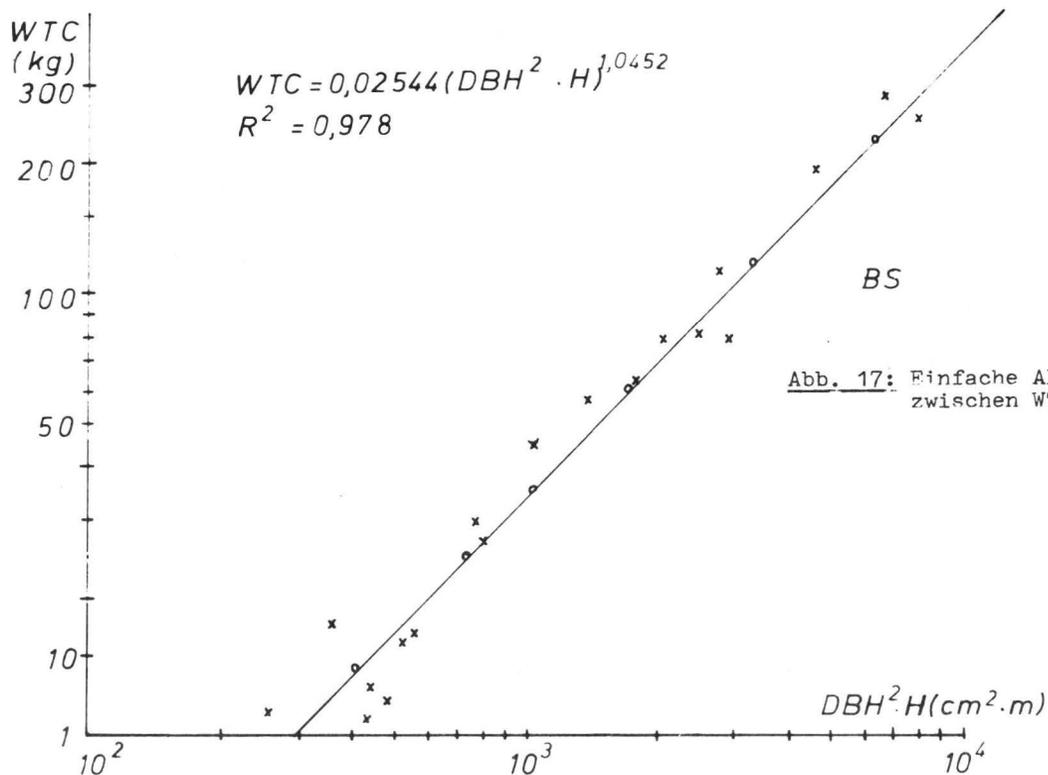


Abb. 16: Einfache Allometrie zwischen WZ-DBH<sup>2</sup>·H

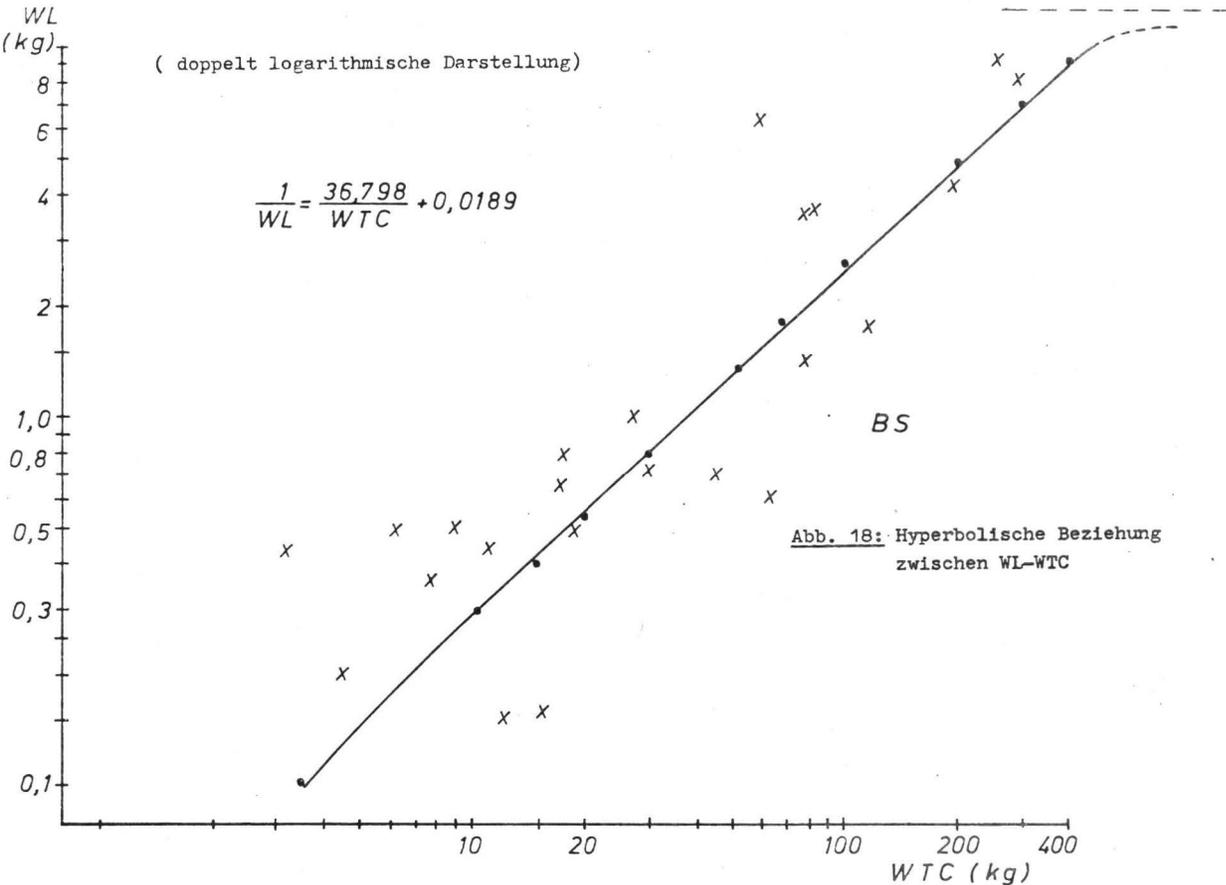
( doppelt logarithmische Darstellung )



WL  
(kg)

(doppelt logarithmische Darstellung)

$$\frac{1}{WL} = \frac{36,798}{WTC} + 0,0189$$



Die in Tab. 10 ausgedrückten allometrischen wie hyperbolischen Funktionen sind in den Abb. 11-18 dargestellt. Aus diesen Kurven ist ersichtlich, daß gute Beziehungen zwischen den Komponenten WS, WÄ und WTC zu  $DBH^2 \cdot H$  bestehen (s.  $R^2$  auf Tab. 10). Nicht so gut dagegen waren die Beziehungen  $WZ-DBH^2 \cdot H$ , insbesondere im Sekundärwald, wie in der Abb. 16 zu beobachten ist ( $R^2 = 0,591$ ). Dies würde bedeuten nach dem Bestimmtheitsmaß  $R^2$ , daß nur 59,1 % der Variation der abhängigen Variable (WZ) durch die Regression erfaßt werden kann, der Rest muß auf andere Faktoren (z.B. Spezies, Standort, Konkurrenz) zurückgeführt werden. Nach SATOO (1970) wird die Zweigmasse von dem Bestockungsgrad ("density") des Bestandes stark beeinflußt. Sonst waren die  $R^2$ -Koeffizienten befriedigend, so daß mit den oben genannten Beziehungen gearbeitet werden konnte. Die Blattmasse (WL) konnte nicht mit  $DBH^2 \cdot H$  korreliert werden. OGAWA et al. (1965) probierten erfolglos Korrelationen zwischen der Blattmasse und dem Durchmesser (DBH) bzw.  $DBH^2 \cdot H$ . Dagegen ist ihnen gelungen, eine gute Beziehung zwischen der Trockenblattmasse pro Baum (WL) und der Trockenmasse anderer Baumorgane zu finden. Diese Beziehung in einem doppelt logarithmischen Koordinatensystem im Gegensatz zu der gewöhnlichen allometrischen Regression ist nicht linear, sondern plateauförmig, wie die Abb. 14 und 18 zeigen. Diese Beziehung kann nach OGAWA et al. (1965) in Form einer Hyperbel Ausdruck finden. In vorliegender Arbeit wurde für die Korrelationen WL-WS im Primärwald, WL-WTC im Sekundärwald, eine hyperbolische Funktion verwendet (s. Tab. 10). Die Gleichungen für die Beziehungen WL-WS und WL-WTC zeigen, daß die Blattmasse eines Baumes einen maximalen Wert erreicht (asymptotischer Wert), der trotz weiteren Baumwachstums nicht überschritten werden kann. Im Primärwald ist dieser Wert 36,10 (1/0,0277)

(s. Gleichung in Tab. 10 sowie Abb. 14). Der Versuch, die Blattmasse aufgrund der WL-DBH oder  $WL-DBH^{2,H}$  Regressionen zu schätzen, führte zu großen Überschätzungen besonders bei Bäumen mit einem Durchmesser über 40 cm. So bekamen z.B. SATOO et al., 1955-59; NOMOTO, 1964; KIMURA, 1963; u.a. (zitiert von OGAWA et al., 1965) Werte über 100 kg pro Baum. Erfahrungen haben aber gezeigt, daß so große Werte nicht erreicht werden, es sei denn, der Baum ist isoliert aufgewachsen.

Die Auswahl des kombinierten Parameters  $DBH^{2,H}$  für Korrelationen mit Stammgewicht (WS), Zweiggewicht (WZ) und nicht assimilierender Komponente ( $WTC = WZ + WÄ + WS$ ) war, wie im Fall der Blattmasse, nicht zufällig oder etwa willkürlich. Er stützte sich auf frühere Arbeiten (OGAWA et al., 1965; KIRA und SHIDEI, 1967). Hier wurde auch bewiesen, daß z.B. die Beziehung WS-DBH in Form einer Regressionsgleichung höhere Werte für WS aufwies als die Regressionskurve  $WS-DBH^{2,H}$ . Das kann zu einer Überschätzung führen. Die Beziehung Astmasse  $WÄ-DBH^{2,H}$  wurde dagegen mehr oder minder willkürlich ausgewählt, da in der Literatur über diese Baumkomponente keine Angaben gefunden wurden. Die Korrelation erwies sich anhand von nur fünf Erntebäumen unerwartet als die beste (s.  $R^2$  Tab. 10).

Die in vorliegender Arbeit angewandten Gleichungen haben sich sowohl in den Tropen (OGAWA et al., 1965; ODUM, 1970; HOZUMI et al., 1969; KIRA und OGAWA, 1969; KIRA und SHIDEI, 1967) als auch in den gemäßigten Zonen (OGAWA et al., 1965; KIRA und SHIDEI, 1967 u.a.) bewährt. Erwähnenswert ist, daß die Gleichungen der beiden Standorte BP und BS für dieselbe Beziehung sehr ähnlich sind

(s. Abb. 11, 12, 13, 15, 16 und 17). Diese Ähnlichkeit, vor allem der  $WS-DBH^2.H$  Regressionsgleichung, nicht nur zwischen benachbarten Standorten, sondern auch zwischen weit entfernten, völlig verschiedenen Waldbeständen, stellten KIRA und SHIDEI (1967) fest. Sie erhielten in einem tropischen Regenwald in Thailand mit 50 Spezies dieselbe Regressionsgleichung  $WS-DBH^2.H$  wie in einem Immergrünen Wald im Norden von Kyûsyû (Japan) mit 6 Spezies. Diese Tatsache dürfte große praktische Bedeutung haben. Einige Gleichungen dieser Arbeit sind denen von OGAWA et al. (1965) für die Wälder Thailands gefundenen ähnlich. Die nachfolgenden Beispiele bestätigen die Feststellungen von KIRA und SHIDEI (1967).

OGAWA et al. (1965), Bestand 4, tropischer Regenwald  
Thailand

$$WS = 0,0396 (DBH^2.H) \cdot 9326$$

$$\frac{1}{WL} = \frac{13,75}{WS} + 0,025$$

$$WTC = 0,0430 (DBH^2.H) \cdot 950$$

$$\frac{1}{H} = \frac{0,543}{DBH} + 0,0217$$

Diese Arbeit (1973), Primärwald, tropischer Regenwald  
Kolumbien

$$WS = 0,0177 (DBH^2.H) \cdot 1,036$$

$$\frac{1}{WL} = \frac{14,282}{WS} + 0,0277$$

$$WTC = 0,0308 (DBH^2.H) \cdot 995$$

$$\frac{1}{H} = \frac{0,51233}{DBH} + 0,0286$$

#### 4.21 Die Genauigkeit der errechneten Baumbiomasse

Wie schon erwähnt, wurden für die Erfassung der Biomasse 26 Bäume im Primärwald, 23 im Sekundärwald als repräsentativ angenommen, ausgewählt und geerntet. Da aus der Literatur nicht bekannt ist, wieviele Bäume zum Zweck der Erfassung einer für den betreffenden Waldstandort repräsentativen Biomasse geerntet werden sollten, (OGAWA et al., 1965, ernteten 74 in Thailand; HOZUMI et al., 1967, 130 in Kambodscha; OVINGTON und OLSON, 1970, 100 in Puerto Rico), wurde für den Primärwald die gesamte Baumbiomasse pro ha mit der Hälfte (13 Bäume) der ausgewählten Bäume berechnet. Das Ergebnis ergab einen Unterschied von 5 t Trockenmasse pro ha gegenüber dem ursprünglichen Wert (26 Individuen: 167,5 t/ha; 13 Individuen: 162,5 t/ha). Einen derartigen Unterschied (3 %) kann man vernachlässigen.

Folgende Gleichungen ergaben sich bei der Berechnung mit reduzierter Erntebaumzahl:

$$\begin{aligned} WS &= 0,02128 \text{ (DBH}^2 \cdot \text{H)}^{1,014} & R^2 &= 0,988 \\ WZ &= 0,04008 \text{ (DEH}^2 \cdot \text{H)}^{0,676} & R^2 &= 0,814 \\ WA &= 0,00278 \text{ (DBH}^2 \cdot \text{H)}^{1,059} & R^2 &= 0,986 \\ \frac{1}{WL} &= \frac{20,027}{WS} + 0,0269 \end{aligned}$$

Der geringe Unterschied zwischen den oben genannten Biomassenwerten spricht für die Zuverlässigkeit der in dieser Arbeit verwendeten Methode gegenüber aufwendigeren, wie z.B. der vollen Ernte aller Individuen einer Fläche oder anderen wie die der Durchmesser-Verteilung der Bäume (s.4.1), wie OGAWA et al. (1965) in Khao chong Regenwald Südthailands bewiesen haben. Sie berechneten die Baumbiomasse in einer Parzelle 10x40 m direkt (volle Ernte; 72 Erntebäume) und indirekt anhand von den erwähnten Regressionen. Der Unterschied war kleiner als 5 %. Er wurde von den Autoren als belanglos betrachtet.

#### 4.22 Die Biomasse der nicht normal geformten und der toten stehenden Bäume

Im Primärwaldbestand, der 1970 aufgenommen wurde (Aufnahmefläche 1/4 ha), wurden 45 (von den insgesamt 538) mangelhaft geformten bzw. tote stehende Bäume gezählt und gemessen. Als ihre Biomasse wurde willkürlich 50 % der im Normalverfahren errechneten angesetzt.

#### 4.3 Berechnung der Palmen-Biomasse

In dem Untersuchungsgebiet kommen prinzipiell zwei Arten von Palmen vor, *Jessenia polycarpa* (Mil pesos) und *Oenocarpus* sp (Maquenque). Die Biomasse der beiden oben genannten Palmenarten betrug 7,5 % der gesamten oberirdischen Biomasse und wurde wie folgt erfaßt:

##### Maquenque

Zehn Individuen (Inventur 1971) wurden in gleicher Weise wie die Bäume geerntet, ihre Komponenten (Blatt, Stamm) gewogen und Stichproben zur Analyse gewonnen. Die Höhe der Erntepalmen wurde nicht gemessen. Um diesen Parameter zu erfahren, wurde eine Korrelation Höhe-Durchmesser mit Hilfe von 34 1970 voll gemessenen Palmen aufgestellt. Der Korrelationskoeffizient war signifikant mit 95 % Wahrscheinlichkeit. Auf der Regressionsgeraden  $H = -1,5362 + 1,3106 (DBH)$  (Abb. 19) wurden die Höhen der Erntepalmen direkt abgelesen. Zur Berechnung der Blatt- bzw. Stammmasse wurden Beziehungen von dem Blatt- und von dem Stammgewicht zu den oben erwähnten Parametern aufgestellt. Auf diese Weise ergaben sich folgende Gleichungen:

$$\begin{aligned} \text{WL} &= 0,03793 (\text{DBH}^2 \cdot \text{H}) \cdot 712 & R^2 &= 0,828 \\ \text{WS} &= 0,0101 (\text{DBH}^2 \cdot \text{H})^{1,136} & R^2 &= 0,721 \end{aligned}$$

### MIL PESOS

7 Exemplare wurden geerntet (bei bekannter Höhe). Mit Hilfe der in der Inventur 1970 gemessenen 57 Palmen, wurde versucht, eine Korrelation zwischen der Höhe und dem Durchmesser aufzustellen. Wie Abb. 20 zeigt, war diese Beziehung so gering, daß die Höhe der 1971 inventarisierten Palmen nicht erfaßt werden konnte. Da diese Parameter jedoch für die Bezugsgröße ( $\text{DBH}^2 \cdot \text{H}$ ) gebraucht wird, müßten die 1970 gemessenen Palmen für die Berechnung der Biomasse zugrundegelegt werden. Ihre Biomasse wurde mit dem Faktor  $32/57$  ( $0,56$ ) multipliziert, um auf die Biomasse der 32 Palmen von 1971 zu kommen (bezogen auf eine gleiche Aufnahmefläche wie in 1970).

Die Blatt- und Stammasse wurde aus Regressionsgleichungen berechnet. Diese lassen sich folgendermaßen ausdrücken:

$$\begin{aligned} \text{WL} &= 0,0703 (\text{DBH}^2 \cdot \text{H}) \cdot 704 & R^2 &= 0,901 \\ \text{WS} &= 1,262 \times 10^{-6} (\text{DBH}^2 \cdot \text{H})^{2,149} & R^2 &= 0,978 \end{aligned}$$

Die Palme Mil pesos hat, im Gegensatz zu der Maquenque, einen Mantel aus älteren Blattansätzen. Er läßt sich leicht von dem eigentlichen Stamm entfernen. Der Durchmesser an diesen Palmen wurde ohne den Mantel gemessen.

Mit dieser Komponente (M von "Mantel") wurde auch versucht, eine Beziehung zwischen ihrem Gewicht (WM) und  $\text{DBH}^2 \cdot \text{H}$  zu finden. Sie ist exponentiell und kann so ausgedrückt werden:

$$\text{WM} = 0,0381 (\text{DBH}^2 \cdot \text{H}) \cdot 722 \quad R^2 = 0,978$$

#### Falmen ohne Stamm

Das Vorkommen in mehr oder minder hoher Abundanz von stammlosen Falmen war in dem Primärwald sehr auffallend. Zehn von den 105 auf 1/4 ha Aufnahme­fläche vorhandenen Falmen wurden geerntet. Zur Bestimmung ihrer Biomasse wurde das Durchschnittsgewicht der geernteten Individuen mit ihrer Gesamtzahl multipliziert.

#### 4.4 Der Standort Weide

Um die jährliche Grasproduktion einer natürlichen Weide zu messen, wurde eine Parzelle von 2500 m<sup>2</sup> Fläche ausgewählt und eingezäunt. Über die Entstehung von Weiden in der Region wurde bereits berichtet. Der Standort Weide liegt auf mit den Primär- und Sekundärbeständen vergleichbaren Böden (s. 3.3).

Die ausgewählte Weide bestand bereits 16 Jahre nach Abholzung des ursprünglichen Waldes (altersgleich mit BS). Die autochthonen Gräser, mit denen die Weide bedeckt ist, sind hauptsächlich *Pasto Puntero* (*Hyparrhenia rufa*), *Guinea India* (*Panicum maximum*), *Rabo de Zorro* (*Andropogon Bicornis*) und *Trebol* (*Paspalum* sp). Die Fläche wurde im April 1969 eingezäunt. Im Laufe dieses Jahres erfolgten Ernten in unregelmäßigen Abständen nur über 180 Tage, jeweils auf 1 m<sup>2</sup> großen Flächen. Nach Ablauf des Jahres wurde die ganze Parzelle frei geschnitten, bei gleichzeitiger Beerntung vorher nicht berührter Parzellenbereiche. Letzterer Wert erscheint in Tab. 13 als Produktionswert für 1969. Von April 1970 an wurde über ein Jahr in Zwei­monatsabständen wiederum geerntet, viermal auf 400 cm<sup>2</sup> Quadraten (4 Parzellen). Die Proben wurden auch chemisch untersucht.

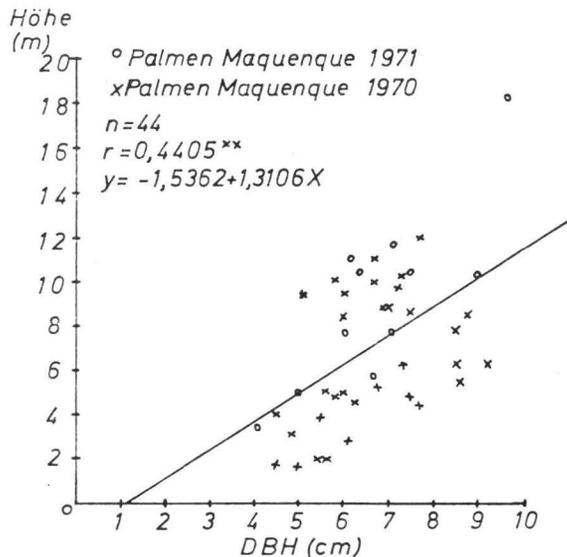


Abb. 19: Korrelation Höhe-Durchmesser in Palmen Maquenque (*Oenocarpus* sp)

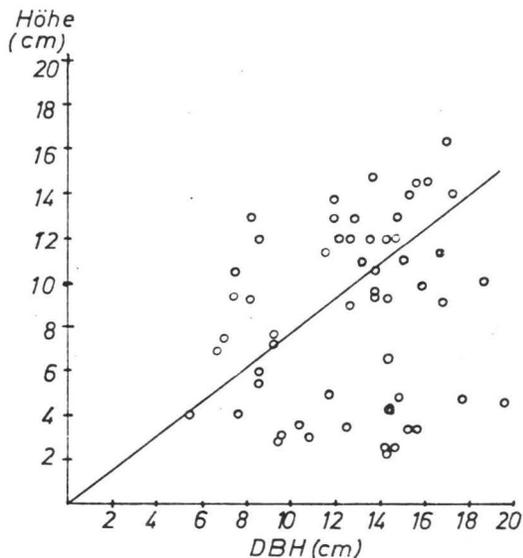


Abb. 20: Korrelation Höhe-Durchmesser in Palmen Mil Pesos (*Jessenia polycarpa*)

## 5. Bestimmung der Biomasse: Ergebnisse

### 5.1 Biomasse der Parzellen

Tab. 11 faßt die Werte der parzellenweise geernteten Biomasse zusammen. Sie sind getrennt nach Komponente und Parzelle (jeweils 3) sowie als Mittelwerte mitsamt ihrer Streuung aufgeführt. Die Unterwuchsbiomasse beläuft sich auf 3 t/ha. Wie schon in Abschn. 4 erörtert ist die Streuung insbesondere im Bestand BS recht hoch; sie geht zu Lasten der verholzten Substanz und kann aus den örtlichen Auflichtungs-Unterschieden erklärt werden. Auch beim zweijährigen Jungwuchs treten erhebliche Streuungen auf, die allerdings bei wachsendem Bestand gleich hoch bleiben, d.h. prozentual abnehmen. Während allerdings bei R einheitlicher Parzellenboden gewährleistet ist, gab<sup>es</sup> bei RG kleinräumige Sedimentationsunterschiede. So liegt Parzelle 3 auf einer sandigeren Uferwall-Ablagerung einer aufgegebenen Rinne. Möglicherweise besteht hier zum niedrigeren Biomassenwert eine Beziehung. Bemerkenswert ist ferner die geringere Blattmasse von RG gegenüber R, nämlich 3,9 gegenüber 5,2 t/ha, wobei im letzteren Fall eigentlich noch ein Teil der 3,3 t/ha Gras- und der 0,44 t/ha Palmenmasse zugerechnet werden müßte. Zu bewerten ist dieser Unterschied nicht, da von beiden Standorten keine Angaben über Streufall-Verteilung vorliegen.

Der Unterwuchs des Vergleichsbestandes wurde nur auf zwei Parzellen gewogen und seine Trockensubstanz mittels der Trockensubstanzgehaltswerte von BP errechnet; sie belief sich auf 1 t/ha.

Tab. 11: Biomasse des 2- und 5-jährigen Jungwuchses sowie des Unterwuchses von BS und BP

Be-stand	Par-zelle	Biomasse (kg/ha)			Trockensubstanz		Mittelwert	Stan-dard	Var.-koeff
		Blatt	Zweig	Stamm	Gras	Pal-men	$\Sigma$	$\frac{x}{n}$	$\frac{Sx}{n}$
	R					Pl <sup>1</sup>			CV %
	1	6683	15246		3532	1320	26780		
	2	3420	6177		663	-	10260	18,7±4,77	44
Mittelwert	3	5516	7900		5608	-	19025		
		5206	9774		3268	440			
RG*	1	628	5634	-			51		
		3306	9672	54528					
		$\Sigma$ 3934	15306	54528			51	73819	
	2	655	3249	-			52		
		3749	14685	49538					
		$\Sigma$ 4040	17934	49538			52	71928	68,1±4,85
	3	597	2915	-			329		12
		2750	9218	42607					
Mittelwert		$\Sigma$ 3347	12133	42607			329	58416	
		3774	15124	48891			144		
							M <sup>2</sup>		
BS	1	897	5546		-	-	6440		
	2	501	1175		46	299	2020	3,75±1,36	63
Mittelwert	3	475	2185		49	88	2800		
		624	2969						
					32	129			
						U <sup>3</sup>			
BP	1	331	2904		112		3350		
	2	462	3177		87	106	3830	3,30±.318	16,8
Mittelwert	3	315	2197		216		2730		
		369	2759						
					138				

\* Obere Zahl: < 3,5 cm Durchmesser  
 Untere Zahl: > 3,5 cm Durchmesser

- 1 Platanillo (*Heliconia* sp)
- 2 Palmenartige Pflanze (*Marantha* sp?)
- 3 Nicht identifizierte Pflanze

## 5.2 Die Waldbestände

Tab. 12 gibt die Biomasse der vier Laubbaumbestände wider, die mittels der an Erntebäumen gefundenen Korrelationen zwischen Massen und Formparametern (H, DBH) errechnet wurden. BP 1 und 2 stellen die beiden Inventurflächen von 1970 (1) und 1971 (2) dar.

Tab. 12: Biomasse der Baumkomponenten in t/ha und in % der oberirdischen Baumbiomasse für BS, BP und T II/IV (BP (1) und (2). Inventur 1970 bzw. 1971)

Komponente	Biomasse: t/ha				% der Baumbiomasse			
	BS	BP(1)	BP(2)	T II/IV	BS	BP(1)	BP(2)	T II/IV
Blätter	5,0	4,2	5,0	7,0	2,4	2,6	2,9	2,2
Zweige	16,0	11,2	13,3	17,2	7,6	6,9	7,8	5,3
Äste	-	23,6	24,2	49,6	-	14,5	14,6	15,4
Stamm	189,5	120,0	125,0	248,0	90,2	73,9	73,1	77,0
Gesamt	210,5	159,0	167,5	321,8				

Für beide wurden naturgemäß dieselben Funktionen benutzt. Weniger selbstverständlich angesichts der bestehenden Massen- und Strukturunterschiede dürfte die Übernahme dieser Funktionen auf den Bestand II/IV sein. Vergleicht man jedoch die für BP aufgestellte Funktion mit denen für die Wälder Thailands (Abschn. 4.2), so scheint mit größeren Abweichungen nicht zu rechnen zu sein.

Die prozentuale Verteilung der Biomasse auf die Komponenten ist offensichtlich recht einförmig. Auch KLINGE (1972) erhielt im Regenwald von Manaus, Amazonien, eine ähnliche Verteilung (Stammbiomasse 66 %, Äste und Zweige 31,3 %, Blattmasse 2,7 %). OGAWA et al. (1965) fanden ähnliche Anteile für die Baumkomponenten des tropischen Regenwaldes in Thailand, nämlich für die Stammasse 63 %, für Äste und Zweige 26 % und für die Blattmasse 2,1 %.

Tab. 13: Errechnete oberirdische Biomasse der Standorte  
t/ha TS

Bestand	Stamm Biomasse (WS)	Zweige (+M) (WZ)	Äste (WÄ)	WS+WZ bzw. WS+WZ+ WÄ(WTC)	Laub bzw. Blät- ter (WL)	Total	Basis- fläche m <sup>2</sup> /ha
T II/IV Bäume	248,0	17,2	49,6	315,0	7,0	322,0	31,62
P.Maquenque	1,7				0,54	2,24	
stamml.Palmen					0,86	0,86	
Unterwuchs		0,302			0,607	1,00	
Total	248,7	17,502	49,6	315,0	9,007	323,0	
BP 1970 Bäume	120,0	11,2	23,6	154,8	4,2	159,0	17,85
P.Maquenque	1,2				0,39	1,6	
P.Mil Pesos	9,4				3,6	13,0	
stamml.Palmen					1,6	1,6	
Unterwuchs (Palmen)		2,76			0,37 0,13	3,3	
Total	130,6	13,96	23,6	154,8	10,29	182,0	
BP 1971 Bäume	125,0	13,3	24,2	162,0	5,0	167,5	17,85
P.Maquenque	1,2				0,39	1,6	
P.Mil Pesos	5,1				2,0	7,1	
stamml.Palmen					1,6	1,6	
Unterwuchs (Palmen)		2,76			0,37 0,13	3,3	
Total	131,3	16,06	24,2	162,0	9,49	185,0	
BS Bäume	189,5	16,0		205,5	5,0	210,50	19,84
Unterwuchs (Palmen)		3,0			0,62 0,13	3,75	
Total	189,5	19,0		205,5	5,75	214,0	
RG Vegetation	48,9	15,1		0,14	3,77	68,0	
				Platanillo			
				Gras Palmen			
R Vegetation		9,8	3,3	0,40	5,2	18,7	
W Gras 1969						20,0 <sup>2)</sup>	
1970/71						24,1 <sup>2)</sup>	

1) geschätzt (s. Text)    2) Produktionswerte (t/ha/Jahr)

Bei den Palmenarten waren Funktionen zwischen Massen und Formparametern nur begrenzt verwendbar, bzw. auf die Inventurfläche 1971 übertragbar, auf der ja die Höhenangaben fehlten (s. Abschn. 4.3). Die Biomassenwerte wurden für Fläche 1970 berechnet und im Stammzahl-Verhältnis auf die Fläche 1971 übertragen. Dabei zeigten sich Unterschiede bei Mil Pesos, der größeren Palmenart, während für Maquenque und stammlose Palmen die Massenwerte direkt übertragbar waren. In der Tab. 13 erscheint die Biomasse der Palmen zusammen mit den Gesamtwerten der oberirdischen Substanz.

### 5.3 Gesamt-Biomasse

Die Werte der Gesamt-Biomasse in Tab. 13 reflektieren die bereits in Abschn. 3.4 gegebene Information über Stammzahl, Grundfläche, nutzbare Holzmasse u.a. Die Grundfläche wurde zum Vergleich wieder mit aufgeführt. Die sehr enge Beziehung zwischen Grundfläche und Biomasse beruht natürlich darauf, daß das Stammgewicht einen so überragenden Anteil an der Baumbiomasse ausmacht (63-74 %). Das gilt auch für die in Tab. 14 aufgeführten Wälder aus anderen Teilen der Tropen, so daß es naheliegt, die Gesamtbiomasse als Funktion der Stammbiomasse auszudrücken. Dies ist in Abb. 21 geschehen; die sich darin abzeichnende Beziehung konnte in einer Regressionsgleichung

$$y = 19,244 + 1,254 x$$

y = Gesamtbiomasse

x = Stammbiomasse

mit hoher Signifikanz ( $r = 0,875***$ ) ausgedrückt werden. SATOO (1970) berichtet über eine ähnliche Beziehung aus *Fagus crenata*-Wäldern der gemäßigten Zone.

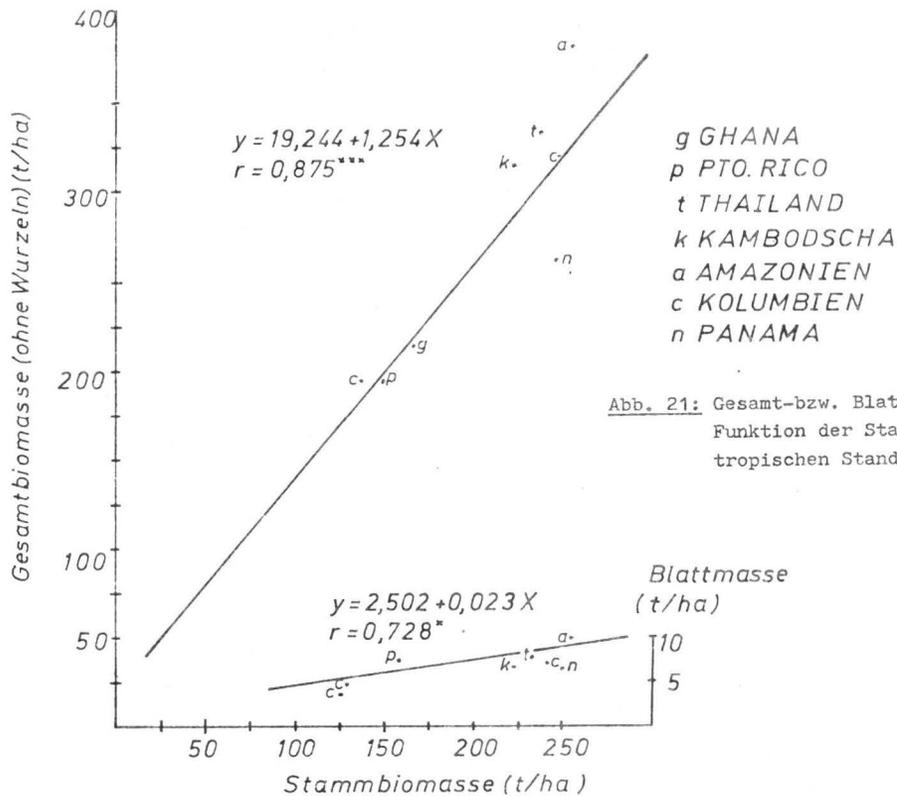


Abb. 21: Gesamt- bzw. Blattbiomasse als Funktion der Stammbiomasse in tropischen Standorten

Gewiß bedarf diese Beziehung weiterer Absicherung durch mehrere Standorte. Sie dürfte dann jedoch methodisch interessant sein, weil sie einen abgekürzten Weg zur Biomassenermittlung ermöglicht. Wahrscheinlich würde ein solcher Weg in der Mehrzahl der Fälle ausreichen, um die angestrebte Genauigkeit der Bestimmung von verholzter Masse zu erzielen. Anders verhält es sich mit der Blattmasse, deren genauere Erfassung sowohl für Produktion wie Bioelementzirkulation wünschenswert ist. Wie sich bei der Aufstellung der Funktionen (Abschn. 4.2, siehe auch OGAWA et al., 1965) herausstellte, reicht nun die Beziehung zwischen Blattmasse und Formparametern (H, DBH) für eine solche Berechnung nicht aus. Die Beziehung zwischen Stammgewicht und Blattmasse konnte im Primärwald (BP) verwendet werden, im Sekundärwald (BS) mußte sogar die gesamte Holzmasse ( $WTC = WS + WZ$ ) als korrelativ eingesetzt werden. In beiden Fällen ist die Korrelation, obwohl statistisch gesichert, schwach (BP:  $r = 0,66^*$ ; BS:  $r = 0,56^*$ ), und das zeigt auch die in Abb. 21 mit aufgeführte Beziehung der Blattmasse zur Stammbiomasse, welche - wie die Funktion Gesamt-/Stammbiomasse - auf 9 Biomassenbestimmungen der Regenwaldzone fußt. Nur auf die Blatt- und Stammasse der Laubbäume bezogen errechnete sich die Regressionsgleichung

$$y = 2,502 + 0,023x$$

y = Blattmasse der Laubbäume  
x = Stammasse

die jedoch nur mit dem niedrigsten Signifikanzniveau ( $P = 5\%$ ) abgesichert werden konnte ( $r = 0,728^*$ ). Setzt man in diese Gleichung für x willkürlich Werte zwischen 100 und 250, so erhält man zwischen 4,8 und 8,3 t/ha Blattmasse. Vielleicht läßt sich diese Beziehung noch

zur methodischen Anwendung verbessern. Keineswegs kann dieser Weg jedoch zur Errechnung der gesamten Blattbiomasse benutzt werden. Setzt man nämlich für die 9 Wälder diese für y ein, so erhält man die Gleichung

$$y = 7,934 + 0,001x \quad (r = 0,034)$$

y = Blattbiomasse der Gesamtvegetation  
x = Stammbiomasse (Laubbäume)

Das bedeutet, daß die Blattmasse der Vegetation praktisch gleich bleibt (8-8,4 t/ha Blattmasse bei 100-500 t/ha Stammasse).

Tab. 14: Biomassenwerte für tropische Standorte der Welt

		(t/ha)					
Autor	Ort	Gesamt	Stamm	Zweige	Blät-ter	Wur-zeln	Unter wuchs
Greenland, Kowal 1960	Tropischer Regenwald Ghana	213 (ohne Wurzeln)	172	26		25	
Ovington, Olson 1970	Lower Montane Forest El Verde Puerto Rico	198 (ohne Wurzeln)	154	37	8	65	
Odum et al. 1970	Lower Montane Forest Tabanuco Puerto Rico	311		257 (nach Wadsworth)	8	65	21,5
Ogawa et al. 1965	tropischer Rain-forest Thailand	335 (ohne Wurzeln)	230	93	7,8	31	3,6
Hozumi et al. 1969	Evergreen seasonal Forest Kambodscha	320 (ohne Wurzeln)	215	99	7,3	61	6,5
Müller und Nielsen 1965	Trop. Rain forest Elfenbeink.	242,5		240		2,5	
Aubreville 1963	Elfenbeinküste	200		190		10	
Golley et al. 1969	Lowland Forest Darien Panama	263 (ohne Wurzeln)		252	7,3	12,6	4
Klinge 1972	Trop. Regenwald Manaus Amazonien	360	250	120		10	
De las Salas 1973	Trop. Regenwald Carare Kolumbien	323 185	248 131	67 36	7 9,4		1 4,9
Brüning 1970	immergrüner Regenwald Borneo	196 1160					

Eine gesonderte Darstellung findet die Biomasse der Sekundärvegetation, die zusammen mit entsprechenden Untersuchungsergebnissen von BARTHOLOMEW et al. (1953) aus dem Congo, von EWEL (1971, Panamá), GREENLAND (1960, Ghana), SNEDACKER (1969, Guatemala) in Abb. 22 als Altersfunktion wiedergegeben sind. Man sieht, daß die Zuwachsleistung mit zunehmendem Alter auffächert, wobei die exponentielle Abflachung der Aufwuchskurve unterschiedlich früh einsetzt. Ohne über die wohl zu einem erheblichen Umfang artenbedingte Ursache zu rätseln, sei hier doch besonders auf den Sekundärwald Carare (BS) verwiesen, dessen hohe Biomasse den Eindruck eines fast linearen Anstiegs der Sekundärvegetation hervorruft. Diese Massenleistung des Carare-Standortes steht in schroffem Gegensatz zur Ausstattung seines Primärwaldes und den ökologischen Bodeneigenschaften.

Abb. 23 gibt schließlich die annuelle Grasproduktion auf der Weidefläche wieder, die 1969 für 180 Tage, 1970/71 für das ganze Jahr an 3 bzw. 5 Terminen sukzessiv gemessen wurde.

Die Saisonalität ist hier viel ausgeprägter als im Wald. 34 % der Gesamtproduktion fällt hier in die 6 Monate zwischen April und September, eine Erscheinung, die vielleicht z.T. ihre Erklärung aus dem Wald/Weide-Vergleich des Bodenwasserregimes (s. Abschn. 10) findet. Die Gesamtproduktion von 24 t (1970/71) und 20 t (1969 erweitert entsprechend 1970/71 auf das ganze Jahr) pro ha und Jahr erreicht kaum den Mittelwert der von LAUDELOUT (1960) zitierten Produktionswerte (7-70 t/ha/Jahr) für verschiedene Gräser und Leguminosen.

Da die Bestimmung in Carare auf einer etablierten (16-jähriger) und sich in relativ sehr gutem Zustand befindlichen Weide ausgeführt wurde, können selbst diese Werte

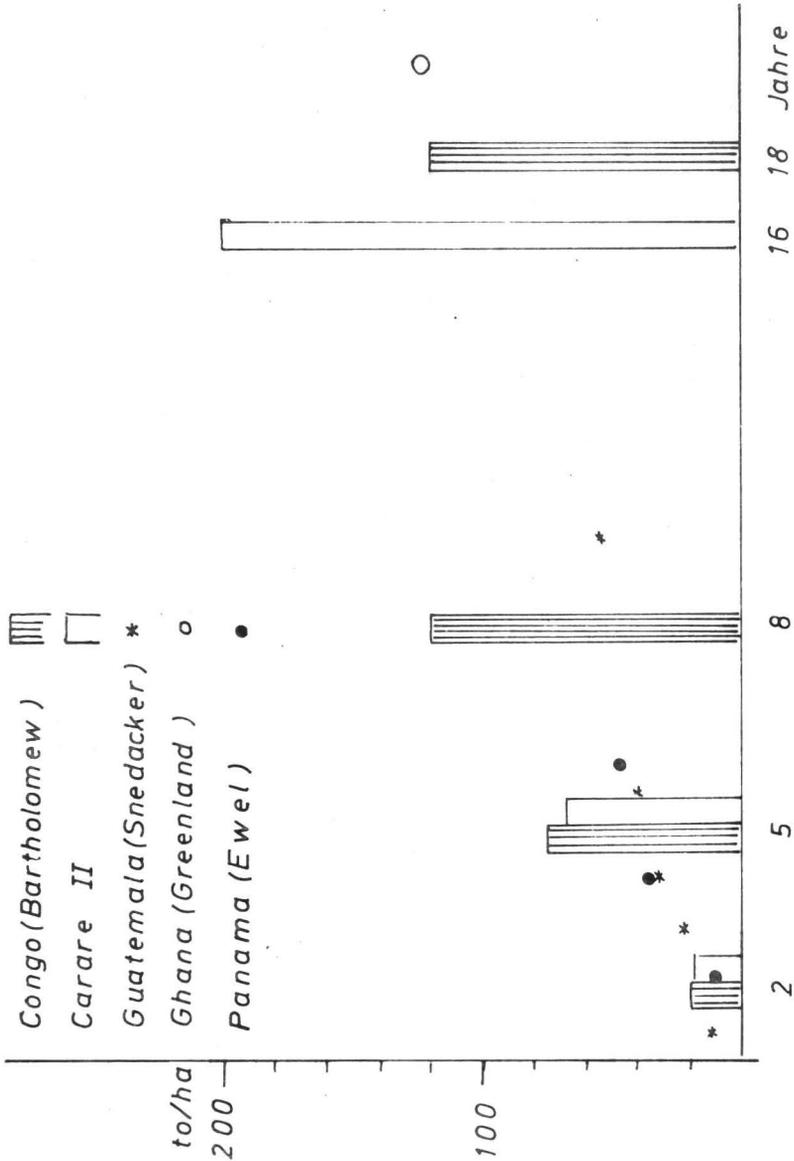
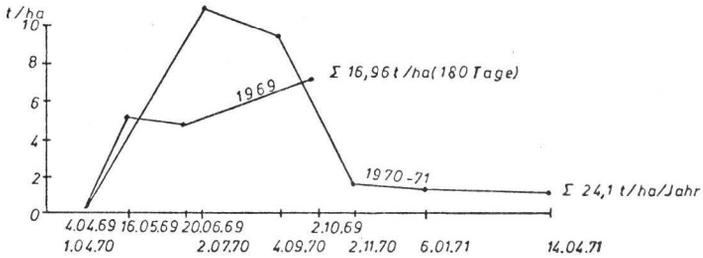


Abb. 22: Die Biomasse-Entwicklung einiger tropischen Sekundärvegetationen als Funktion des Alters

keinesfalls als regionaltypisch wenn auch vielleicht doch als regional erreichbar angesehen werden.

Abb. 23: Annuelle Grasproduktion auf der Weidefläche (V)



## 6. Die Bioelementinventur der Vegetation

Unter Bioelementen seien die ökologisch wichtigen chemischen Elemente verstanden. In dem hier betrachteten Ausschnitt des Ökosystems verteilen sie sich auf Vegetation, organische Auflage und Mineralboden. Gesamtmenge, Verhältnis und Verteilung der Bioelemente zwischen Boden und Pflanze sowie deren respektiven Teilbereichen (Pflanzenteile, Pflanzensorte, Bodenschicht) kann in dem Begriff der "Bioelementinventur" zusammengefaßt werden. Hierfür stellen die jeweiligen Massenbestimmungen der Vegetation (Kap. 4) und des Bodens (Raumgewichte und Tiefen) die notwendige Voraussetzung dar. Kap. 6 und 7 befassen sich mit dieser Inventur, während die Frage des Bioelementumsatzes in Kap. 8 angeschnitten wird.

### 6.1 Methodik

#### 6.11 Chemische Analyse

Die Entnahme der Vegetationsproben im Gelände wurde schon vorher beschrieben. Die Trockensubstanzbestimmung erfolgte in Capote (Untersuchungsort), die Aufbereitung (Zerkleinerung) in Bogotá und die chemische Analyse in Göttingen (Institut für Bodenkunde und Waldernährung der Forstlichen Fakultät).

Die hier gebräuchliche Aschenanalyse sei kurz zusammengefaßt:

2 g fein gemahlene Pflanzensubstanz wird bei  $105^{\circ}\text{C}$  mindestens 4 Stunden getrocknet und anschließend bei  $500^{\circ}\text{C}$  verascht. Die Asche wird mit Wasser und Salzsäure aufgenommen und filtriert.

Es wurden die folgenden chemischen Elemente bestimmt:

Si, P, Na, K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe, N, und zwar

- im Filtrerrückstand: Silizium als  $\text{SiO}_2$  durch Auswägen nach Verglühen des Filtrerrückstandes bei  $850^\circ\text{C}$

- in der Aschenlösung:

A) kolorimetrisch (Zeiss PMQ II):

- 1) Aluminium: mit Aluminon nach HSU (1963) bei Wellenlänge 530  $\text{m}\mu$
- 2) Phosphor: als Molybdänblau mit Ascorbinsäure als Reduktionsmittel bei Wellenlänge 820  $\text{m}\mu$

B) durch atomare Absorption (Perkin Elmer-Spektrometer):

- 1) Natrium und Kalium: bei den Wellenlängen 295 bzw. 383  $\text{m}\mu$
- 2) Calcium und Magnesium: mit Zusatz von Lanthanoxid bei den Wellenlängen 211 bzw. 285  $\text{m}\mu$
- 3) Eisen und Mangan: bei Wellenlängen 248 bzw. 279  $\text{m}\mu$

Außerdem wurde der Gesamtstickstoff am Pflanzenmaterial im Aufschluß mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  und Selen als Katalysator bestimmt. Die Messungen erfolgten in der Lösung  $((\text{NH}_4)_2\text{SO}_4)$  mit dem Technicon Autoanalyzer.

## 6.12 Berechnung der Bioelementmengen

Die Verrechnung der Daten erfolgte an der Datenverarbeitungsanlage der Universität Göttingen. Ein Modell der Lochkarten mit den Ausgangsdaten liegt im Anhang (Anhang C) bei. Mittels eines Fortran-Programms (Nadel-Programm\*) erfolgen die notwendigen Umrechnungen in kg- und

---

\* Für die Einrichtung des Programms sei Frau Dr. M. Ulrich herzlich gedankt

Äquivalentgewichten von Elementen zu Oxiden, die Berechnung der Beziehung zwischen den Elementen sowie die Bestimmung der Bioelementmengen entweder pro Pflanzenteil und ha (überall dort, wo flächenweise geerntet worden war: Unterwuchs, R und RG), oder pro Pflanzenteil und Baum (im Falle der Erntebäume).

Im letzten Fall ging es darum, den flächenhaften Bezug herzustellen. Dies war im Falle der Biomasse durch Regressionsermittlung an den Erntebäumen und eine entsprechende Verarbeitung der Flächen-Inventuren geschehen (s. Kap. 4). Derselbe Weg müßte hier bei der Berechnung der Baum-Bioelementmengen/ha eingeschlagen werden, soweit überhaupt eine irgendwie geartete Korrelation zwischen Bioelementmengen der verschiedenen Pflanzenteile und den Grundinventurdaten, DBH und H, zu erkennen war. Dies traf jedoch nur für einige Elemente in einigen Beständen zu, während in den meisten Fällen keine solche Korrelation bestand. Letzteres erleichterte die Berechnung, da nur Gehalts-Mittelwerte mit den bereits vorher ermittelten Baum-teilmassen/ha multipliziert zu werden brauchten. Die Mittelwerte sind aus Tab. 17 ersichtlich.

Für die Ausnahmen wurden sämtliche Regressionsgleichungen kalkuliert. Die Elementmengen des entsprechenden Baumteiles wurden immer mit der Variablen  $DBH^2 \cdot H$  korreliert. Nur im Falle der Kaliummenge der Blätter im Primär- sowie im Sekundärwald ließ sich eine Korrelation  $K-DBH^2 \cdot H$  nicht, dagegen jedoch eine solche zwischen K und Blattmasse herstellen. In den Abb. 24-26 sowie in der Tab. 15 sind die vorher erwähnten Beziehungen dargestellt.

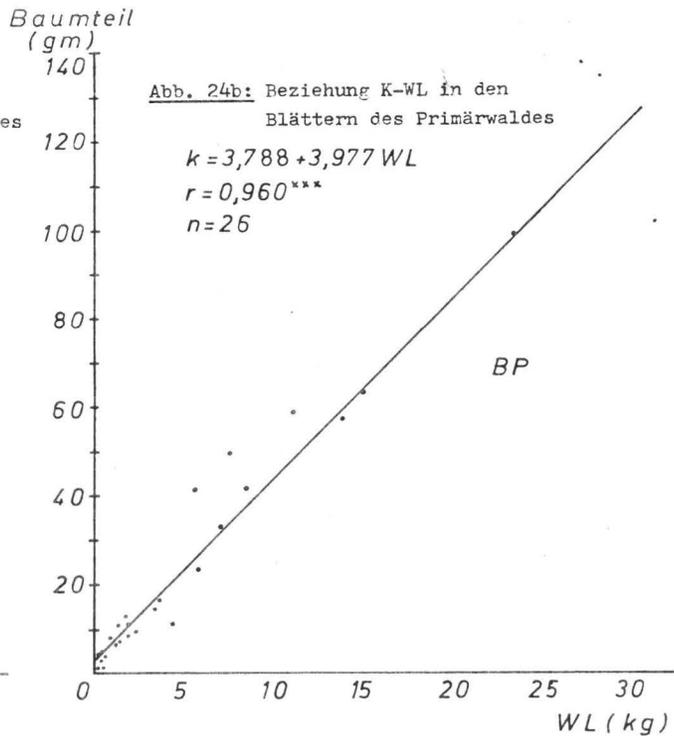
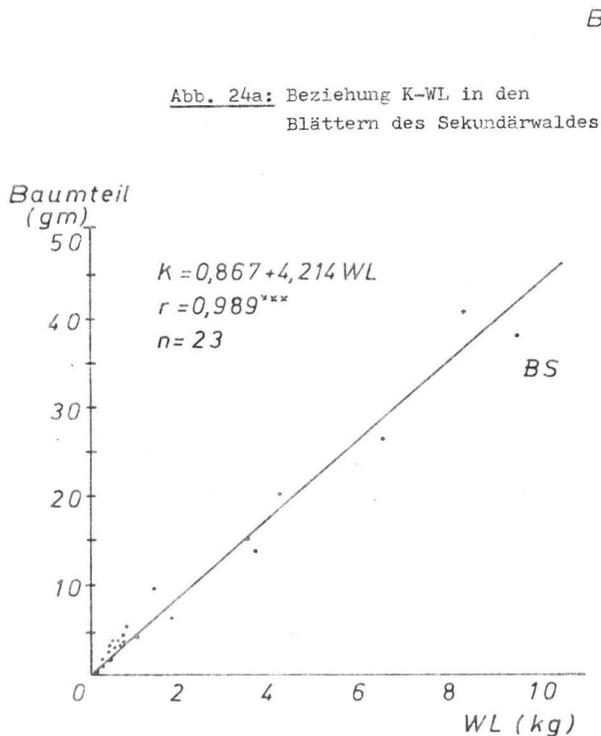


Abb. 25: Beziehung zwischen den N-P-K-Mengen im Stamm je Baum und  $DBH^2 \cdot H$

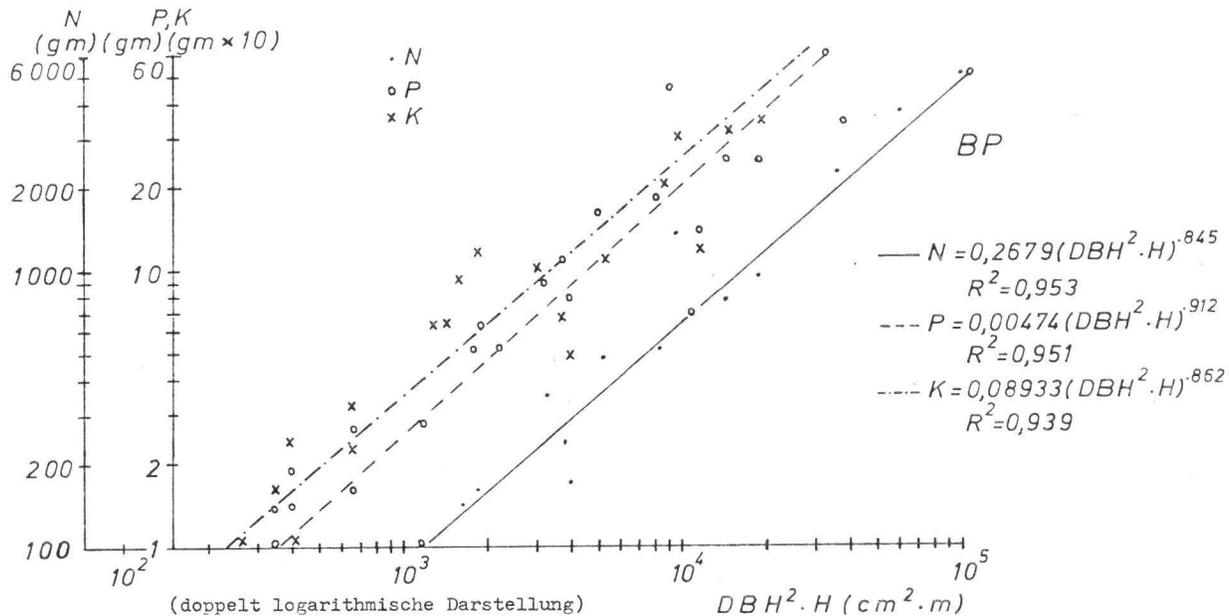
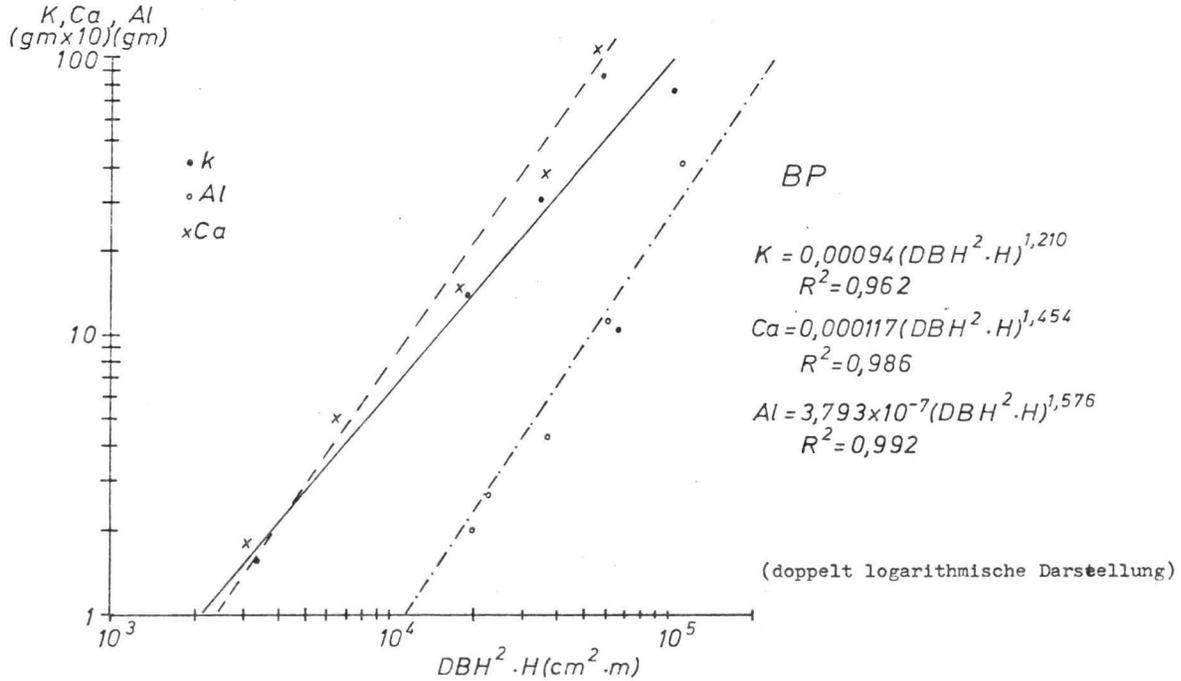


Abb.26: Beziehung zwischen den K-Ca-Al-Mengen in dem Ästen je Raum und  $DBH^2 \cdot H$  des BP-Standes



Tab. 15: Regressionsgleichungen für chemische Elemente an untersuchten Erntebäumen

Bestand	Baumteile	Regressionsgleichung*	R <sup>2</sup>
Primärwald	Stamm	$N = 0,2679 (DBH^2 \cdot H)^{.845}$	0,953
		$P = 0,00474 (DBH^2 \cdot H)^{.912}$	0,951
		$K = 0,08933 (DBH^2 \cdot H)^{.862}$	0,939
	Blatt	$K = 3,788 + 3,977 WL$	$r = 0,960***$
	Äste	$Ca = 0,000117 (DBH^2 \cdot H)^{1,454}$	0,986
		$Al = 3,793 \times 10^{-7} (DBH^2 \cdot H)^{1,576}$	0,992
$K = 0,00094 (DBH^2 \cdot H)^{1,210}$		0,962	
Sekundärwald	Blatt	$K = 0,867 + 4,214 WL$	$r = 0,989***$

\* chemische Elemente in g/Baumteil; DBH in cm;  
H in m; WL: Blattmasse in kg

In gleicher Weise wie für die Laubbäume wurde ebenfalls bei den Palmen die Beziehung zwischen den Bioelementmengen und der Baumgröße (DBH<sup>2</sup>·H, bzw. WL) geprüft und gegebenenfalls Regressionen berechnet, die in Tab. 16 aufgeführt sind.

Tab. 16: Regressionsgleichungen zwischen einigen Bioelementmengen und WL, bzw. DBH<sup>2</sup>·H von zwei Palmen-Spezies

Palmen Maquenque		R <sup>2</sup>
Blatt:	$K = 4,026 + 1,414 WL$	$r = 0,962***$
Stamm:	$P = 0,01333 (DBH^2 \cdot H)^{.769}$	0,729
Palmen Mil Pesos		
Blatt:	$K = 3,08 (WL)^{1,210}$	0,974
	$P = 0,004305 (DBH^2 \cdot H)^{.817}$	0,976
Mantel:	$Ca = 0,001292 (DBH^2 \cdot H)^{1,282}$	0,922
	$Mg = 0,002443 (DBH^2 \cdot H)^{1,097}$	0,968
	$K = 0,0003872 (DBH^2 \cdot H)^{1,523}$	0,814
Stamm:	$Ca = 1,60 \times 10^{-6} (DBH^2 \cdot H)^{2,183}$	0,819
	$Mg = 7,063 \times 10^{-6} (DBH^2 \cdot H)^{1,841}$	0,897

Leider ist es bislang nicht möglich, diese Bioelement-Regressionen mit solchen aus anderen Tropenwäldern zu vergleichen (wie im Falle der Biomassen-Regressionen), da bislang aus der Literatur keine Beispiele bekannt sind. Deshalb muß auch offenbleiben, ob die Anwendung der gefundenen Regressionsgleichungen von Bestand II bei der Kalkulation des Gesamtbioelementvorrats von Bestand II/IV gerechtfertigt ist. Letzteres gilt natürlich entsprechend für die Gehalts-Mittelwerte. Ein Vergleich der Gehaltswerte der Blattstreu T II/IV gegenüber BF (1) und BS zeigt doch, daß sich die höheren Bioelementvorräte des Bodens von T II/IV möglicherweise auch in höheren Gehaltswerten der Vegetation niederschlagen können. Deswegen müssen in diesem Kapitel angegebene Bioelementmengen des T II/IV-Bestandes zunächst als Mindestwerte angesehen werden.

Ebenso interessant dürfte aber hier die Frage sein, wieso die Bioelementmengen nur selektiv mit den Baumgrößenwerten variieren. Am häufigsten mußten für das Kalium Regressionen errechnet werden, denn die Kaliummengen der Blätter (BS + BP) und Stämme (BF) sanken mit Größe + Alter (Spezies?) der Bäume. Auch bei den Palmen stellt K ein variables Element dar, wenn auch z.T. mit ansteigenden Werten wie schon bei den Ästen der BF-Erntebäume. Hierbei ist jedoch nicht auszuschließen, daß ein Zufallselement mitspielt, wie übrigens auch bei den anderen Elementen. Von diesen taucht bei den Laubbäumen je einmal N, P, Ca, Al, und bei den Palmen je zweimal P, Ca und Mg auf, und zwar teils mit abnehmender (P, N), teils mit zunehmender (Ca, Mg) Tendenz im Verhältnis zu  $DBH^2 \cdot H$ , bzw. Blattmenge. Bei dieser Irregularität bietet sich eine einleuchtende kausale Erklärung nicht an.

## 6.2 Bioelementgehalte

Unabhängig davon, ob die Bioelementmengen über Regressionen oder Mittelwerte errechnet wurden, sind in der Tab. 17 noch einmal für alle Baumteile (Bäume und Palmen) die Nährstoffgehalte dargestellt, und zwar als Mittelwerte, ergänzt durch Angaben über die Standardabweichung des Mittelwertes. Die Streuung wurde aus 26 Erntebäumen und 6 bzw. 7 Palmen des Primärwaldes und aus 23 Erntebäumen des Sekundärwaldes berechnet. Aus der Tab. 17 geht hervor, daß trotz der Heterogenität des Pflanzenmaterials (verschiedene Baumarten und Durchmesser), die Schwankungen der Nährstoffgehalte innerhalb der Probebäume relativ klein und somit für unsere Zwecke als durchaus befriedigend gelten müssen.

Nur Si und Al fallen sowohl im Primär- wie im Sekundärwald wegen ihrer großen Streuung heraus in allen Baumteilen. Im Falle des Siliziums reicht sie von 13 % bis 50 %, bei Aluminium von 7-39 %.

Die Bioelemente der Blätter des Primärwaldes variieren im allgemeinen in derselben Proportion wie im Sekundärwald bis auf Mn, dessen Streuung mit 19 % im Sekundärwald etwa doppelt so hoch liegt. Die hier für den Carare-Wald gefundenen Abweichungswerte stimmen sehr gut mit den von CVINGTON und OLSON (1970) für den Regenwald Puerto Ricos angegebenen Daten überein. Dort wurden folgende Abweichungswerte ( $\bar{Sx}$  %) für Blattmaterial (für Zweige und Stämme liegen keine Angaben vor) aufgrund von 50 Sammlungen berechnet:

Elemente	P	K	Ca	Ng	Na	Mn	Fe
$\bar{Sx}$ %	6,7	10,5	9,3	7,7	13	5	7

Die Bioelemente der Zweige der beiden Waldbestände in Carare weisen ebenfalls noch relativ kleine Streubreiten auf, doch liegen sie deutlich höher als die der Blätter und es treten mehr Ausnahmen auf (P 29 %, Mn 26 % in BS, Mn 19 % in BP). Dieser Umstand könnte mit der Schwierigkeit in Verbindung gebracht werden, unter den gesammelten Zweigen repräsentative Proben auszusuchen (Spezies, Verholzungsgrad).

Die Abweichungen sind am größten in den Ästen des Primärwaldes. Dabei weisen die Elemente bis auf N und F Streuungswerte über 18 % auf. Hier könnte die beschränkte Zahl der Proben (5) verantwortlich sein. Anders als erwartet streuen die Werte bei den Stämmen beider Bestände etwas weiter als die von Blättern und Zweigen. Im Sekundärwald tritt Mangan gegenüber anderen Elementen mit einem relativ großen Wert von 28 % auf. Bei den übrigen Nährstoffen liegt in beiden Beständen der Schwankungsbereich zwischen 6 und 20 %. Bei den Palmen wurden trotz der kleinen Zahl der Proben auch verhältnismäßig kleine Streuungen festgestellt. Nur in den Stämmen der Palmen Mil Pesos weisen die Elemente relativ große Schwankungen auf (16 % bei Na bis 53 % bei Mn). Hier wie bei den Bäumen wurden die größten Abweichungen bei Si, Mn und Al gefunden.

Die Ergebnisse der Tab. 17 bieten sich an zu einem Vergleich der Bioelementgehalte der respektiven Pflanzenteile beider Standorte (BP und BS), der in Tab. 18 wiedergegeben ist. Gesicherte Unterschiede fehlen bei Blättern und Zweigen fast vollständig, häufen sich dagegen beim Stammholz. Von den Elementen C, K, Fe, Mn besitzt das BS-Stammholz mehr, von N dagegen weniger. Um den Faktor 10 höher liegt der Al-Gehalt des Holzes in BS, und dies

Tab. 17: Mittelwert und Standardabweichung von Bioelementgehalten an untersuchten Probabäumen

Bestand	Baumteil	Zahl d. Proben	statistische Größe	chemische Elemente in mg/g Trockenmasse										
				N'	P'	Si'	Na'	K'	Ca'	Mg'	Mn'	Fe'	Al'	
BP	Bl	26	$\bar{x}$	19,26	0,731	13,15	0,041	5,38	4,95	2,16	0,127	0,069	0,045	
			$Sx_{\pm}$	0,624	0,027	3,70	0,001	0,208	0,361	0,108	0,011	0,003	0,003	
			$Sx\%$	3,24	3,64	28,13	3,41	3,86	7,29	4,99	8,74	4,35	7,33	
	Zw	26	$\bar{x}$	7,60	0,277	2,58	0,036	2,57	3,59	0,987	0,069	0,044	0,043	
			$Sx_{\pm}$	0,533	0,019	1,20	0,002	0,158	0,326	0,112	0,013	0,005	0,013	
			$Sx\%$	7,00	6,75	46,35	6,67	6,14	9,08	11,35	18,99	12,27	29,30	
	Ä	5	$\bar{x}$	3,67	0,135	2,08	0,035	1,69	2,75	0,768	0,039	0,038	0,033	
			$Sx_{\pm}$	0,326	0,015	1,04	0,008	0,316	0,675	0,183	0,008	0,008	0,010	
			$Sx\%$	8,88	10,89	49,92	22,00	18,68	24,53	23,87	19,23	20,79	30,00	
	St	26	$\bar{x}$	4,18	0,111	0,973	0,028	1,53	2,21	0,611	0,032	0,033	0,062	
			$Sx_{\pm}$	0,579	0,007	0,402	0,003	0,148	0,441	0,107	0,004	0,003	0,024	
			$Sx\%$	13,85	6,13	41,27	11,43	9,69	20,00	17,55	12,81	9,39	39,19	
BS	Bl	23	$\bar{x}$	19,41	1,08	3,15	0,034	5,61	5,27	1,91	0,165	0,078	0,963	
			$Sx_{\pm}$	0,569	0,082	1,11	0,003	0,337	0,506	0,101	0,031	0,005	0,206	
			$Sx\%$	2,93	7,63	35,35	7,14	6,00	9,60	5,31	18,67	5,90	21,39	
	Zw	23	$\bar{x}$	6,00	0,627	0,583	0,055	3,34	3,81	0,885	0,190	0,058	0,573	
			$Sx_{\pm}$	0,424	0,179	0,127	0,005	0,304	0,356	0,096	0,050	0,005	0,121	
			$Sx\%$	7,00	28,50	21,80	9,27	9,09	9,36	10,90	26,16	8,45	21,00	
	St	23	$\bar{x}$	2,56	0,196	0,697	0,026	2,19	2,54	0,704	0,115	0,057	0,612	
			$Sx_{\pm}$	0,171	0,027	0,175	0,002	0,175	0,321	0,093	0,033	0,006	0,112	
			$Sx\%$	6,69	13,57	25,12	7,30	7,98	12,64	13,25	28,26	10,35	18,36	
	Palmen Maquenque ( <i>Oenocarpus</i> sp)													
	BP	Bl	6	$\bar{x}$	18,94	0,985	7,36	0,072	4,87	2,05	1,42	0,057	0,119	0,039
				$Sx_{\pm}$	0,565	0,023	0,941	0,009	0,323	0,053	0,134	0,005	0,010	0,005
$Sx\%$				2,98	2,34	12,78	12,50	6,63	2,58	9,40	8,77	8,10	12,82	
St		6	$\bar{x}$	4,42	0,178	1,48	0,035	3,38	1,39	0,434	0,054	0,064	0,035	
			$Sx_{\pm}$	0,424	0,022	0,392	0,004	0,683	0,129	0,051	0,007	0,006	0,006	
			$Sx\%$	9,59	12,36	26,56	11,43	20,18	9,27	11,75	48,14	9,38	17,14	
Palmen Mil Pesos ( <i>Jessenia polycarpa</i> )														
M	Bl	7	$\bar{x}$	15,53	0,886	5,88	0,035	5,51	2,10	1,39	0,089	0,123	0,045	
			$Sx_{\pm}$	0,706	0,035	0,695	0,005	0,516	0,212	0,181	0,011	0,007	0,010	
			$Sx\%$	4,55	3,95	11,82	14,29	9,36	10,00	13,00	12,36	5,69	22,20	
	M	7	$\bar{x}$	4,10	0,235	10,27	0,046	3,08	2,93	1,22	0,082	0,221	0,044	
			$Sx_{\pm}$	0,321	0,017	2,96	0,009	0,650	0,743	0,230	0,017	0,052	0,024	
			$Sx\%$	7,80	7,23	28,79	19,57	21,10	25,36	18,86	20,73	23,53	54,55	
St	7	$\bar{x}$	3,38	0,204	3,96	0,025	3,03	1,66	0,500	0,077	0,106	0,041		
		$Sx_{\pm}$	0,592	0,047	1,31	0,004	1,03	0,508	0,085	0,041	0,036	0,013		
		$Sx\%$	17,54	23,00	33,00	16,00	33,73	30,70	17,00	53,24	34,00	31,70		

Tab. 18: Unterschied in dem Elementgehalt der Probebäume zwischen zwei Beständen

Bestand	Komponente	statistische Parameter	Chemische Elemente in mg/g Trockenmasse									
			N	P	Si	Na	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al
BP	Bl	$\bar{x}$	19,26	0,731	13,15	0,041	5,38	4,95	2,16	0,127	0,069	0,045
BS		$\bar{x}_1$	19,41	1,08	3,15	0,034	5,61	5,27	1,91	0,165	0,078	0,963
		$\bar{x}-\bar{x}_1$	0,15	0,349	10,00	0,007	0,23	0,32	0,25	0,038	0,009	0,918**
BP	Zw	$\bar{x}$	7,60	0,277	2,58	0,036	2,57	3,59	0,987	0,069	0,044	0,043
BS		$\bar{x}_1$	6,00	0,627	0,583	0,055	3,34	3,81	0,885	0,190	0,058	0,573
		$\bar{x}-\bar{x}_1$	1,60	0,350	2,00	0,019*	0,77	0,22	0,102	0,121	0,014	0,530**
BP	St	$\bar{x}$	4,18	0,111	0,973	0,028	1,53	2,21	0,611	0,032	0,033	0,062
BS		$\bar{x}_1$	2,56	0,196	0,697	0,026	2,19	2,54	0,704	0,115	0,057	0,612
		$\bar{x}-\bar{x}_1$	1,62*	0,085*	0,276	0,002	0,66*	0,33	0,093	0,083*	0,024*	0,550**

\* nach dem t-Test signifikanter Unterschied (95 %)

\*\* nach dem t-Test signifikanter Unterschied (99 %)

Bl: Blatt; Zw: Zweige; St: Stamm

ist zugleich das Element, für welches diese Tendenz durchgängig in allen Komponenten statistisch zu sichern ist. Ungesichert, aber in den Mittelwerten doch durchgängig höher liegen die Gehalte an F, K und Ca der Blätter und Zweige von BS, so daß sich in Verbindung mit den gleichgerichteten Unterschieden im Stamm doch eine allgemeine Tendenz zu höheren Gehaltswerten im Sekundärwald abzeichnet. Angesichts der an sich schlechten bzw. fehlenden Beziehung zwischen Gehalt und DBH dürfte hier vielleicht eher ein Spezies-Einfluß als ein Einfluß des Durchmessers vermutet werden.

Zieht man zum Vergleich auch die im Anhang aufgeführten (Anhang D1) Gehaltswerte der jüngeren Bestände und des Unterwuchses heran, so ergibt sich für die Hauptbioelemente eigentlich keine durchgehende Tendenz außer beim Kaliumgehalt und vielleicht dem N-Gehalt der Blätter (Tab. 19).

Tab. 19: N- und K-Gehalt der Blätter in Bestand und Unterwuchs der vier Flächen

	B e s t a n d				Unterwuchs	
	BP	BS	RG	R	BP	BS
mg/g						
N	19,3	19,4	23,2	15,5	21,0	23,0
K	5,4	5,6	10,6	7,2	7,1	7,0

Bei diesem Vergleich muß der RG-Standort wegen der besseren Bioelementversorgung des Bodens ausgeklammert werden, während sich auf der R-Fläche möglicherweise der große N-Verlust beim Brand (Abschn. 9) bemerkbar macht. Nur für diese beiden Elemente und nur in Blättern

könnte man vielleicht von einer speziesübergreifenden Tendenz reden, die man auch innerhalb des RG-Bestandes zwischen größeren und kleineren ( $> 3,5$  und  $< 3,5$  cm DBH) Bäumen angedeutet finden kann.

Rückgreifend auf Tab. 17 sei noch hingewiesen auf die Palmen, und zwar insbesondere auf das wesentlich weitere K:Ca-Verhältnis der Palmenblätter, welches mehr noch als der geringere N-Gehalt auffällt. Während dies Verhältnis in den Blättern der Laubbäume zwischen 1 und 1,4 variiert, liegt es in beiden Palmenarten bei 2,5, was bei späteren Bioelementbilanzierungen von Bedeutung ist (Abschn. 8).

Abschließend sei mit Tab. 20 ein Vergleich noch mit den Gehaltswerten anderer Waldvegetationen angestellt. Es zeigt sich dabei, daß die Blätter der Carare- und Yangambi-Wälder mit die höchsten Stickstoffgehalte besitzen, während sich ihre P-Gehalte im unteren Streuungsbereich bewegen.

In bezug auf K, Ca und Mg liegen die Gehaltswerte von Carare mehr im mittleren Bereich. Bei Zweigen fällt der Vergleich zum Teil schwer wegen verschiedener Abgrenzungen, zum Teil fehlen Angaben. Schließlich kann das, was über die Bioelementgehalte vom Stammholz zu sagen ist, zugleich als abschließende Verallgemeinerung gelten: Die Bioelementgehalte der Vegetation in Carare liegen im Größenordnungsbereich derer von anderen tropischen Standorten, nicht sonderlich hoch, aber auch keineswegs im unteren Grenzbereich. Diese Feststellung erscheint wichtig im Hinblick auf die später zu besprechenden Bodenvorräte, insbesondere von P und K. Tab. 20 soll im übrigen einen groben Anhaltspunkt geben; die registrier-

**Tab. 20:** Durchschnittlicher Bioelementgehalt der Vegetation mit Weltangaben zum Vergleich (mg/g)

Region	Pflanzenkomponente	Chemische Elemente				
		N	P	K	Ca	Mg
1) Kolumbien diese Arbeit (Carare-Opón) 1973	Blätter	20,10	1,07	6,80	6,15	2,21
	Zweige	6,96	0,88	4,40	3,85	1,21
	Stamm	3,55	0,235	3,24	2,34	0,547
2) Puerto Rico (Elverde)	Blätter	-	3,38	6,00	-	28,70
	Zweige	nicht als Durchschnitt angegeben				
	Stamm	nicht als Durchschnitt angegeben				
3) Panama (Darién)	Blätter	-	1,50	12,70	21,90	2,40
	Stamm	-	0,400	8,70	11,00	1,20
4) Ghana (Kade)	Zweige	18,80	1,26	7,60	19,00	2,60
	Stamm	4,10	0,250	2,40	4,80	0,900
5) Congo (Yangambi)	Blätter	22,00	1,20	12,40	11,80	
	Holz	2,60	0,500	2,70	3,30	
6) USA (Minnesota)	Blätter	22,40	2,20	10,90	10,20	5,40
7) Deutschland (Solling)	Blätter	16,60	1,33	5,33	5,44	0,486
	Astholz	2,37	0,465	1,13	1,16	0,195
	<u>Buche</u> Stammholz	1,15	0,171	0,860	0,760	0,219
	Nadeln	12,00	1,05	2,27	4,40	0,389
	Astholz	5,35	0,899	5,98	2,12	0,681
	<u>Fichte</u> Stammholz	0,896	0,105	0,860	0,920	0,170
8) UDSSR	Nadeln	16,00	0,800	8,80	3,10	1,40
	Astholz	10,00	1,40	2,40	2,60	0,700
	Stammholz	4,70	0,400	0,600	0,700	0,200
2) OVINGTON und OLSON (1970) tropischer Regenwald						
3) GILLEY, F. (1972) briefliche Mitteilung						
4) GREENLAND und KOWAL (1960) tropischer Regenwald						
5) BARTLOMEW, MEYER und LAUDELOUT (1953) 18-jähr. Sekundärwald						
6) Aus Angaben von GREENLAND und KOWAL (1960) (hardwood)						
7) PAVLOV, N. (1972)						
8) Aus Angaben von RODIN und BAZILEVICH (1967) (Picea excelsa 200 Jahre)						

baren Unterschiede müssen nicht bodenstandortsabhängig sein, sondern können auch speziebedingte sein oder durch andere externe Faktoren hervorgerufen werden (z.B. Meeresnähe; OVERTON und OLSON, 1970). Festzuhalten ist auch, daß offensichtlich die tropische Vegetation einen höheren Bioelementgehalt besitzt als die der gemäßigten Breiten.

### 6.3 Bioelementmengen

Die Flächenwerte der Vorräte sind zunächst getrennt für die parzellenweise geernteten Gesamt- oder Teilbestände aufgeführt, um hier die Parzellenstreuung mit einbauen zu können. So bringt Tab. 21 Mittelwerte und Streuung der Bioelementvorräte im Unterwuchs von BS und BP. Für die Sekundärvegetation R und RG ist dieselbe Information in Tab. 22 enthalten.

Die über die Gesamtinventur berechneten flächenbezogenen Werte der Baum-Bestände von BP, BS und T II/IV sind dann in Tab. D2 (Anhang) aufgeführt, in der zum Vergleich auch die Gesamtwerte vom Unterwuchs (BS und BP) sowie von R und RG mit eingebracht wurden. Hiervon abgeleitet wurden Tab. 23 und 24, um die Aufteilung der hauptsächlichen Bioelementvorräte (N, P, K, Ca, Mg) der Bäume (Tab. 23) bzw. der Gesamtvegetation (Tab. 24) zu demonstrieren.

Entsprechend dem dominierenden Massenanteil der Stämme tragen diese mit über 50 %, in BS mit über 70 % der Vorräte vornehmlich zur Immobilisierung bei. Die Relation zwischen BS und BP entspricht nicht gerade den Erwartungen, die man an altersungleiche Bestände knüpft; sie entspricht jedoch den sehr hohen Stammholzwerten in dem 16-jährigen Sekundärwuchs.

**Tab. 21: Mittelwert und Streuung der Bioelementvorräte im Unterwuchs von BS und BP**

Statistische Größen		Chemische Elemente in kg/ha Trockenmasse					
		N	P	K	Ca	Mg	Al
BP	(1)	25,89	0,723	9,04	6,11	2,84	0,382
	(2)	25,88	0,815	9,47	6,32	2,84	0,204
	(3)	20,06	0,886	6,61	4,64	2,07	0,108
	$\bar{x}$	23,94	0,808	6,37	5,69	2,58	0,231
	$Sx+$	1,94	0,044	0,89	0,527	0,255	0,034
	$Sx\%$	8,10	5,45	10,63	9,26	9,88	14,72
BS	(1)	67,34	5,84	36,30	23,57	9,20	0,600
	(2)	23,44	2,28	13,71	8,31	2,86	4,199
	(3)	33,86	3,03	10,76	12,55	4,53	0,534
	$\bar{x}$	41,54	3,72	20,26	14,81	5,53	1,78
	$Sx+$	6,82	0,574	4,55	2,21	0,94	0,699
	$Sx\%$	16,42	15,43	22,46	14,92	17,00	39,27

**Tab. 22: Mittelwert und Streuung der Bioelementvorräte in der Sekundärvegetation R und RG**

Statistische Größen		Chemische Elemente in kg/ha Trockenmasse					
		N	P	K	Ca	Mg	Al
RG	(1)	304,37	21,77	233,47	179,68	48,83	51,37
	(2)	350,50	21,37	268,53	191,02	24,48	66,69
	(3)	347,10	23,17	295,67	179,77	36,04	52,55
	$\bar{x}$	333,99	22,10	265,89	183,49	36,45	54,87
	$Sx+$	8,49	0,287	5,12	2,17	1,28	1,64
	$Sx\%$	2,54	1,30	1,93	1,18	3,51	2,99
R	(1)	224,46	24,31	151,20	89,27	38,56	25,45
	(2)	117,28	13,22	68,62	50,22	15,72	6,46
	(3)	143,71	9,54	139,99	71,14	23,71	22,93
	$\bar{x}$	161,82	15,69	120,00	70,21	26,00	18,28
	$Sx+$	16,39	2,25	36,63	2,43	2,80	3,33
	$Sx\%$	10,12	14,34	30,53	3,46	10,77	18,22

(1), (2), (3): Parzellenwerte

$Sx$ : Standardabweichung um den Mittelwert

$x$ : Mittelwert

Tab. 23: In den Bäumen gespeicherte Nährstoffmenge und ihr Prozentanteil in den Baumkomponenten

	N	P	K	Ca	Mg
BP Gesamt-Baumvorrat (kg/ha)	619	21,33	227	397	119
davon in %					
Blätter	15,6	17,2	12,5	6	9
Zweige	16,3	17,3	15,1	12	11
Äste	14,3	15,3	15,5	12	16
Stamm	53,8	50,2	56,9	70	63
BS Gesamt-Baumvorrat (kg/ha)	678	52,6	443	570	157
davon in %					
Blätter	15	10,3	5,40	4,7	6
Zweige	14	19,2	0,80	10,7	9
Stamm	71	70,5	94	85	85

Tab. 24: In der Vegetation gespeicherte Nährstoffmengen und ihr Prozentanteil in den Vegetationskomponenten

	N	P	K	Ca	Mg	Biomasse t/ha
BP Gesamt-vorrat (kg/ha)	724	26	272	430	130	
davon in %						
Blätter	13,3	14	10,5	5,8	8,3	5
Zweige + Äste	26,2	26,7	25,5	22,5	24,4	37,5
Stamm	46	41	47,4	64,0	59,0	125
Palmen	11	16,8	13,4	6,4	7	10,3
Unterwuchs	3,5	2,5	3,0	2	2	3,3
II/IV Gesamt-Vorrat (kg/ha)	962	32	370	802	222	
davon in %						
Blatt	14	3	8,5	4,3	6,8	7
Zweige+Äste	32,5	36	35,3	27,4	17	66,8
Stamm	53,5	60	56,2	68,2	68	248
BS Gesamt-vorrat (kg/ha)	720	56	463	585	163	
davon in %						
Blatt	13,6	9,6	5	4,5	6	5
Zweige	13,4	17,9	<1	10,5	9	16
Stamm	67	66	89,7	82,5	82	189,5
Unterwuchs	6	6,6	4,4	2,5	3,4	3,75
50-jähriger Tropenwald						
Kade, Ghana						
Gesamt-vorrat (kg/ha)	1028	69	492	1638	234	
davon in %						
Blatt		nicht angegeben				
Stamm	76	70	92	66	76	262
Tropischer Regenwald						
Darién, Panama						
Gesamt-vorrat (kg/ha)	-	144	2981	3576	382	
davon in %						
Blatt	-	11	4,5	6	6,5	10
Stamm	-	88	95	93	93,5	305,6

Zum Vergleich könnten Werte aus dem Buchenwald des Solling angeführt werden, in denen die Stammanteile des Gesamtbioelementvorrats mit dem Bestandesalter zunehmen von 56 % (55 Jahre) über 72 % (85 Jahre) auf 87 % (125 Jahre). Auch im Vergleich zu KADE und DARIEN fällt der sehr niedrige Stammanteil in BP auf. Hierzu wird in der Diskussion noch einiges anzumerken sein.

Tab. 24 dürfte von Interesse sein einmal wegen der Vergleichsangaben aus Ghana und Panamá - das Reservoir an Vergleichsinformation aus den Tropen ist leider noch sehr spärlich - sowie zum anderen zur Beurteilung der Beteiligung der einzelnen Komponenten an den Gesamt-Bioelementvorräten solcher Standorte. So können die Palmen in BP mit bis zu 17 % der einzelnen Elementvorräte beteiligt sein, so daß ihre Erfassung nicht zu umgehen ist.

Schließlich folgt aus Tab. D2 (Anhang) wieder eine Kurzfassung im Hinblick auf die fünf Hauptelemente in Abb. 27 und 28, so daß hier jetzt die Gesamtvorräte der Vegetationsdecke (in kg/ha) mit Literaturangaben aus dem tropischen Bereich verglichen werden können, und zwar getrennt für

- a) die Sekundärvegetation und
- b) den Primärwald.

Zu a): (Abb. 27) Einzig bekannte Vergleichswerte stammen von LAUDELOUT aus Yangambi, Congo. Sieht man vom 1-Wert der 8-jährigen Brache in Yangambi ab, so ist die Abweichung am geringsten für P und K, während sich bei Ca, Mg und N die höheren Biomasse-Werte von BS, Carare, mit 210 t gegenüber 121 t/ha der 18-jährigen Brache in Yangambi bemerkbar machen, d.h. die Carare-Flächen

zeigen einen mehr linearen, die von Yangambi einen mehr asymptotischen Zuwachs.

Von den vier Kurven folgt die des Stickstoffs am engsten dem Anstieg der Biomasse. Interessant dürfte auch der Mengenvergleich zu den Primärbeständen in Abb. 28 sein: Während bei N, Ca, Mg die niedrigsten Primärwaldwerte nur vom höchsten Jungwuchswert (BS, Carare, 16-jährig) erreicht werden, tritt dies bei K und P schon im 5-jährigen Bestand ein. Hier liegt also eine geringere Vorratsbildung vor; die K- und P-Haushalte werden stärker angespannt sein.

Zu b): (Abb. 28) In diesen Vergleich der Primärstandorte wurde auch der 50-jährige Sekundärbestand von Kade, Ghana, eingeschlossen. Den vier Beständen - vorwiegend aus den feuchteren Tropen - sind zum Vergleich gegenübergestellt

- ein immergrüner mediterraner Eichenwald (LOSSAINT und RAPP, 1969)
- ein Buchenstandort aus den gemäßigten Breiten, Deutschland (Solling, Buche 125 Jahre) (PAVLOV, 1972)
- zwei Fichtenbestände aus den gemäßigten Breiten (Solling, Deutschland) (PAVLOV, 1972) mit einem Alter von 90 und 45 Jahren.

Letzterer Bestand wurde berücksichtigt, weil die Angaben über den älteren Bestand unsicher sind.

Überraschend hohe Werte für K und P, zum Teil auch Ca, liefert der Tropenwald von Darien. Hohe Ca-Vorräte sammeln sich anscheinend ohne weiteres auf kalkhaltigen Standorten an, wie im Beispiel der mediterranen Eichenvegetation von LOSSAINT und RAPP (1969) gezeigt. Ob dies eine gewisse Festlegung von P - also Immobilisierung

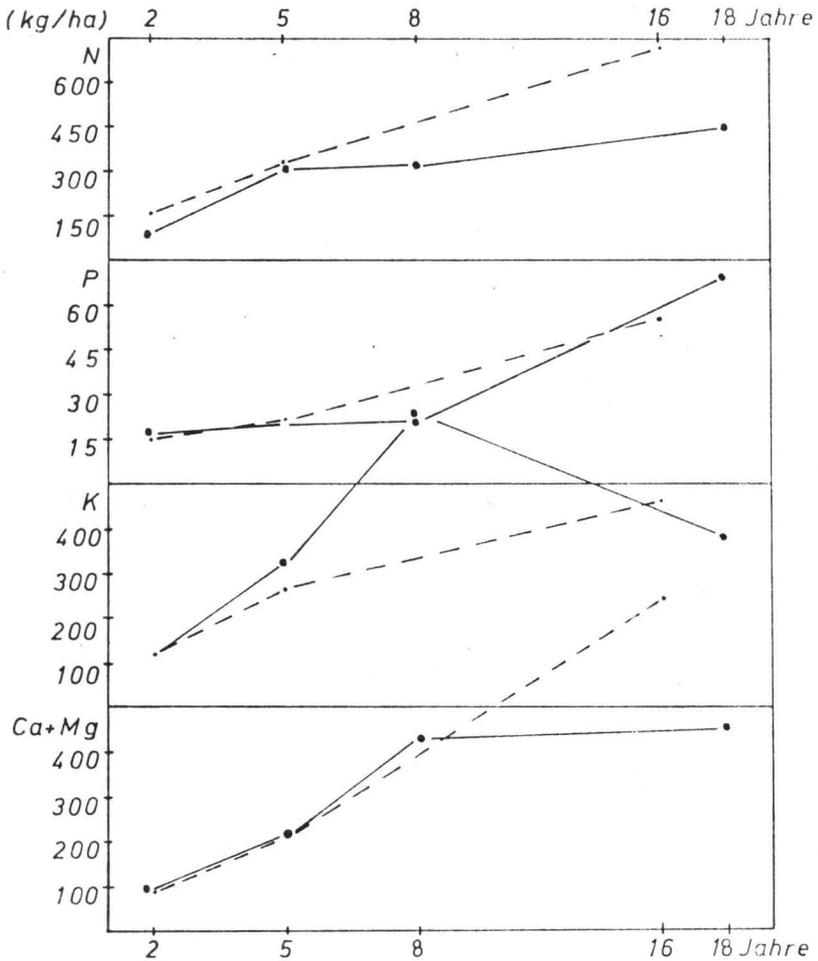


Abb:27 Bioelementvorräte in verschieden alten Sekundärvegetationen:

— Yangambi (Laudelout, 1960)  
- - - Carare

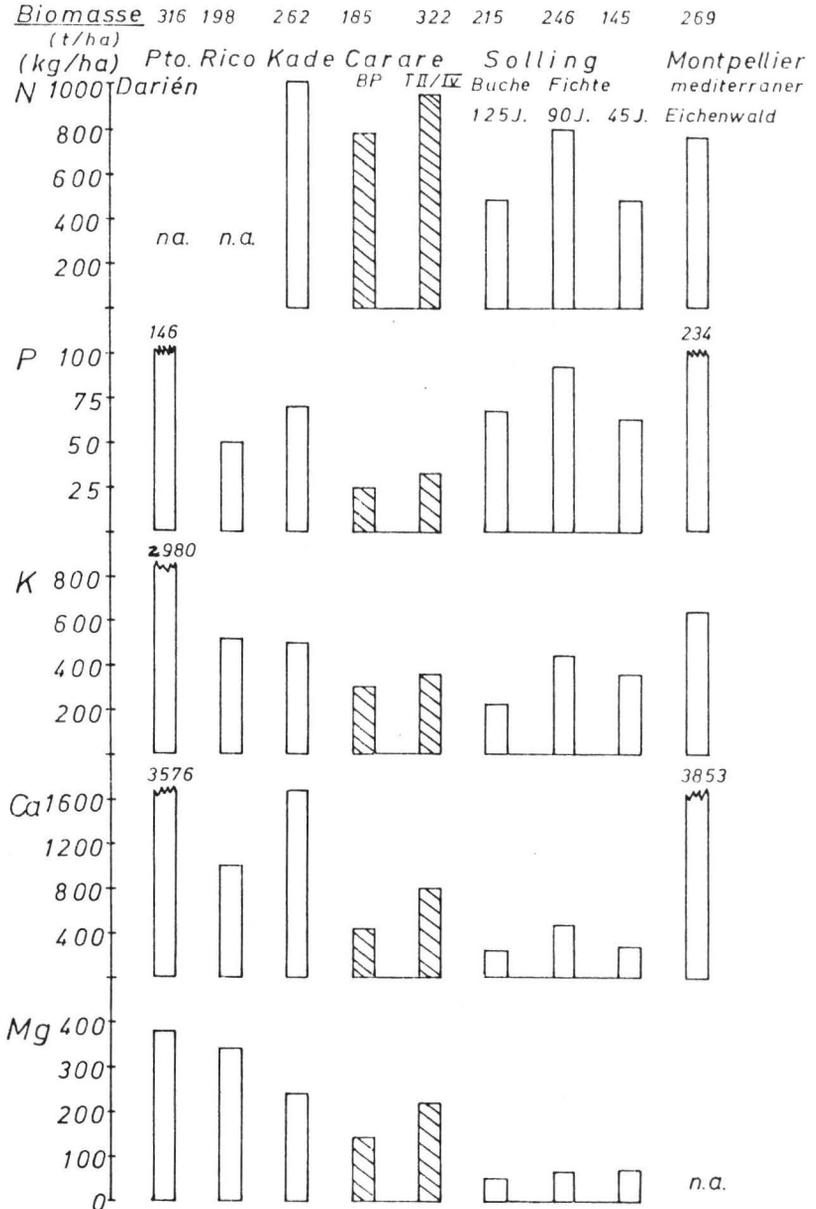


Abb. 28: Bioelementvoräte in der Vegetation mit Weltangaben zum Vergleich

im wahren Wortsinn - zur Folge hat und die hohen P-Werte erklärt, bleibt offen. Zum Bestand von Darien deutet GOLLEY et al. (1969) die Möglichkeit an, daß die Nähe zum Meer zur Deutung insbesondere auch der hohen K-Mengen heranzuziehen ist.

Im Falle von den verbleibenden drei Beständen besitzen die beiden Carare-Wälder die niedrigsten Elementvorräte, obwohl T II/IV ja mit seiner Biomasse Kade und Puerto Rico überschreitet. Zwischen den Bioelementmengen von BP und T II/IV besteht ein engeres Verhältnis als zwischen den respektiven Biomassen; und zwar liegt dies in dem hohen Palmenanteil von BP begründet; diese besitzen im Blatt hohe, im Stamm dagegen niedrige Bioelementgehalte.

Trotz ihrer vergleichsweise ärmlichen Ausstattung mit Bioelementvorräten schneiden die Carare-Bestände gegenüber den als relativ charakteristisch ausgewählten gemäßigten Waldbeständen (Buche und Fichte) in bezug auf N sehr gut und in bezug auf P schlecht ab, während K und Ca im gleichen Größenordnungsbereich liegen.

## 7. Bioelementinventur der organischen Auflage und des Bodens

### 7.1 Organische Auflage

Wie bereits in der allgemeinen Bodenbeschreibung in Abschn. 3.31 dargelegt, ist im Carare-Wald eine organische Auflage die Regel; sie wird durch eine Verfilzung mit Feinwurzeln charakterisiert, welche das gängige Gliederungsschema in L, F und H-Schichten überlagert. An auflageschwachen Standorten findet sich meist ein um 5-10 cm mächtiger, von Feinhumus und "litter" durchsetzter Wurzelfilz mit ganz geringem Überzug aus L- und F-Material. An auflagestarken Standorten kann man mehr oder minder deutlich die (geringmächtige) L- von der oberen F-Schicht trennen, die beide der nun stärker mit F- und H-Material durchsetzten Wurzelfilzschicht aufliegen. Verständlicherweise wird durch die Wurzel-mischung eine befriedigende Aufgliederung sehr erschwert. Sinnvoll erschien nur eine Zweiteilung in

LF-Schicht und

WF-Schicht (von Wurzel-Fermentation-Schicht).

Gewonnen wurden die Flächen-Trockensubstanzwerte in 20x20 cm Rahmen, wobei jede Parzellenprobe aus 6 Einzelproben durch Mischung entstand. Die Zahl der Parzellen war in BP 4 (zu 2 zusammengezogen), in BS, RG und R jeweils 2. Extra, jedoch im Zusammenhang mit der organischen Auflage, wurde das Totholz aufgeführt. Es wurde auf Teilflächen gesammelt, und zwar in BS auf 2 Parzellen 8x8 m, sonst auf je 3 Teilflächen von 1 m<sup>2</sup>/Parzelle. Alle Proben wurden getrocknet, gewogen und gemischt, ehe ihnen Teilproben zur chemischen Gesamtanalyse entnommen wurden (Methoden s. Vegetationsproben, Abschn.6).

Aus den bestimmten Gehaltswerten und den Massenwerten der Auflage in den einzelnen Parzellen wurden die Bioelementmengen der Parzellen errechnet und daraus die Mittelwerte gebildet, welche in Tab. 25 zusammen mit den Mittelwerten der Auflagen-Trockenmasse aufgeführt sind.

Tab. 25: Die organische Auflage und ihre Bioelementvorräte

Bestand	Kompo- nente	Trocken- masse kg/ha	Bioelementvorräte in kg/ha				
			N	P	K	Ca	Mg
BP	LF	6.800,00	105,6	4,39	6,5	48,2	10,3
	WF	47.361,00	565,9	13,41	25,6	45,5	17,5
	TH	4.585,00	21,2	0,70	2,5	20,2	3,5
		58.746	692,7	18,50	34,5	113,9	31,3
BS	LF	11.343,75	156,20	7,10	12,20	85,55	18,60
	WF	12.945,59	175,81	4,40	8,25	20,30	7,55
	TH	12.890,63	53,55	3,20	12,00	24,50	11,80
		37.179,97	385,56	14,70	32,45	130,35	37,95
RG	LF	6.208,34	100,30	3,10	22,20	75,30	16,30
	WF	10.131,25	152,00	5,07	51,90	53,10	8,50
	TH	6.255,00	72,70	2,10	10,00	30,80	5,00
		22.594,59	325,00	10,30	84,10	159,20	29,80
R	Gras- Streu	5.875,00	92,00	5,30	10,67	57,31	9,19
	LF	1.166,67	12,43	0,99	1,56	5,2	1,33
	WF	318,00	4,77	0,14	0,40	1,23	0,32
	TH	11.041,66	90,64	5,22	13,94	22,15	8,13
		18.400,74	199,89	11,65	26,59	85,87	18,97

Die Werte in Tab. 25 erscheinen in einer Zusammenstellung, wie sie für die Erfassung der Gesamtvorräte der Standorte benötigt wird. Für eine gesonderte Betrachtung des Phänomens "organische Auflage" sollte das Totholz herausgenommen werden, und zwar aus zwei Gründen:

a) Methodisch erfolgte die Totholzernte ungleichmäßig; der Unterschied in der Flächengröße ( $8 \times 3$  m in BS gegenüber  $3 \times 1$  m<sup>2</sup> auf den sonstigen Parzellen) dürfte wesentlich für den höheren BS-Wert gegenüber BP und RG verantwortlich sein. Dabei ist der größeren Fläche der Vorzug zu geben, da sie der Dimension der mittleren und größeren Totholz-Teile (Äste und Stämme) besser angepaßt ist. Selbst BS mit seinen drei Parzellen zeigt aber noch eine große Streuung (in Tab. 26 sind die Einzel- und Mittelwerte wiedergegeben), wie sie von der Bestandesdynamik her natürlich auch zu erwarten ist: Parzelle 1 (BS) zeigt gleichzeitig die größte Unterwuchs-Biomasse als Folge stärkerer Auflichtung, die anscheinend durch den Fall eines abgestorbenen Altbestand-Baumes entstanden war.

b) Gleichzeitig muß man natürlich zwischen der Totholz- und der übrigen Auflage-Masse eine widerläufige Tendenz der Abhängigkeit vom Bestandesalter erwarten. Die Totholzmasse ist zwangsläufig nach Kahlschlag und Brand am höchsten und sinkt dann ab, während die übrige Auflage-masse durch Brand und Freistellung, wie auch das Absterben der Feinwurzeln im Wurzelfilz zunächst reduziert wird und langsam wieder seinem Gleichgewichtswert zustrebt. Beim Totholz wird diese Tendenz deutlich, wenn man nur die methodisch vergleichbaren Zahlen betrachtet (Tab. 26); für die übrige Auflage bringt Abb. 29 die Darstellung der gegenläufigen Tendenz.

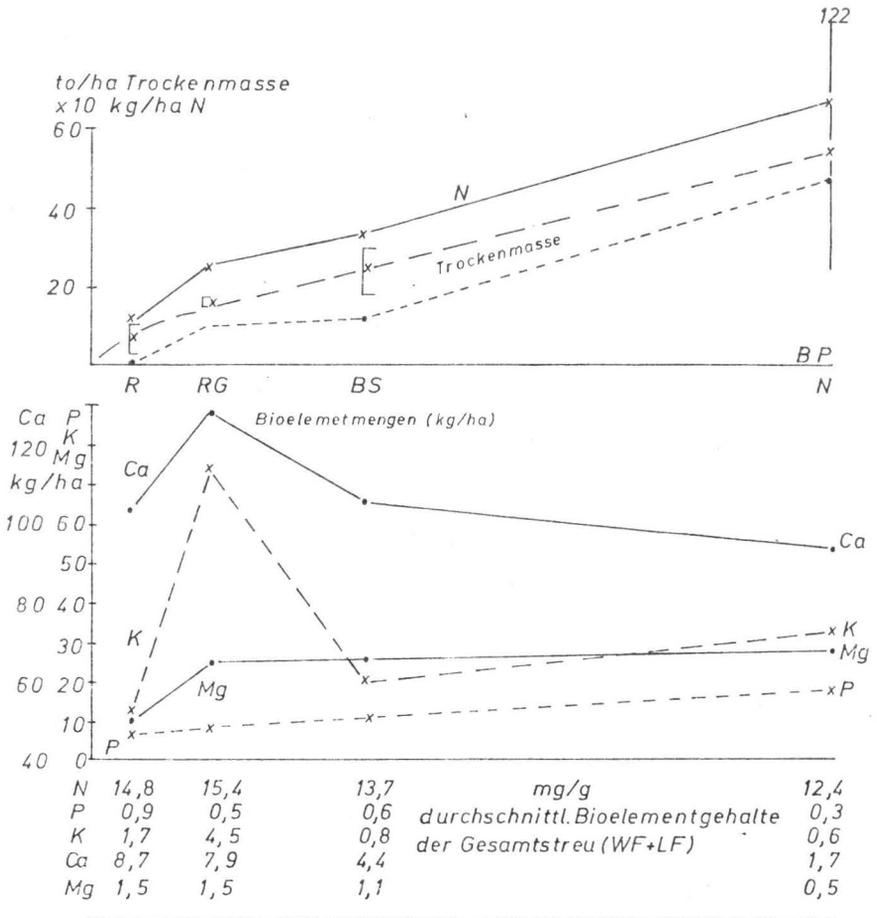


Abb.29: Die organische Auflage(LF und WF) der vier Standorte R, RG, BS, BP: Trockensubstanz(mit Streuung) und Bioelementmengen, sowie die errechneten durchschnittlichen Bioelementgehalte

Tab. 26: Totholz-Trockenmasse auf den Parzellen der vier Standorte (t/ha)

	BP	BS	RG	R
1)	0,61	1) 25,94	1) 5,65	1) 8,46
4)	-	2) 4,13	3) 6,95	2) 13,62
2)	6,28	3) 8,61		
3)	11,44			
Durchschnitt	4,57	(12,89)	6,25	11,04

Die einzelnen Parzellen- und Mittelwerte der Auflage-Trockenmasse erscheinen in Tab. 27 und sind auch an Abb. 29 erkenntlich. Obwohl natürlich die Zahl der Parallelen klein ist, demonstriert die Darstellung, was auch im Feld zu beobachten ist; geringmächtige Auflagen in jungen Regenerationsstadien mit geringer Streuung, aber starke Auffächerung im Primärwald. Eine befriedigende Erklärung für den z.T. recht kleinräumigen Wechsel in der Auflagendicke läßt sich nicht geben. Der Versuch einer Korrelation zwischen der Streumenge und der neben den einzelnen Streufängern bestimmten Masse der organischen Auflage verlief positiv im T II/IV Bestand, dagegen negativ im BP-Bestand. Allerdings stand für diesen Vergleich nur eine Streufallperiode von drei Monaten zur Verfügung, so daß die Ergebnisse nicht als endgültig angesehen werden können.

Tab. 27: Trockenmasse (t/ha) der organischen Auflage in den Einzelparzellen der vier Standorte

	BP	BS	RG	R
1)	27,39	1) 18,32	1) 17,36	1) 3,58*
4)	122,67	3) 30,25	3) 15,32	2) 9,33*
2)	42,21			
3)	24,33			
Durchschnitt	54,16	24,29	16,33	7,36
T II/IV	52,0			

\* unter Einschluß toter Grasauflage

Der Anstieg der Auflage-Trockenmasse mit dem Bestandesalter geht Hand in Hand mit einem entsprechenden Anstieg des Stickstoffvorrats. Wie Abb. 29 zeigt, gilt dies nur in stark abgeschwächtem Maße für P und K und gar nicht für Mg und Ca; der Anstieg der Trockenmasse ist hier also mit einer zum Teil erheblichen Verdünnung der Bioelemente verbunden, die sich in den durchschnittlichen Gehaltswerten ausdrückt. Hierbei wird bereits berücksichtigt, daß RG in bezug auf K und Ca als relativ reicher Standort herausfällt, was in Abschn. 7.2 noch zu besprechen sein wird.

Die oben erwähnte Verdünnung der Bioelemente in der organischen Auflage verdient noch eine kritische Überprüfung.

Wenn die organische Auflage mit dem Bestandesalter anwächst, so geschieht dies zugunsten der WF-Schicht. Das gleiche gilt bei standörtlichen Dickenunterschieden der Auflage. Die Bioelementgehalte der WF-Schicht liegen in der Regel unter, bei P, Ca und Mg sogar beträchtlich unter denen der LF-Schicht. Tab. 28 zeigt dies für vier Parzellen im Primärwald BP. Die Verdünnung ist also zwangsläufig. Vergleicht man nun, wie sich die Gehalte mit der Zunahme der WF-Schicht von Parzelle 1 über 2 bis 4 verändern, so fällt doch auf, daß die Gehalte in der WF-Schicht gleich bleiben (N, P) oder sinken (K, Ca, Mg). Gleichzeitig verändert sich die Morphologie der WF-Schicht von Parzelle 1 bis 4, indem der Anteil von Humus immer größer, derjenige der Wurzeln immer kleiner wird. Die geringeren Bioelementgehalte bei mächtiger WF-Schicht werden also nicht durch die Wurzeln sondern den Humus verursacht. Die Gehaltsdifferenzierung zwischen WF und WL, die an sich vorliegt, aber sich mit anwachsender Auflage

verstärkt, kann also auch hier als normale Verlagerung des Abbau-Schwerpunktes auf den jeweiligen Oberflächenbereich verstanden werden, der andererseits wegen verstärkter Austrocknungsgefährdung nur viel schwächer durchwurzelt wird.

Tab. 28: Bioelementgehalte und Trockenmasse von LF- und WF-Schicht in Primärwaldparzellen (BP)

BP		t/ha Trocken- masse	N	P	K mg/g	Ca	Mg
1	LF	4,36	16	0,38	0,75	7,4	1,8
	WF	23,03	11	0,27	0,76	2,3	0,6
2	LF	3,01	18	0,45	1,05	5,3	1,3
	WF	39,20	15	0,28	0,66	0,8	0,5
4	LF	6,01	17	0,51	1,19	4,5	1,2
	WF	116,67	12	0,28	0,42	0,5	0,2

Als Vergleich mit anderen tropischen und gemäßigten Standorten könnten einerseits wieder Yangambi (Congo) und Kade (Ghana) genannt werden, deren Auflage jedoch die von R nicht übersteigt und zumindest in Kade (2,26 t/ha) wohl nur aus Altstreu (L-Horizont) besteht (Tab. 29).

Tab. 29: Auflage-Trockenmasse und Bioelementvorräte an Vergleichsstandorten

	t/ha	N	P kg/ha	K	Ca	Mg
Kade, Ghana (Greenland- Kowal, 1960)	2,26	34,7	1,12	10,0	45,0	5,6
Yangambi (Laudelout, 1960)						
18-j.	5,52	75,0	2,7	8,0	66,0	
8-j.	7,98	101,0	4,1	81,0	110,0	
5-j.	7,32	79,0	2,9	15,0	70,0	
Solling						
Buche 125-j.	30,00	868,0	54,0	103,0	107,0	35,7
Fichte 90-j.	100,00	988,0	55,6	46,3	91,7	21,0
Ulrich-Mayer- Pavlov, 1971						

Dagegen liegen die Auflage-Trockenmassen von Buche und Fichte im Solling im gleichen Größenordnungsbereich, die Bioelementmengen ebenfalls.

## 7.2 Mineralböden

### 7.21 Methodik

Die Bodenproben auf jeder Parzelle wurden mit einem Volumenbohrer an 6 verschiedenen Stellen systematisch in den Tiefen 0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, 30-40 cm und 40-50 cm entnommen. Jede gesammelte Bodenprobe setzt sich also aus 6 Einzelproben zusammen. Meist wurden die Tiefen 60-70 cm und 80-90 cm auch erfaßt. Im Standortsvergleich (7.22) und dem später folgenden Behandlungsvergleich (9.1) wurde jedoch nur ein Tiefenbereich

von 0-50 cm berücksichtigt. Durchschnittswerte für alle Tiefen sind in den Profilbeschreibungen (Anhang A) angegeben. Zur Untersuchung am getrockneten Feinboden < 2 mm kamen folgende Methoden zur Anwendung:

- Organische Substanz (durch Verbrennung in Wösthoff-Apparatur)
- Gesamtstickstoff nach Mikrokjehldal-Aufschluß im Technicon Autoanalyzer (s. 6)
- pH in 0,01 M  $\text{CaCl}_2$ -Lösung (Verhältnis 1:2,5)
- Austauschkapazität (AKt) nach ULRICH und RIEHM (1954) mit  $\text{NH}_4$ -Oxalat
- Austauschbare Kationen (Na, K, Ca, Mg, Al, Mn, Fe) in  $\text{NH}_4\text{Cl}$ -Eluat mittels atomarer Adsorptionsspektrometrie (Perkin-Elmer)
- H berechnet aus dem pH-Wert
- Eisen in  $\text{NH}_4\text{Cl}$ -Eluat; kolorimetrische Bestimmung mit 2,2 Bipyridin
- Mangan in  $\text{NH}_4\text{Cl}$ -Eluat durch Adsorptionsspektrometrie
- Gesamtphosphor (Pt) kolorimetrisch als Ammoniummolybdat, mit Ascorbinsäure als Reduktionsmittel
- Phosphatfraktionierung nach CHANG und JACKSON (1957)

Zur Umrechnung der Gehalts- auf Flächenwerte war es beim Mineralboden erforderlich, die Trockenraumgewichte ( $\text{TR}_G$ ) der Tiefenabschnitte zu bestimmen. Für den Oberboden von 0-20 cm wurden dazu an den Probenahmestellen 12-15 Stechzylinderproben entnommen und daraus die durchschnittlichen  $\text{TR}_G$  der Tiefenzonen 0-10 und 10-20 cm bestimmt. Für die tieferen Zonen konnten die Werte aus den pF-Bestimmungen der jeweiligen Einschlüge übernommen werden (s. Abschn. 10). Die Umrechnung der Elementgehalte auf Elementmengen geschah mittels eines Fortran-Programms (BODD-ULRICH). Ein Modell der Ausgangsdaten auf Lochkarten befindet sich im Anhang C2.

### 7.22 Standortvergleich

In Abschn. 3 wurden die Böden der Terrassenlandschaft als in ihren Eigenschaften ähnlich bezeichnet. Zur Prüfung der Vergleichbarkeit der Einzelstandorte in bezug auf ihre chemischen Analysenwerte wurden letztere einer Zweiwegklassifikation-Varianzanalyse unterzogen\*, deren Ergebnisse in Tab. 30 aufgeführt sind.

Tab. 30/ Standortvergleich mit Signifikanztest  
(Durchschnittswerte von 10 cm-Tiefenschichten bis zu 50 cm)

Parameter	BP	BS	RG	R	F
pH	3,58	3,68	3,59	3,76	***
C %	1,02	1,18	1,35	0,79	***
N %	0,07	0,09	0,12	0,06	***
Pt mg/100 g	9,17	6,88	13,90	7,24	***
H $\mu$ val/g	2,19	1,33	1,39	1,10	n.s.
K $\mu$ val/g	0,01	0,03	0,34	-	
Ca $\mu$ val/g	3,58	1,74	5,06	2,31	*
Mg $\mu$ val/g	0,75	0,31	1,53	0,63	***
Al $\mu$ val/g	22,09	22,37	42,33	16,41	***
AKe $\mu$ val/g	29,38	27,93	52,04	23,48	***
C/N	14,22	12,59	10,51	12,25	***
K Kval/ha	0,016	0,037	0,386	-	***
Ca Kval/ha	5,82	2,66	6,75	3,64	n.s.
Mg Kval/ha	1,21	0,45	1,95	0,93	***
Al Kval/ha	35,45	34,20	56,15	25,88	***
AKe Kval/ha	46,84	42,60	68,55	36,93	***
C t/ha	16,00	17,65	16,48	12,07	***
N kg/ha	1071	1328	1494	950	***
Pt kg/ha	146	104	183	114	***

n.s.: nicht signifikant

\* : signifikant (95 %)

\*\*\*: signifikant (99,9 %)

\* Das FORTRAN Computer Programm (BMD02V) wurde dankenswerterweise von Frau Dr. M. Ulrich eingerichtet (statistisches Modell im Anhang E)

Daß diese Werte in den meisten Spalten hochsignifikant sind, hat im wesentlichen zwei Gründe:

- einmal müssen die vier Standorte ja gleichzeitig als Behandlungsvarianten gesehen werden, was wohl insbesondere auf C, N, H<sup>+</sup> und Al<sup>+++</sup> Auswirkungen gehabt hat.

- Zum anderen fällt der RG-Standort heraus durch höhere Austauschkapazität und größere Mengen an Basen. Da es sich um einen Boden der subrezentem Talaue handelt, müßte auch im Hinblick auf die Bioelementversorgung mit einer Abweichung gerechnet werden.

Wenn der RG-Standort trotz dieser Abweichung in den Vergleich einbezogen wurde, so einmal wegen der sicheren Altersbestimmung des Bestandes, und zum anderen deswegen, weil die registrierbaren Unterschiede zwischen RG und den übrigen Standorten zwar als örtlich wichtig, auf die gesamte Streubreite möglicher Standortvariationen bezogen jedoch als unerheblich anzusehen sind.

### 7.23 Der Bioelementvorrat der Mineralböden

Bioelementgehalte der Mineralböden sind über Tab. 30 hinaus nur in den Profilbeschreibungen (Anhang A) aufgeführt. Tab. 31 faßt bereits die Bioelementvorräte der Wurzelzone (0-50 cm) der Einzelstandorte BP, BS, RG, R sowie T II/IV, T IV(1) und TIV(2) zusammen. Innerhalb der Böden der Terrassenlandschaft fällt auch hier der RG-Bodenstandort durch eine deutlich, wenn auch begrenzt bessere Versorgung insbesondere mit N, P und K auf. Die Böden des Hügellandes liegen hinsichtlich der C- und N-Werte im unteren Bereich. Typ II/IV hat einen wesentlich höheren Ca- und Mg-Vorrat, während das Kalium fehlt. Die anderen beiden Böden (T IV<sub>1</sub> und

Tab. 31: Bioelementvorrat (kg/ha) im Mineralboden  
(Tiefenbereich 0-50 cm)

	C	N	P	K	Ca	Mg	Al
BP	80 000	5 350	730	-	582	68	1 595
BS	88 200	6 640	520	-	266	27	1 533
RG	82 300	7 575	916	76	672	119	2 524
R	60 600	4 750	570	-	363	57	1 164
T II/IV <sub>0</sub>	33 190	4 828	698	-	2 380	197	605
T IV <sub>1</sub>	29 620	4 130	618	447	418	107	2 827
T IV <sub>2</sub>	n.b.	n.b.	566	335	206	56	2 494
1	n.b.	3 000	1 200	387	268	140	n.b.
2	n.b.	4 592	n.b.	650	2 576	370	n.b.
3	n.b.	2 800	n.b.	336	100	53	n.b.

1: 100-j. Fichte Deutschland (n. Ulrich, B., 1971)

Tiefenbereich 0-30 cm 2: 50-j. Sekundärwald Kade-Ghana (nach Greenland-Kowal, 1960)

3: 18-j. Sekundärwald Yangambi-Congo (nach Bartholomew Meyer-Laudelout, 1953)

T IV<sub>2</sub>) aus dem Hauptverbreitungsgebiet der relativ besten Bestände zeigen dagegen die höchsten K- und die niedrigsten Ca- und Mg-Vorräte. Die Gegenüberstellung soll die in der Diskussion darzulegende relative Unabhängigkeit der Regenwaldvegetation vom Bioelementvorrat des Standortes untermauern.

Von den in Tab. 31 unter 1-3 aufgeführten außerkolumbianischen Zahlen sind nur die unter 1 methodengleich und deshalb allein wirklich vergleichbar. Wie schon bei den vegetationsgebundenen Bioelementen zeichnet sich der gemäßigte Standort durch höhere Mengen an P, nicht dagegen an N, Ca und Mg aus, wobei zu berücksichtigen ist, daß 55-70 % des Gesamtphosphor (Pt) aus occludierten, d.h. ökologisch irrelevanten Phosphaten besteht.

## 8. Der Umsatz der organischen Substanz und der Bioelemente im Wald

### 8.1 Streufall

#### 8.11 Methodik

In den drei untersuchten Waldbeständen wurden Streufänger (je 6 in BP und BS, 5 in T II/IV) mit einer Sammelfläche von je  $0,74 \text{ m}^2$  aufgestellt und Blätter, Zweige, Früchte und Palmenwedel getrennt gesammelt, getrocknet, gewogen und für die chemische Analyse (s. Abschn. 6.1) zu Mischproben vereinigt. Aus organisatorischen Gründen wurde nach 3- und 1-Wochenperioden im Wechsel gesammelt. Es zeigte sich jedoch später bei der chemischen Analyse, daß zwischen den Bioelementgehalten generell kein, bei Kalium allein ein sehr kleiner, nicht gesicherter Unterschied bestand, so daß mit merkbareren Verlusten während der 3-Wochen-Periode nicht gerechnet zu werden braucht. Die Andeutung eines Kaliumverlustes, einschließlich der Tendenz einer Beziehung zur Niederschlagshöhe - beides im "t-Test" nicht gesichert - spricht allerdings dafür, daß solche Sammelperioden nicht über diese Zeitspanne hinaus verlängert werden sollten. Nach dieser Kontrolle wurden die respektiven Werte (Streumenge und Bioelemente) der zwei Perioden zu Monatswerten zusammengelegt. Die monatlichen Mittelwerte aus den 5 bzw. 6 Streufängern sind mitsamt Standardabweichung und Standardfehler in Tab. D3 im Anhang aufgeführt. Der Standardfehler variiert bei der Blattstreu zwischen 10-34 % (BP), 15-22 % (T II/IV) und 3-20 % (BS); letzterer Wert liegt von zwei Ausnahmen abgesehen eigentlich zwischen 3 und 11 % und deutet somit auf die sehr viel größere Flächenhomogenität dieses Bestandes. Bei den Zweigen registriert man naturgemäß größere Standardfehler (18-77 %); noch größere treten allerdings

bei den Palmenwedeln auf, die nur im Laufe des Jahres insgesamt viermal gesammelt wurden, aber dann mit sehr großen Werten zu Buche schlugen.

Standardfehler zwischen 8,6 und 42,5 % für die Blattkomponente und von 20,7-60,8 % für die Holzkomponente haben KLINGE und RODRIGUES (1968) im Regenwald von Manaus, Amazonien, über eine zweijährige Beobachtungszeit festgestellt. In diesem Fall war die Zahl der Streusammler 10 mit je einer Fläche von 0,25 m<sup>2</sup>. Die großen Schwankungen waren nach den oben genannten Autoren auf die kleine Fangfläche sowie auf die Zahl der Sammler zurückzuführen. Andere Beispiele aus den Tropen lassen sich aus der Literatur schwer heranziehen, da meist nur Durchschnittswerte angegeben sind.

#### 8.12 Streumengen

Die jährlichen Streumengen der untersuchten Bestände sind 12 t/ha (BP), 9,5 t/ha (BS) und 8,7 t/ha (T II/IV). Die Werte sind in Tab. 32 und in Tab. D4 (Anhang) zusammen mit denen anderer Standorte aufgeführt.

LAUDELOUT und MEYER (1954) gaben für verschiedene Waldtypen des Congos jährliche Streumengen zwischen 12,3 und 15,3 t/ha an. BERNHARD (1970) fand in dem "Fôret Ombrophile" der Elfenbeinküste Streuraten von 8 und 11 t/ha in jeweils zwei verschiedenen Standorten. Einen ähnlichen Wert von 12,5 t/ha ermittelte NYE (1961) in Kade, Ghana. Nach JENNY et al. (1949) schwanken die Streumengen zwischen 8,5 t/ha für den Regenwald Calimas und 12 t/ha für den Feuchtwald Chinchinás in Kolumbien. Zu kleineren Streuwerten kamen KLINGE und RODRIGUES (1968) für den Terra firme-Wald in Manaus, Brasilien.

Sie berechneten 6,7 t/ha und 7,9 t/ha in einer Zweijahresperiode (Durchschnitt von 7,3 t/ha). Der jährliche Streufall (nur Blätter) für einen Regenwald in Nord Queensland betrug nach WEBB (1958) 6,7 t/ha. RODIN und BAZILEVICH (1967) fanden für acht Standorte der feuchten Tropenwälder Streuwerte um 14 t/ha, für subtropische Wälder zwischen 4 und 8 t/ha. Nach NYE und GREENLAND (1960) erreichte der jährliche Streufall Werte zwischen 8 und 10,3 t/ha. Nach den Untersuchungen von MITCHELL (zitiert von BRAY und GORHAM, 1964) in Malaysia, erbrachten Dipterocarpaceenwälder eine jährliche Streumenge zwischen 5,5 und 7,2 t/ha. MADGE (1965) berichtet über einen ähnlichen Wert von 5,6 t/ha in Ibadan, Nigeria, während MEDINA (1966) (zitiert von KLINGE und RODRIGUES, 1968) einen Wert von 8,25 t/ha (Blattfraktion) für die laubwerfenden Wälder der Central-Llanos von Venezuela ermittelte.

Untersuchungen in den gemäßigten Zonen mit Koniferen und Laubwäldern geben jährliche Streuraten zwischen 3 und 7,9 t/ha an (WILL, 1959; METZ, 1952; BRAY und GORHAM, 1964, u.a.).

Aus den dargestellten Ergebnissen kann man schließen, daß man in den angeführten Tropenwäldern mit einer durchschnittlichen jährlichen Streuzufuhr von 8-15 t/ha zu rechnen hat. Diese ist um das 3-4-fache größer als die Streumengen der gemäßigten Zonen.

Tab. 32: Streumenge 1970/71 aufgegliedert in Komponenten (t/ha/Jahr)

	Blätter	Zweige	Früchte	Palmenwedel	Summe
T II/IV	6,64 (73 %)	1,97 (23 %)	0,12 ( 4 %)	-	8,73
BP	6,51 (54)	3,09 (26)	0,36 (3)	2,06 (17)	12,02
BS	7,41 (78 %)	1,83 (19)	0,21 (2)	-	9,45

Der Unterschied der Streuwerte zwischen den drei Cararewäldern dürfte hauptsächlich auf den Anteil der Palmenwedel in BP zurückzuführen sein. Wie die Aufgliederung in Tab. 32 erkennen läßt, variiert die Blattmenge in der Streu weitaus weniger (zwischen 6,5 und 7,4 t/ha). Der Blattanteil an der Gesamtstreu liegt bei 71-78 % (einschließlich Palmenwedel) und damit höher als die Angabe von RODIN und BAZILEVICH (1967), welche einen Wert zwischen 40 und 60 % für charakteristisch ansehen. KLJNGE und RODRIGUES (1968) erhielten ebenfalls 71,6 %, während NYE (1961), BRAY und GORHAM (1964) und MADGE (1965) Werte zwischen 62 und 67 % bestimmten. Auch die von RODIN und BAZILEVICH (1967) gefundene Beziehung der Streu zur Bestandesbiomasse (3-5 %) scheint enger zu streuen als von dem Autor gefunden, nämlich von 2,7 % (T II/IV) über 4,3 % (BS) bis 6,5 % (BP). Werte zwischen 2 % und 10,6 % lassen sich in der Literatur finden. Angesichts der in Abschn. 5 gefundenen Beziehungen zwischen Blattmasse und Gesamtbiomasse erscheint das nicht überraschend.

### 8.13 Saisonalität des Streufalls

Die jahreszeitliche Verteilung des Streufalls der drei Bestände erscheint in Abb. 30. Sie spiegelt die vorher (Abschn. 2) erwähnte Saisonalität des Blattwechsels wider. Die höchsten Monatswerte der Blattstreu waren im Januar-Februar (BS), Februar (BP) bzw. März-April (T II/IV) zu registrieren, d.h. während der bzw. gegen Ende (T II/IV) der regenarmen Zeit, in welcher die monatlichen Niederschläge auf 90-170 mm absanken. Die Verschiebung des Laubfall-Maximums auf T II/IV mag zufällig oder typisch sein, d.h. mit dem Wasserhaushalt des Standortes zusammenhängen. Der kurze Beobachtungszeitraum erlaubt hierzu keine Stellungnahme. Dies gilt eigentlich auch für die deutlich größeren trockenzeitlichen Laubfälle von BS, obwohl hier ein speziesbedingter Unterschied zu BP vorzuliegen scheint.

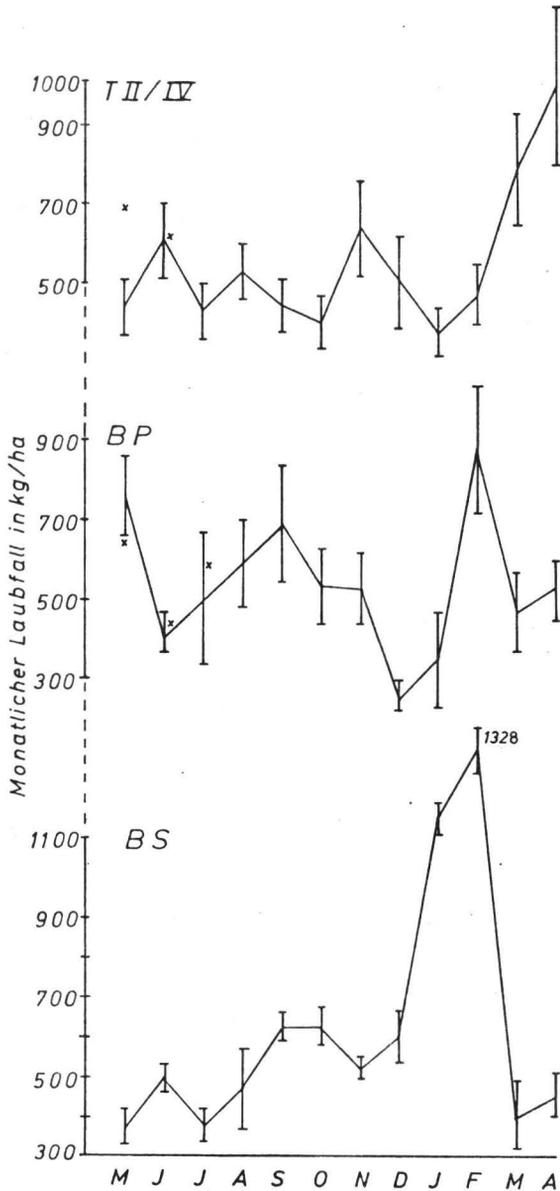


Abb. 30: Saisonalität des Laubfalls: monatliche Mittelwerte und Standardabweichung des Jahres 1970/1971 (Einzelangaben als x sind Werte für 1971)

8.2 Der Abbau organischer Substanz im Wald

Unter der Annahme eines im Primärwald ausgebildeten Gleichgewichtes von Zufuhr und Abbau organischer Substanz lassen sich über die Geschwindigkeit des Abbauvorganges Berechnungen aufstellen nach der Formel von JENNY et al. (1949)

$$A = k (L + A)$$

bzw. der von NYE (1961) und OLSON (1963)

$$A = k \cdot L$$

wobei A = Streufall pro Zeiteinheit, L = Streu auf dem Boden, k = Zersetzungskoeffizient ist.

Nach NYE und OLSON (1963) soll die JENNY'sche Formel nur für Wälder mit ausgeprägtem jahreszeitlichen Laubwechsel geeignet sein. Die Anwendung für die BP-Standorte von Carare erforderte eine willkürliche Anpassung der Mengenangaben der organischen Auflage, deren Wurzelfilz-Anteil ja nicht in die Berechnung eingehen darf, andererseits quantitativ nicht bestimmt ist. Der Anteil WF-freier Auflage wurde für die vier Parzellen von BP auf 20-80 % reduziert. Die auf dieser Annahme errechneten Koeffizienten finden sich in Tab. 33.

Tab. 33: Zersetzungskoeffizienten der Streu in BP-Parzellen nach JENNY et al. (1949) sowie NYE (1961) und OLSON (1963)

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	C a r a r e			
								1	2	3	4
(geschätzter Humusanteil der Streu:								50 %	50 %	20 %	80%
$k = \frac{A}{L+A}$	0,63	0,40	0,76	0,82	0,81	0,70		0,43	0,35	0,43	0,11
$k = \frac{A}{L}$	1,00	0,64	3,16	4,65	3,3- 4,2	2,2	1,3	0,75	0,53	0,75	0,32



### 8.3 Bioelementkreislauf

#### 8.31 Bioelemente der Streu

Die Bioelementgehalte der Streu variieren im Jahresablauf (Abb. F im Anhang), jedoch unregelmäßig und ohne Bezug zu anderen Größen (z.B. Niederschlag, Streumenge).

Auffallend sind insbesondere einzelne herausfallende Termine, so der November bei T II/IV oder der August bei BS. Solche Schwankungen ohne jede offensichtliche Erklärung fand auch BERNHARD (1970) in der Elfenbeinküste. Bei der Berechnung der Bioelementmengen können und brauchen diese Schwankungen nicht berücksichtigt zu werden. Eine Varianzanalyse der Gehalte nach Standort und Monaten, deren Ergebnisse in Tab. 34 wiedergegeben sind, brachte für Monate nur bei Si und Na (Blätter) bzw. Na, Mg und K (Zweige) schwach gesicherte Unterschiede, die wohl als zufällig anzusehen sind. Anders steht es mit den Standorten. Die registrierbaren signifikanten Unterschiede gehen bei den Blättern auf Konto von T II/IV (mehr K, Ca, weniger Mg) und BS (weniger P, Si). Bei den Zweigen liegen die T II/IV-Werte durchgehend höher (Ausnahme Mg). Damit ist sicher, daß sich die unterschiedlichen Bodenvorräte auf die Bioelementgehalte zumindest der Blätter und kleinen Zweige, wahrscheinlich aber wohl auch des Stammes, auswirken, so daß die vegetationsgebundenen Bioelementmengen für diesen Standort in Tab. D2 (Anhang) zwangsläufig zu niedrig angesehen sein dürften. Die Gehaltswerte der Streu selbst bieten hierfür allerdings nur einen relativen Anhaltspunkt, denn zwischen Frisch- und Streublättern bestehen Gehaltsunterschiede (Tab. 35), die auf postmortale, jedoch vorwiegend schon am Baum

Tab. 34: Varianzanalyse der Bioelementgehalte der Streu  
nach drei Standorten und 12 Monaten

	Asche %	N	P mg / g	Si g	Z w e i g e			Mg	Mn	Fe	Al
					Na	K	Ca TS				
a1 Primärwald	4,00	8,02	0,24	4,79	0,060	2,02	9,79	2,23	0,27	0,071	0,054
a2 Sekundärwald	2,99	7,36	0,21	3,55	0,075	2,61	6,11	2,36	0,30	0,166	0,845
a3 T II/IV	7,18	7,24	0,37	8,62	0,056	3,86	17,7	1,59	0,49	0,115	0,170
F-Test Standorte	xxx	n.s.	xx	x	x	x	xxx	x	n.s.	n.s.	xxx
F-Test Monate	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	x	x	n.s.	xx	n.s.	n.s.	n.s.
B l ä t t e r											
a1	6,04	13,22	0,35	16,8	0,052	1,26	8,01	1,85	0,16	0,085	0,12
a2	3,47	12,46	0,25	5,21	0,062	1,99	5,78	1,86	0,15	0,104	1,11
a3	9,99	12,40	0,41	24,9	0,063	3,31	13,6	1,33	0,52	0,085	0,13
F-Test Standorte	xxx	n.s.	xxx	xxx	n.s.	xx	xxx	xxx	xxx	n.s.	xxx
F-Test Monate	n.s.	n.s.	n.s.	x	x	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Irrtumswahrscheinlichkeit 5 % = x, 1 % = xx, 0,1 % = xxx

Tab. 35: Gehaltsunterschiede an Bioelementen von Baum- und Streublättern

	mg/g TS				
<u>BP</u>	N	P	K	Ca	Mg
Frischblätter	19,3	0,73	5,4	5,0	2,2
Streublätter	13,7	0,36	1,3	8,0	1,9
<u>BS</u>					
Frischblätter	19,4	1,08	5,6	5,3	1,9
Streublätter	12,3	0,23	1,9	5,7	1,9
<u>Palmen (BP)</u>					
Frischblätter	17,2	0,93	5,2	2,1	1,4
Streublätter	11,3	0,41	0,6	3,5	1,0

ablaufende Veränderung und Auswaschung zurückgehen (s. 8.1). Ein ausgeprägter Verlust trifft das Kalium, dessen Gehalt auf  $1/3$  bis  $1/4$  reduziert wird. Überraschend hoch sind aber ebenfalls die Relativ-Verluste von P und - weniger ausgeprägt - N.

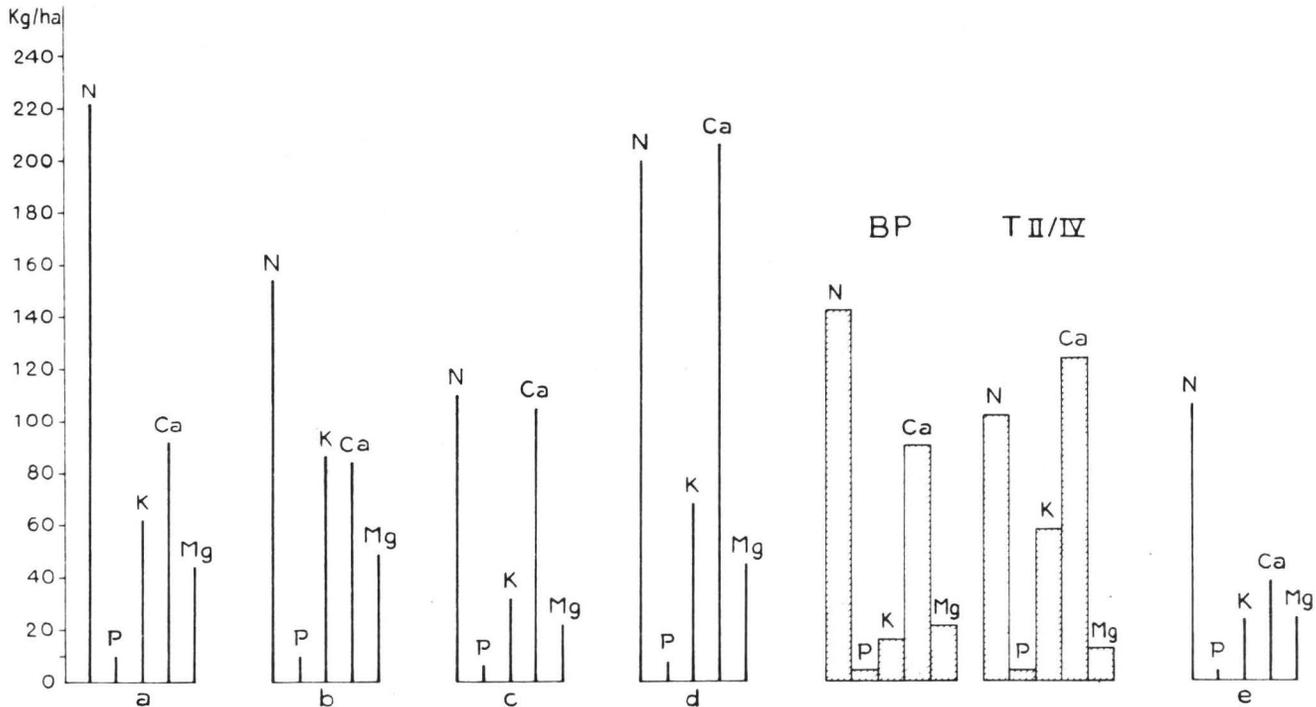
Die gesamten mit der Streu zum Boden jährlich zurückkehrenden Bioelemente sind aufgeschlüsselt und summiert in Tab. 36 aufgeführt. Sie zeigt als Standortabweichung:

- für K und Ca relativ hohe Werte in T II/IV,
- für Mg besonders niedrige Werte in T II/IV, und
- für P und N die höchsten Werte in BP.

Größenordnungsmäßig müssen die Werte im Vergleich zu anderen Tropenwäldern (Abb. 31, s. auch Tab. D4 im Anhang) als im unteren Streubereich liegend angesehen werden, wenn sie auch für N und Ca noch vom Regenwald Amazoniens unterschritten werden. Niedrigstwerte werden insbesondere also für K und P registriert, was ja durchaus den Verhältnissen in Vegetation und Boden entspricht.

Tab. 36: Jährliche Bioelementzufuhr zum Boden durch die Streu (kg/ha)

	N			P			K			Ca			Mg		
	BP	BS	TII/IV	BP	BS	TII/IV	BP	BS	TII/IV	BP	BS	TII/VI	BP	BS	TII/IV
Blatt	89,1	91,0	82,9	2,4	1,8	2,7	8,3	14,3	21,8	52,0	42,4	88,9	12,1	13,8	8,4
Zweige	25,4	13,7	18,0	.73	.37	.65	5,8	3,6	6,8	29,7	9,9	33,8	6,1	3,7	3,2
Früchte	2,9	3,8	1,7	.25	.29	.10	1,3	1,1	.85	.90	.85	1,1	.32	.34	.18
Palmen	23,3			.85			1,3			7,3			2,0		
Total	140,75	108,5	102,6	4,2	2,4	3,4	16,6	19,0	29,4	89,9	53,1	123,86	20,5	17,8	11,7



a - Brachystegia-Wald, Congo; b - Macrolobium-Wald, Congo; c - Regenwald, Elfenbeinküste; d - Feuchtwald, Kade-Ghana; e - Regenwald, Manaus-Amazonien (QUELLENNACHWEIS s Tab.D4 ANHANG)

**Abb.31:** Jährliche Bioelementzufuhr zum Boden durch die Streu in einigen tropischen Standorten

Tab. 37: Anteil der Bioelemente in der Streu an dem gesamten Vegetationsvorrat (%)

Bestand	N	P	K	Ca	Mg
BP	19,4	16,4	6	21	15,7
T II/IV	11	10,7	8	15,4	5,7
BS	15	4,3	4	9	11
Kade, Ghana	19,4	10,6	13,2	12,6	19,2
Congo	20	2	17	20	

Schließlich läßt sich der Bioelementrückfluß mit der Streu in Prozent der vegetationsgebundenen Bioelementmenge ausdrücken, was in Tab. 37 geschehen ist, wobei für T II/IV wegen der zu niedrig bestimmten Gesamtbioelementmenge Maximalwerte angegeben sind. Besonders hervorzuheben wären die durchweg niedrigen Werte für BS und die geringen K-Mengen der Carare-Streu.

#### 8.32 Bioelement-Rückfluß mit der Kronentraufe

Der Gesamtwert des k-Rückflusses verschiebt sich allerdings sehr, wenn man die Auswaschung von K aus dem Kronendach einbezieht. Leider können hierzu nur Näherungswerte geliefert werden, da von den notwendigen Größen nur die Kronentraufe mit ausreichender Genauigkeit erfaßt wurde, während für die Bioelementgehalte der Kronentraufe nur sechs Wasseruntersuchungen zur Verfügung stehen.

### 8.321 Kronentraufe

Acht HELLMANN-Regenmesser wurden im Primärwald (BP) systematisch verteilt und ihre Auffangergebnisse mit den Niederschlagsdaten verglichen, die 100 m entfernt durch jeweils einen Regenmesser und einen Regenschreiber registriert wurden. Anhand von 27 Einzelniederschlägen unterschiedlicher Dauer und Intensität wurde die in Abb. 32 wiedergegebene Beziehung zwischen Freiland- und Waldniederschlag gefunden. Anhand der Regenschreiberdaten, die von Mai 1970 bis August 1971 gesammelt worden waren, wurde als Summe der Einzelinterzeptionen die jährliche Gesamtinterzeption von 751 mm bzw. einem Kronentrauf von 2269 (Gesamtniederschlag 3020 mm) errechnet, d.h. 75 %. NYE (1961) berechnete aus monatlichen Messungen in Kade (Ghana) einen Interzeptionswert von 16 %. FOCAN und FRIPIERT (1963) (zitiert von LAMPRECHT, 1973) errechneten für den Yangambi-Wald (Congo) eine Interzeptionsrate von 19,7 %. LAMPRECHT (1973) zitiert weiter Beispiele aus dem Regenwald der Küstenkordillere Brasiliens (nach FREISE, 1936) und aus den DYPTEROCARPACEEN-Wäldern in Malysien (nach KENNORTHY in BRUNIG, 1971). In beiden Fällen wurden Interzeptionswerte von 20 % gefunden, während 17 % von Mc.GINNIS et al. (1969) im Regenwald Panamás ermittelt wurden.

### 8.322 Bioelemente in der Kronentraufe

Die Bioelementgehalte der Kronentrauf ändern sich mit der Niederschlagsintensität. Diese Beziehung kann hier nicht berücksichtigt werden, da Wasseruntersuchungen nur von drei Niederschlägen (56, 60 und 130 mm) vorliegen.

Der lange, komplizierte und langwierige Reiseweg sowie die Schwierigkeit, zeitgerechte Lagen- bzw. Analysenmöglichkeiten zu finden, bedingen diesen Mangel. Es ist deshalb nur möglich, mit dem aus der Freiland-Wald-Differenz errechneten Mittelwert der Bioelemente im Wasser und der Jahres-Kronentraufe einen Nähierungswert zu ermitteln, der in Tab. 38 zusammen mit der Streu-Bioelementmenge sowie der Summe beider dargestellt ist. Letzterer Wert würde somit näherungsweise den Gesamtumsatz an Bioelementen repräsentieren.

Tab. 38: Umsatz der Bioelemente (kg/ha/Jahr)

Zufuhr zum Boden	Bioelemente		
	Ca	Mg	K
Streu	90	20,50	16,60
Stammablauf*	-	-	-
Auswaschung mit Kronentraufe	22,7	28,58	70,79
Total	112,7	49,08	87,39

\* Der Stammablauf wurde nicht bestimmt bzw. vernachlässigt, denn nach der Literatur (NYE, 1961; NYE und GREENLAND, 1960; MCGINNIS et al., 1969) beträgt er nur 1-3 % des gesamten Nährstoffinput

Wie aus dieser Tabelle hervorgeht, sind die K-Mengen in der Kronentraufe viermal so hoch wie die in der Streu, so daß die Auswaschung an Kalium - wie erwartet - extrem hoch liegt. Diese große Mobilität des Kaliums stimmt mit den Ergebnissen von TAMM, 1953 (zitiert von NYE, 1961), WILL, 1955, und NYE, 1961, überein. Letzterer Autor fand in Ghana dreifach höhere K-Mengen in der

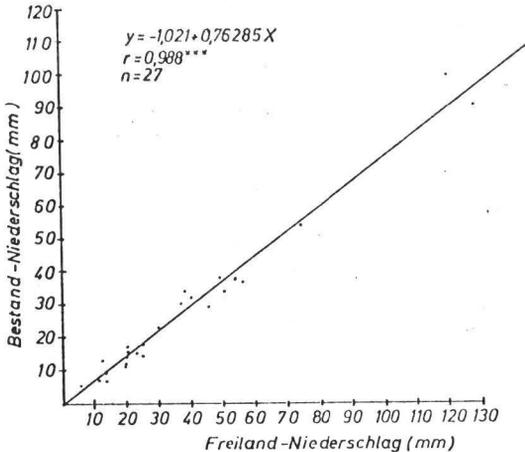


Abb. 32: Korrelation zwischen dem Freiland- und dem Bestand-Niederschlag im Primärwald (BP)

Kronentraufe (220 kg/ha/Jahr gegenüber 61 in der Streu). In dem tropischen Regenwald La Selva (Costa Rica) berechnete McGOLL (1970) (zitiert von FASSBENDER, 1971) eine K-Auswaschung durch die Kronentraufe von 57 kg/ha. Diese Angabe stammt allerdings nur aus einer einmaligen Analyse von einem fünfständigen Niederschlag mit 37,5mm. Angaben über die Bioelementmenge der Streu sind dabei auch nicht vorhanden.

Zuletzt kann man für den Carare-Standort auch den jährlichen Gesamtumsatz an Bioelementen in Prozent des vegetationsgebundenen Bioelementkapitals ausdrücken. Die Werte betragen: K - 37 %, Ca - 26 % und Mg - 38 %. In Kade (Ghana) liegen die Werte nach Untersuchungen von NYE (1961) wie folgt: K - 32 %, Ca - 12 %, Mg - 18 %. Diese zwei Beispiele lassen natürlich keine Verallgemeinerung über die jährlichen Umsatzraten der Bioelemente in tropischen Wäldern zu, verschaffen also noch keinen Bewertungsrahmen. Offensichtlich liegt der empfindlichste Mangel an Daten dort, wo auch in dieser Arbeit nur Näherungswerte geliefert werden können, nämlich in der Erfassung der Bioelemente in der Kronentraufe.

## 9. Verluste und Veränderungen bei menschlichem Eingriff

### 9.1 Anlage und Methodik

Unter den Bedingungen der Kulturlandschaft wird der Wald über immer größere Flächen geschlagen. Wenn nach dem ersten Abtrocknen die geschlagene Biomasse verbrannt wird, geht ein Teil der Bioelemente in die Luft, ein Teil wird mehr oder minder schnell versickern. Um über die Größenordnung dieser Verluste Informationen zu erhalten, wurden im Zuge der Inventuren auf der BP-Fläche Kahlschlagparzellen mit und ohne Brand angelegt und untersucht. Zum Vergleich wurde des weiteren eine ältere (16-jährige) Weideparzelle in die Untersuchung einbezogen.

Im Kahlschlagversuch wurden folgende Behandlungen verglichen:

- I Probenahme vor Behandlung (Nullfläche)
- II Abschlagen der Vegetation und Entfernung der Holzteile mit Durchmesser  $> 3,5$  cm. Nach einem Jahr Probenahme in organischer Auflage und Boden
- III Abbrennen nach Kahlschlag; Probenahme nur der organischen Auflage unmittelbar nach dem Brand
- IV Probenahme fünf Monate nach dem Brand (Auflage und Boden).

Die Aufnahmemethodik der Auflage bei den vier oben erwähnten Behandlungen war dieselbe wie vorher beschrieben (Abschn. 7.1), und zwar mittels eines 20x20 cm großen Holzrahmens sechsmal aufgelegt mit zwei Wiederholungen. Ausnahme hierfür war die Behandlung II; wegen der starken Totholzauflage konnte mit dem kleinen Rahmen nicht operiert werden; stattdessen wurde das Material an drei  $1 \text{ m}^2$  großen Flächen gesammelt und zu einer Mischprobe vereinigt. Diese Behandlung hatte ebenfalls

eine Parallelmischprobe (Analysemethodik s. Abschn. 6). Fünf Monate nach Brand (Behandlung IV) wurde auf eine Erfassung der Auflagemenge verzichtet. Abbauverluste hat es sicher gegeben, doch wäre das Zeitintervall für ihre Bestimmung zu kurz. Der Mengenwert der Auflage wurde von III übernommen; zur Gehaltsbestimmung benutzte man 3x2 Einzelproben.

## 9.2 Änderung in der organischen Auflage und in dem Mineralboden

Zur Tab. 39 mit Gehalts- und Vorratswerten der organischen Auflage sind einige Anmerkungen zu machen. Durch den Brand wurde die oberste, wurzelarme Lage (LF) stark angegriffen, so daß im wesentlichen nur der Wurzelfilz zurückblieb. Der geringere N-Gehalt ist für ihn typisch, während die anderen Bioelemente sich mit der Asche angereichert haben (III). Die Nachwirkung zeigt die Wurzelfilzaufgabe auch noch 5 Monate nachher, zumindest bei Ca und Mg, deren Werte im WF des Bl sehr viel niedriger liegen. Im Gegensatz zu III und IV steht II. Hier hat die LF-Schicht zugenommen, von ca. 10 % der Gesamtauflage in I bis auf fast 50 %, bedingt wohl durch stärkere Zerkleinerung der toten Feinwurzelmasse, während andererseits etwa 10 t Blattmasse (s.u.) zum Abbau hinzugefügt wurden. Die Bioelementgehalte ähneln denen der LF-Schicht in I.

Weniger eindeutig sind die Veränderungen der organischen Substanz bei Abbau und Brand wie die damit verbundenen Verluste und Gewinne der Bioelementmengen zu übersehen, und zwar hauptsächlich wegen

**Tab. 39:** Bioelementgehalte und -vorräte in der organischen Auflage des Primärwaldes (I), ein Jahr nach Kahlschlag ohne Brand (II), gleich nach (III) und 6 Monate (IV) nach Kahlschlag mit Brand

Behandlung	Komponente	Gehalte (mg/g Trockenmasse*)					
		N	P	K	Ca	Mg	Al
I	LF+WF	15	.35	.80	3.50	.90	4.40
II	LF+WF	15	.50	1.00	6.50	1.30	5.00
III	NF	11.5	1.10	3.80	12.00	3.10	8.30
IV	WF	11.5	.30	.34	3.80	.84	9.35

Behandlung	Trockenmasse kg/ha	Vorräte (kg/ha)					
		N	P	K	Ca	Mg	Al
I	64.093	788	19	36	74	27	465
II	27.745	421	15	27	140	33	157
III	26.654	324	26	87	280	70	224
IV	26.654**	302	8	9	90	20	226

\* Durchschnittswerte der Gesamtstreu (LF+WF)

\*\* Die Trockenmasse von III übernommen

a) der großen Streuung der Auflagemenge auf geringe Entfernung und

b) der unregelmäßigen Verteilung der abgeschlagenen, z.T. der verbrannten vegetalischen Substanz auf der Fläche.

Zu a) Die starke kleinräumige Streuung der Auflagemächtigkeit zeigt schon Tab. 27, Abschn. 7. Die Durchschnitte der Einzelwerte charakterisieren wohl die Flächen, reichen aber nicht für eine Bestimmung eventueller Unterschiede aus.

Leider gilt dies z.T. auch für den Parzellenvergleich, und zwar insbesondere wohl auf Parzelle 4, wo eines der Erntequadrate vor dem Brand zwischen zwei Brettwurzeln auf einer starken Akkumulation von Auflage lokalisiert war; für die folgende Auswertung im Vergleich der Einzelparzellen vor (I), gleich nach (III) und 5 Monate nach (IV) dem Brand wurde Parzelle 4 deshalb ausgeklammert.

Zu b) Abbau und Brand beeinträchtigen die organische Auflage sowie die gesamte Blattmasse und einen geringen Teil der Zweige, die am Ort abgeschlagen wurden. Schon aus der Totholzmenge nach dem Brand (- Totholz vor dem Brand) ergab sich, daß die Kronensubstanzmenge sehr unterschiedlich verteilt war. Es wurde versucht, aus der Totholzmenge auf der Parzelle die aufgebrachte Blattmasse zu errechnen, unter der Annahme, daß das Kahlschlag-Totholz der Kategorie Zweige zugehört und keine Zweigmasse verbrannte oder abgebaut wurde, und daß eine überproportionale Kronenmasse der Laubbäume (Zweige + Blätter) auf einer Parzelle eine entsprechend geringere Beteiligung von Palmenblättern bedeutete; erstere Annahme ist annäherungsweise richtig, letztere dagegen spekulativ. Aus dieser Überlegung wurde der Kahlschlag-Input errechnet, der den unten angeführten Bilanzierungen zugrundeliegt.

Durch a) und b) wird natürlich der Aussagewert der folgenden Bilanzen stark eingeschränkt, zumal die Streuung im Mineralboden für derartige Bilanzierungen ein relativ grobes Raster bietet. Eine Varianzanalyse von Intensiv- und Extensivgrößen des Mineralbodens über alle Parzellen hinweg ergab (Tab. 40) zwischen I, II, IV sowie R (zweijähriger Jungwuchs nach Kahlschlag

und Brand; s. 3.42) signifikante Unterschiede nur für C, N und P, nicht für Ca und Mg (K war in den meisten Proben nicht vertreten). Auch aus diesem Grunde wurde die Bilanzierung parzellenweise vorgenommen.

Tab. 40: Behandlungsvergleich mit Signifikanztest (F-Test) (Mineralboden)

Parameter	I	II	IV	R	F
pH	3.57	3.53	3.61	3.76	n.s.
C %	1.08	.90	.85	.79	**
N %	.072	.064	.061	.062	n.s.
Pt mg/100g	9.00	8.00	8.20	7.20	***
Ca µval/g	3.83	3.04	3.20	2.31	n.s.
Mg µval/g	.84	.85	1.00	.63	n.s.
C/N	14.30	13.50	13.40	12.25	*
Ca kval/ha	6.30	4.90	5.15	3.60	n.s.
Mg kval/ha	1.36	1.38	1.61	.93	n.s.
C t/ha	17.30	14.20	13.50	12.00	***
N kg/ha	1154	1010	969	949	***
Pt kg/ha	146	129	133	114	***
K kg/ha	S p u r e n				

n.s.: nicht signifikant

\* signifikant (95 %)

\*\* signifikant (99 %)

\*\*\* signifikant (99,9 %)

Die Zahlen sind Durchschnittswerte von 10 cm Tiefenschichten bis zu 50 cm.

I, II, IV: Behandlungen (s. Text)

R: s. oben

### 9.3 Abbau-Bilanzen

#### 9.31 Brand-Auswirkung

Parzelle 1 + 2 ergeben im Vergleich von I und III - unter Berücksichtigung der anteiligen (Unterwuchsblatt) bzw. sich aus dem Totholz errechnenden Blattmenge, die auf der Fläche beim Kahlschlag deponiert wurden - einen durchschnittlichen Brandverlust von 26 t/ha organische Substanz und 440 kg/ha N (C/N = 34). In der verbleibenden Auflage (WF) findet sich jedoch in beiden Parzellen mehr Asche als der Berechnung entspricht (Ziffer 6, Tab. 41), nämlich P - 4,9; K - 6,5; Ca - 167; Mg - 31,5 kg/ha. Auffällig an diesem Überschuß ist die Dominanz von Ca, weniger Mg gegenüber K; es reicht deshalb auch nicht, die verbrannte Substanzmenge zu erhöhen, da das K:Ca-Verhältnis im Blatt etwa 1 ist (Palmenblatt sogar bis 2). Sicher verbrennt auch ein Teil der Zweigmasse, deren K:Ca-Verhältnis insgesamt wenig, wohl aber anscheinend in der Rinde erheblich weiter ist (bei PAVLOV, 1972; 5-10). Quantitativ reicht dies jedoch zur Erklärung nicht aus, so daß ich mich beschränken muß auf den Hinweis auf eine Arbeit von LAUDELOUT (1954), der allerdings im Mineralboden (0-10 cm) nach Brand eine ähnliche Anreicherung von Ca fand.

Diese Salzmenge in der Auflage ist nach 5 Monaten Regenzeit (1375 mm Niederschlag) fast vollständig ausgewaschen. Wie vorher erwähnt, wurden gegenüber der Ausgangsauflage die Erdalkalivorräte nicht oder nur geringfügig verringert, erhebliche Verluste erlitten dagegen P und insbesondere K (60-80 %). Die in Tab. 41, Ziffer 8, summierten Verluste aus Brand und Abbau lassen sich im Mineralboden nicht durchgängig verfolgen.

Der Parzelle 2-Boden geht in der Bilanz für Ca und Mg zwar noch mit einem Gewinn hervor, dagegen wurden vom K nur Spuren bestimmt. Man muß also auf eine Auswaschung über die 50 cm Tiefengrenze hinaus rechnen, die nicht mehr erfaßt wurde. Die in Ziffer 10 (Tab. 41) aufgeführten Gesamtverluste dürften wegen der eingehenden Fehlermöglichkeiten, Annahmen und der inhärenten Streuung mit Vorsicht zu betrachten sein.

### 9.32 Kahlschlag ohne Brand

Behandlung II wurde ebenfalls bilanziert (Tab. 42). Die zwei Aufnahme-Zeitpunkte liegen ein Jahr auseinander. Die unter den erwähnten Annahmen errechneten Verluste an organischer Substanz und N liegen halb so hoch wie bei Brand (13,4 t/ha organische Substanz und 200 kg N). Das K:Ca-Verhältnis bleibt in der Auflage gleich und ist im errechneten Verlust etwa 1. Da die Mineralboden-Bilanz im gleichen Zeitraum für K, Ca und Mg etwa  $\pm 0$  abschließt, muß der in Ziffer 5 angezeigte Verlust über die 50 cm Tiefengrenze hinweg ausgewaschen sein.

Wie im Falle der Brandparzellen so handelt es sich auch hier um einen Vergleich jeweils derselben Parzelle vor und nach der Behandlung. Die Flächenstreuung von organischer Auflage und Kahlschlag-Input zwang hier zur Umstellung des ursprünglichen Berechnungsschemas. An eine statistische Sicherung der Einzelbilanzen ist deshalb auch nicht zu denken. Insbesondere sind es die sehr unterschiedlichen Werte der Mineralbodenbilanz, welche Zweifel hervorrufen. Diese sind insofern berechtigt, als die Streuung zwischen den Flächen wie zeitlich auf derselben Fläche einen recht

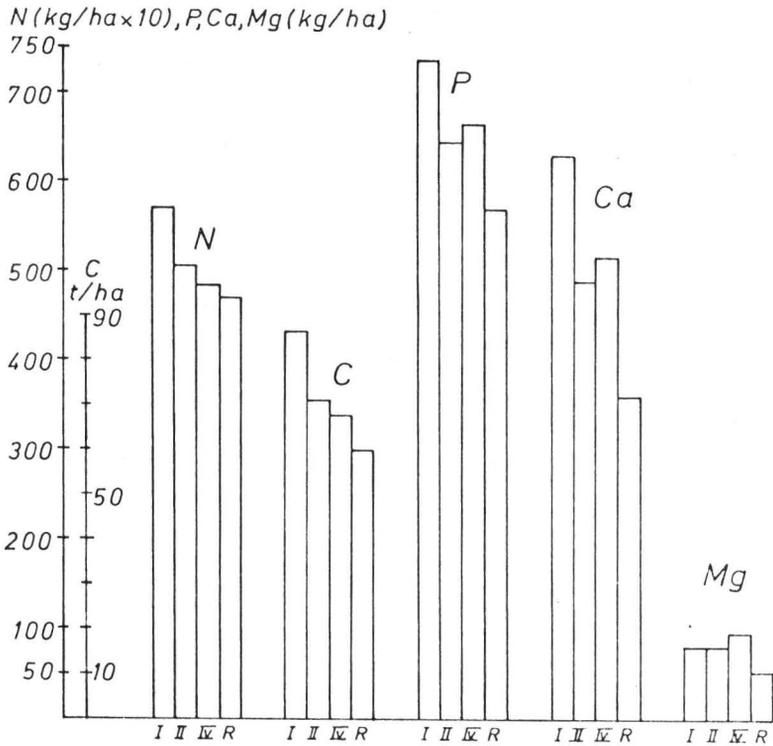
Tab. 41: Brandeffekt nach Kahlschlag auf organische Substanz und Bioelemente (Parzellen 1 und 2)

	Parzelle 2						Parzelle 1					
	t/ha org. Substanz	N	P	K kg/ha	Ca	Mg	t/ha org. Substanz	N	P	K kg/ha	Ca	Mg
1) Auflage vor Brand	42	656	12,3	29	49	24	28	197	7,9	21	86	21
2) Kahlschlag-Blattmasse	9,4	190	8,8	60	40	20	12,2	227	9,2	67	56	25
3) Input	51,4	846	21,1	89	89	44	40,2	424	17,1	88	142	46
4) unmittelbar nach Brand	19,3	202	24,6	105	288	77	21	190	23,4	85	276	76
5) gasförmiger Verlust	32,1	644					19	234				
6) zusätzliche Salzanreicherung in der Auflage			+3,5	+16	+200	+33			+6,3	-3	+134	+30
7) 5 Monate nach Brand	19,3	191	5,8	5	75	16	21	242	6,7	9	111	26
8) Verlust gegenüber 4	±	-11	-18,8	-100	-213	-61	±0	+52	-16,7	-76	-165	-50
Demgegenüber steht im Zeitraum vor bis 5 Monate nach Brand im Mineralboden folgende Bilanz:												
9)	-41,3	-1470	-48	±0	-149	+20	-24	-374	-108	-6	-368	+19
10) Gesamtverlust aus Auflage und 50 cm Mineralboden (5+8+9)	-60,6	-2125	-66,8	-100	-64	-41	-45	-556	-117,5	-82	-533	-31

hohen Wert einnimmt und damit die Einzelwerte der Bilanz wie der Gesamtverluste recht unsicher werden. Andererseits bietet der Behandlungsvergleich von Tab. 40, der immerhin auf insgesamt 4 (I) + 2 (II) + 3 (IV) + 2 (R) = 11 Flächen zurückgreift, eine Absicherung. Die Abb. 33, welche die Behandlungen I, II und IV mit - angehäuft - R in dieser Reihenfolge als Stadien zunehmender Abbau-Intensität aufführt, zeigt in eben dieser Richtung einen steigenden Verlust des Mineralbodens insbesondere an N und C, aber auch P, die zumindest stufenweise gesichert sind, und die größenordnungsmäßig durchaus als Mittelwerte für die Einzelparzellen der Bilanzen dienen könnten. Statistisch nicht gesicherte Verluste treten auch bei Ca und Mg auf, obwohl hier - wie vorher bereits angedeutet - bei Brandeinfluß eine Anreicherung von Ca+Mg stattfindet, die bis 5 Monate nach Brand noch nicht abgeklungen ist. Während bei C und N sich Brand aggressiver auswirkt als Abbau ohne Brand, beobachtet man bei P, Ca und Mg das Gegenteil, d.h. die Verluste an P, Ca und Mg durch die Behandlung II sind niedriger als die bei Brand; in der Einzelbilanz II (Tab. 42) gibt es sogar kleine Gewinne.

Tab. 42: Einjähriger Abbaueffekt nach Kahlschlag ohne Brand (Behandlung II, Parzelle 3) auf organische Substanz und Bioelemente

	org. Substanz t/ha	N	P	K kg/ha	Ca	Mg
1) organische Auflage vor Kahlschlag	28,9	394	19	24	163	33
2) Kahlschlag-Blattmasse	12,2	227	9,2	67	56	25
3) Input	41,1	621	28,2	91	219	58
4) nach 1 Jahr Abbauzeit	27,7	429	14,6	27	140	33
5) Verlust(Output)-	13,4	-200	-13,6	-64	-79	-25
6) Min.-Boden(50cm Tiefe)gl.Zeitr.	1,7	-1000	+17	+11	+17	- 3
7) Gesamtverlust aus Auflage und 50 cm Mineralboden (5+6)	-24,8	-1200	+3,4	-53	-62	-28



**Abb. 33:** Veränderung des Bioelementvorrats im Mineralboden durch die Behandlungen. (Mittelwerte (0-50 cm.), nach Tab. 40; Behandlungen, s. Abschn. 9.1.; R = 2-jähriger Jungwuchs nach Kahlschlag und Brand)

Zum Vergleich sei noch erwähnt, daß NYE und GREENLAND (1960, 1964) nach Kahlschlag und Brand - bei großen Schwankungen - Gesamt-N-Verluste von jeweils 110, 134 und 210 kg/ha fanden (in Kade-Ghana, Benin-Nigerien und Rambawa-Ceylon). SUAREZ DE CASTRO (1957) (zitiert von FASSBENDER, 1972) dagegen stellte für Standorte Kolumbiens N-Gewinne von 300-1000 kg/ha fest.

#### 9.4 Der Weidestandort

Die organische Substanzproduktion 70/71 belief sich auf 24 t/ha. 1969 waren es 20 t/ha, auf einer weiteren, noch nicht erwähnten, nahegelegenen Parzelle 24,5 t/ha. Die Ernte erfolgte zu den in der Darstellung von Abb. 23 vermerkten Zeitpunkten. Die in den jeweiligen Erntemengen bestimmten Bioelementmengen wurden errechnet und summiert, wobei man von der Vorstellung ausgeht, daß diese Bioelementmengen bei gegebener Bewirtschaftungsweise vollständig exportiert werden könnten. Da es sich um beweidete Flächen handelt, geschieht dies natürlich nicht. Langfristig wäre unter den Bedingungen wohl auch das gegenwärtige Ertragsniveau nicht aufrechterhalten. Nimmt man die von LAUDELOUT (1960) angegebenen Werte verschiedener Gras- und Leguminosenernten als Maßstab (Tab. 44), so liegen zwar die Gesamtmengen organischer Substanz wie von N, Ca und Mg nur im unteren Drittel der Skala, während P und K - wie schon bei anderen Vergleichswerten - die untere Grenze erreichen oder unterschreiten. Dennoch würden die aufgenommenen Bioelementmengen im Vergleich zu den Vorräten einen empfindlichen Exportverlust darstellen, und zwar besonders bei K, aber auch bei Ca und Mg. Bei Weidewirtschaft kehrt nun ein

Tab. 43: Bioelementvorräte der 16-jährigen Weide bis 50 cm Tiefe verglichen mit denen eines 16-jährigen Sekundärwaldes (BS)

	C	N	P	K	Ca	Mg	Al
	t/ha			kg/ha			
W1	76,1	5.736	849	74	1500	288	1213
W2	81,3	6.458	808	36	543	128	1411
BS Boden	88,2	6.639	523	7	266	27	1533
BS		7.522	590	483	966	222	

Tab. 44: Geerntete Biomassen- und Bioelementmengen auf 16-jähriger Weide pro ha und Jahr

	t/ha org. Substanz	N	P	K	Ca	Mg	Al
				kg/ha			
1969a	20,5	320	17,3	41,2	79,4	43,7	
b	24,5	247	10,6	20,7	50,9	39,0	
1969 ø	22,5	284	14,0	31,0	65,1	41,4	
1970/71	24,1	228	12,8	70,7	67,2	38,0	112
nach	7 -	74 -	10 -	87 -	51 -	15 -	
LAUDELOUT 1960	70	831	85	970	250	145	

erheblicher Teil der aufgenommenen Bioelemente wieder zum Boden zurück. Über das Ausmaß langfristiger Verluste könnte der Vergleich zum heutigen Waldstandort etwas aussagen. Ausgewählt wurde der nahegelegene Sekundärwaldstandort. In Tab. 43 ist außer dem hauptsächlich untersuchten Weideprofil 1 noch ein zweites mit aufgenommen, welches - am gleichen Hang talwärts in einer Delle gelegen - stark vernäßt ist, weniger organische Substanz und N aber mehr K, Ca und Mg besitzt. Vom Sekundärwald sind

sowohl Boden- wie Gesamt-Bioelemente aufgeführt. Wie aus den Bilanzen des vorigen Abschnittes verständlich wird, liegen die BS-Gesamtbioelementmengen höher als die der Weide; man registriert also überall Verluste mit Ausnahme von P. Zieht man dagegen die Mineralbodenwerte zum Vergleich heran, so schneidet die Weide nicht so schlecht ab. Da hier ja kein unmittelbarer Parzellenvergleich vorliegt, kann über das wirkliche Ausmaß der Verluste bzw. eventueller Gewinne nichts ausgesagt werden. Bei P beispielsweise würde sich die Differenz von 215 auf 88 kg/ha verringern, setzte man statt BS den Bodenstandort BP ein.

Mineraldünger-P soll nicht zugeführt worden sein, obwohl diese Aussage ohne Gewähr ist. In bezug auf die anderen Bioelemente dürfte das Ergebnis klarer sein und mehr der Erwartung entsprechen: Geht man von der Tatsache aus, daß BS und W gleichzeitig geschlagen und gebrannt wurden, so ist der Wald heute - nach 16 Jahren - reicher, hat also weniger Verluste erlitten, doch befindet sich ein zumindest von K, Ca und Mg überwiegender Anteil des Vorrats in der organischen Substanz; der Mineralboden der Weide konnte dagegen bei Ca und Mg einen nicht unerheblichen Teil der Vorräte zurückhalten, während die K-Vorräte jeweils am empfindlichsten getroffen werden.

## 10 Die Wasserdynamik der Standorte

Pseudovergleyung in den Böden von Carare wurde bereits von VON CHRISTEN (1965) frühzeitig erwähnt. FORSTER (1972) machte die Wechselfeuchtigkeit des Bodens zum zentralen ökopedologischen Problem der Region allgemein und des Hügellandes speziell: Staunässe und geringes Tiefenwachstum der Wurzel einerseits und episodische Wasserarmut andererseits begrenzen die Produktion. Bestandes-Differenzierungen folgen den Gradienten der Gleichmäßigkeit in der Wasserversorgung, in erster Linie so dem Hanggefälle. Letztere Tendenz tritt zwar in der Terrassenlandschaft nicht so hervor, doch wurde die Interpretation FORSTER's im übrigen auch für das Terrassenland voll bestätigt gefunden und der Versuch gemacht, mit dem möglichen Aufwand und mit der zwangsweisen Bindung an den Organisationsrahmen die qualitative Ansprache des Wasserhaushaltes quantitativ zu untermauern.

### 10.1 Methodik

Die Messung der Wasserspannung zu verschiedenen Terminen im Gelände erfolgte nach der Filterpapiermethode von GARDNER (1937), verbessert von Mc ULLEN und MILLER (1966), die in Kolumbien auch mit Erfolg von HERMANN (1970, 1971) und TSCHINKEL (1972) angewandt wurde. Das Filterpapier (Schleicher und Schüll, Nr. 589, Weißband) wird nach Behandlung mit zweiprozentiger Pentachloropropenlösung in Kontakt mit der feidfrischen Bodenprobe gebracht. Im geschlossenen Behälter und bei konstanter Temperatur (20°C) stellt sich ein Gleichgewicht ein (Zeitraum 7 Tage). Zwischen der vom Filterpapier aufgenommenen Wassermenge und der Wasserspannung im Boden besteht eine Beziehung,

welche als kalibrierte Kurve (McQUEEN und MILLER, 1966) der Auswertung zugrunde liegt. Nach Kontrollen der letzten Autoren sowie von TSCHINKEL (1972) arbeitet die Methode mit hoher Genauigkeit (Fehler  $< 2 \%$ ). Der Meßbereich wird mit pF 0-6,2 angegeben, doch bestehen Zweifel zumindest bezüglich der niederen pF-Grenze, weil hier ja Bodenwasser abziehen kann, ohne das Filterpapier zu berühren bzw. ohne von ihm festgehalten zu werden. Es ist deshalb auch nicht überraschend, wenn künstlich befeuchtete Proben zwar unter Umständen recht hohe Wassergehalte erreichen, pF 1 dagegen kaum unterschreiten. Für die Messungen im Gelände hat dies Bedeutung, weil damit der Erfassung sehr niedriger pF-Werte Grenzen gesetzt sind, ein Umstand, der bei der Interpretation des Jahresfeuchteganges zu berücksichtigen sein wird.

Die Nitzsch-Diagramme in Abb. 34 und 35 basieren auf pF-Kurven, welche getrennt in den Bereichen pF 0,7-2,5 (Unterdruck), pF 3 und pF 4,2 (Überdruck) aufgenommen wurden.

## 10.2 Bodenverdichtung

Das Ergebnis der pF-Untersuchungen ist in den Abb. 34 und 35 dargestellt in Form von vertikalen Porenverteilungs-Diagrammen an sechs Profilen der Terrassenlandschaft und drei Profilen aus dem Hügelland. Zwei der letzteren, T IV1 und 2, nehmen wegen ihres hohen Tongehaltes bei relativ niedrigen Sandanteilen eine Sonderstellung ein mit 30-40 % Feinporen und über 50 % Gesamtporenraum. Mit Ausnahme des jungen RG-Sediments erreichen die übrigen Proben 40 % Gesamtporenraum nur bei den errechneten Werten, während die 0,7 pF-Grenzlinie näher an oder unter 35 vol % und in den Profilen BP 1 und BP 2 sowie BS im Untergrund

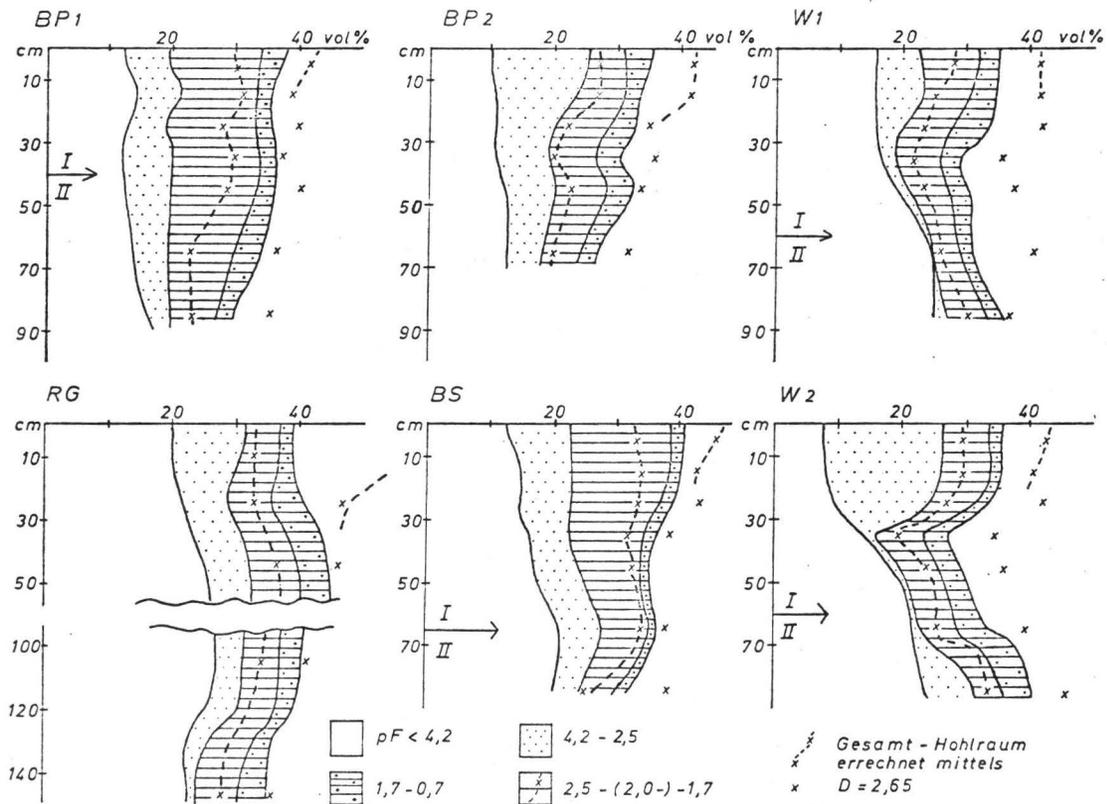
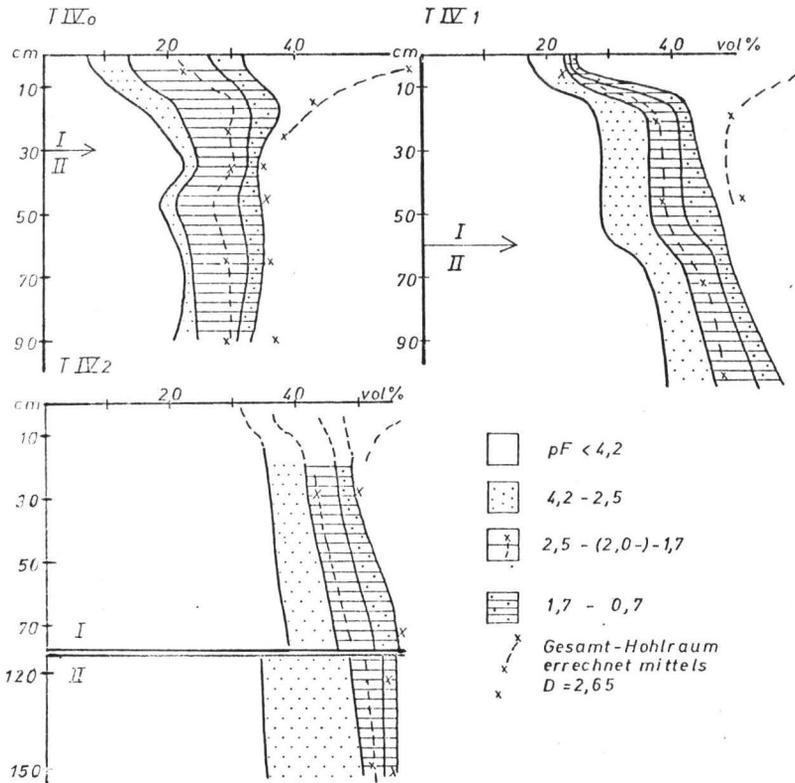


Abb. 34: Vertikale Porenverteilungsdiagramme in den Profilen der Terrassenlandschaft

Ab. 35: Vertikale Porenverteilungsdiagramme  
in den Profilen des Hügellandes



bei 30 vol % liegt. Dieses außerordentlich kleine Hohlraumvolumen zeigt eine charakteristische Porengrößenverteilung mit einem hohen Anteil von Poren im pF-Bereich 2,5-1,7, der eng an das doppelte Texturmaximum im Ton und Mittelsand gebunden zu sein scheint. Am meisten reduziert wird dieser Porenanteil nämlich mit RG-Profil, wo gleichzeitig der Feinsand den Mittelsand als stärkste Nichtton-Fraktion ablöst. Ein Vergleich der beiden BP-Profile bestätigt diese Beziehung, und die feinsandreichen Weide-Profile ähneln RG in bezug auf diese Porengruppe.

Interessante Verschiebungen in der Porenverteilung betreffen aber auch, und zwar eigentlich in noch stärkerem Ausmaß, die Mittel- und Feinporen. In der Reihenfolge BP 2, BP 1, BS, T IV<sub>0</sub> sinkt - bei gleichzeitigem Anstieg des Feinporenanteils - das von den Mittelporen eingenommene Volumen von 5-15 vol % auf 2-6 vol %. Dies geht nur mit einem unbedeutenden bzw. nicht durchgängigen Tonanstieg, im Schritt von BP2 nach BP 1 auch mit einer durchaus merkbaren Vergrößerung des Sandes, einher. Auf die wirkliche Ursache deuten jedoch die Weideprofile: Hier steht bereits bei 60 cm tonreiches (40 % Ton) Tertiär an. Das aufliegende Feinsediment hat seine Texturmaxima im Ton (W2: 10-16; W1: 20-27 %) und im Feinsand (W2 35, W1 25 %) und ist - bei ähnlichen Tongehalten - etwas feiner in der Sandkomponente als die BP-Profile. Trotzdem kommt hier unterhalb der Grasnarbe der Mittelporenanteil fast vollständig zum Verschwinden, während der Feinporenanteil überdurchschnittlich ansteigt und mit 15-20 % (gegenüber 10 % in BP) fast den entsprechenden RG-Wert erreicht. Es folgt daraus, daß die oben aufgezeigte Tendenz der Porenverschiebung von Mittel- zu Feinporen

nicht so sehr einer textuellen Veränderung folgt als vielmehr mit zunehmender Vernässung Hand in Hand geht. In den Weideprofilen steht die ursprüngliche Stauursache, das dicht gelagerte, tonreiche Tertiär-Sediment, sehr viel höher an als in den BP-Profilen, während T II/IV durch Hangwasser vernäßt ist. Aus dieser Bezugsreihe "zunehmende Vernässung/abnehmender Mittelporenanteil" fällt nur BS etwas heraus, wobei - gegenüber W - der Waldbewuchs eine Rolle spielen mag. Damit wird auch hier die - qualitativ nicht neue - Erkenntnis bestätigt, daß Vernässung, sei sie durch Hangwasser oder durch schichtungsgebundenes Stauwasser bedingt, eine sekundäre Verdichtung des Bodens bewirkt, welche unter anderem auch als größere Packungsdichte der Tonteilchen in Erscheinung tritt und damit den Mittelporenanteil aufzehrt. Dabei kommt der im Unterboden fehlenden Durchwurzelung einerseits, als aktivem Agens aber andererseits wohl auch der ständigen Fluktuation des Wassers eine große Bedeutung zu.

### 10.3 Das Wasserregime im Jahresablauf

Da Daten über die Wasserleitfähigkeit der Bodenmatrix nicht erstellt werden konnten, ist die Aussage über die episodische Vernässung gebunden an drei Beobachtungen:

- a) Fleckung: Mit Ausnahme des grundwasserbeeinflussten RG-Profiles treten größerfleckige Marmorierungen nur in W2 auf. In den übrigen Böden ist die Fleckung sehr kleinräumig und hebt sich mit ihren Grau- und Braungelb-Tönen kaum von der graugelben Gesamtfärbung der Böden ab. Daher kann eine rein morphologische Beurteilung zu krassen Fehleinschätzungen führen, wie z.B. im Bericht der AGRAR- UND HYDROTECHNIK (1971).

- b) Die Wurzelzone ist sehr flachgründig; ein erheblicher Teil des Wurzelsystems liegt auf der Oberfläche des Mineralbodens, in der organischen Auflage, während das Tiefenwachstum bereits bei 20-30 cm fast vollständig aufhört. Windwurf gehört deshalb zu den natürlichen Begleiterscheinungen der Vernässung (s. 10.4), und die resultierenden Bodenlöcher stehen während eines Großteils des Jahres unter Wasser.
- c) Zur Kontrolle des Sättigungszustandes wurden mittels der in 10.1 beschriebenen Filterpapiermethode die tatsächlichen Wasserspannungen und ihre jahreszeitlichen Änderungen ermittelt. Wie Abb. 36 und 37 zeigen, gibt es hier über wohl längere Zeiträume anhaltend Werte zwischen pF 1 und 2, wahrscheinlich - aber methodisch nicht nachweisbar - auch vielfach niedrigere. Hält man sich - wegen der methodischen Diskrepanz zwischen den Volumenbestimmungen bei pF 0,7 und pF 0 - an den pF 0,7-Wert als den dem wirklichen Gesamthohlraum näheren Wert, so bleiben bei dieser Sättigung nur niedrigste Volumina luftgefüllt (1-3 %). Da die Böden völlig absonderungsfrei sind, fehlen durchgehende Spaltensysteme ebenso wie durchgehende biogene Grobporen. Beides sind Gründe, welche sowohl den episodischen Mangel an Gasaustausch verständlich machen, wie andererseits auch Zweifel an den errechneten Werten für den Gesamthohlraum aufkommen lassen. Allein schon die Tiefenbeschränkung des Wurzelwachstums zeigt, daß entweder diese Werte oder die bestimmten pF-Werte zu hoch gegriffen sind.

Zu den zwei Abbildungen des Jahresfeuchteganges selbst muß natürlich kritisch vermerkt werden, daß mit diesem Zeit- und Niederschlagsraster nur ein grobes Bild gezeigt

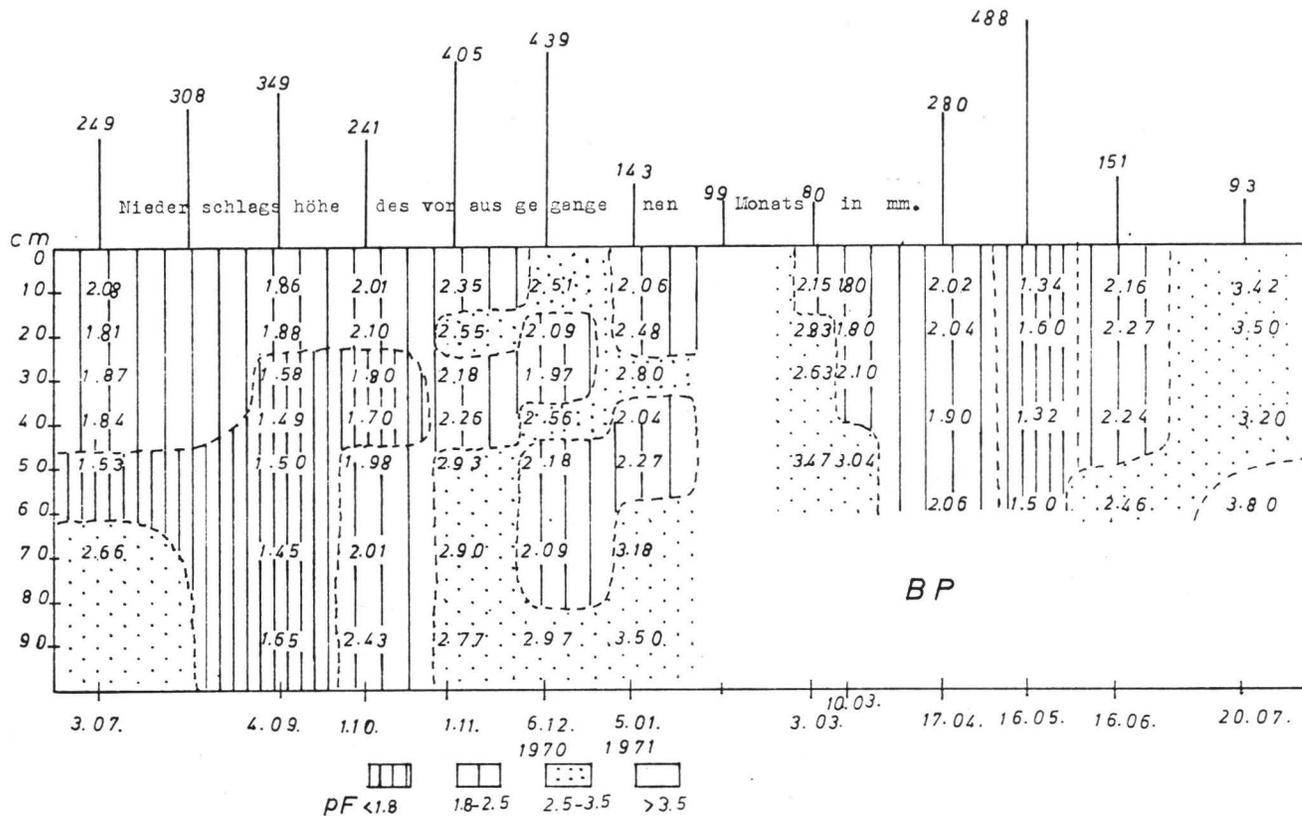


Abb. 36: Jahreszeitlicher Verlauf der Bodenwasserspannung als Funktion der Tiefe im Primärwald (BF)

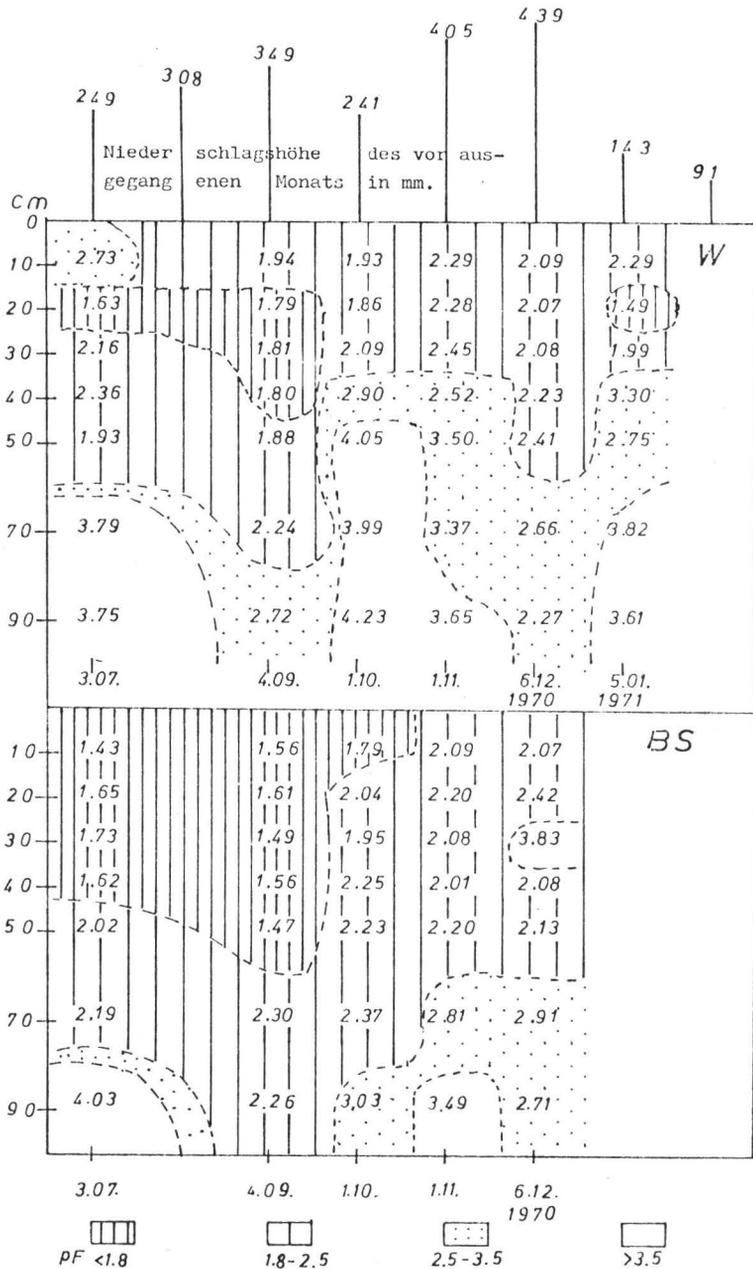


Abb. 37: Jahreszeitlicher Verlauf der Bodenwasserspannung als Funktion der Tiefe in Sekundärwald (BS) und Weide (W)

werden kann. Das Monatsintervall zwischen den Einzelmessungen ist zu lang, um das wirkliche Geschehen am Ort zu erfassen, folglich haftet den Einzeldaten der Charakter von Zufallsproben an. Dies gilt auf den nassen Böden um so mehr, als sie eine geringe Wasserkapazität besitzen, und die täglichen Evapotranspirationsentnahmen zu relativ schneller Veränderung der Wasserspannungswerte führen. Dies erklärt denn auch den vorwiegend vertikalen Grenzlinienverlauf, insbesondere im BP-Boden (Abb. 36), während in BS und Weide (Abb. 37) wegen der hoch anstehenden Schichtgrenze starke vertikale Gradienten die Regel sind. Auch diese Gradienten sind wohl statisch nicht, sondern nur dynamisch aus einem relativ schnellen Auffüllungs-Entleerungswechsel zu erklären. Wie sehr zufällig die Proben sind, und wie schnell offensichtlich sich der reale Saugspannungswechsel vollzieht, zeigt - in Abb. 36 (BP) - ein Vergleich der Monate November und Dezember 1971 (niederschlagsreich, aber relativ trocken im Boden) mit September 1970, oder Mai 1971 (niederschlagsreich, nasser Boden).

Während die pF-Werte der beiden letzten Entnahme-Zeitpunkte sicher eine praktisch vollständige Vernässung andeuten, fallen im Juni/Juli 1971 abnorm geringe Niederschläge, die zwar oberhalb von 2 T bzw. 3 T liegen, aber dennoch praktisch eine Austrocknung des Bodens (pF 3,5) bewirken. In Anbetracht der Porenverteilung und der hohen potentiellen Evapotranspiration sind Dauerschäden zu solchen Zeitpunkten nicht auszuschließen. Wünschenswert wäre natürlich eine eingehendere Untersuchung der Dauer und Intensität solcher Zustände.

Eingeschlossen in die Untersuchungen zum Feuchtegang im Wald war ein Vergleich mit Freiland und Weide. Ersterer

war auf der BP-Fläche angelegt und brachte das erwartete Ergebnis (s. Tab. 45), nämlich eine durchweg höhere Sättigung unter Freiland (Kahlschlagfläche). Die Sättigungsdifferenz variierte zwischen 0,15-0,36 pF-Einheiten bzw. 3-20 mm Wasservorrat. An drei vorausgegangenen Terminen im März 1971 lag die Differenz mit 0,5 pF-Einheiten (15-20 mm) noch höher (FÜLTER und DE LAS SALAS, 1971).

Tab. 45: Freiland/Wald-Vergleich der Bodenwassersättigung (in pF)

Tiefe cm	13.4.	17.4.	16.5.	16.6.	20.7.
10	1.86/2.17	1.84/2.02	1.20/1.34	1.85/2.16	2.90/3.42
20	2.03/2.25	1.92/2.04	1.20/1.60	2.01/2.27	2.65/3.51
30					
40	2.08/2.11	1.75/1.90	1.30/1.30	2.15/2.24	3.55/3.21
50					
60	2.13/2.18	1.90/2.06	1.27/1.50	2.19/2.46	3.39/3.73
Ø Diffe- renz pF	0.18	0.15	0.19	0.24	0.36
Ø pF (Frei- land	2.0	1.85	1.24	2.05	3.10
Differenz mm Wasser- vorrat	19	14	3	20	8

Auf Anhieb weniger einleuchtend erscheint das entgegengesetzte Ergebnis beim Wald-Weide-Vergleich, da dem Wald im allgemeinen die höhere Evapotranspirationsleistung zugesprochen wird (HOLMES und COLVILLE, 1968, FAO, 1962). Ob jedoch diese Regel so allgemeingültig ist, darf insbesondere auf Böden mit flachgründigem Wasserspeicher

in Zweifel gezogen werden, zumal einerseits die transpirierenden Blattmassen von Weide und Wald nicht so unterschiedlich sind (5 t/ha in BS, 1-10 t/ha auf W), und andererseits die Luftbewegung auf der Weide zu häufigerer Lüfterneuerung im gesamten Blattbereich führt als im Wald.

Im flachgründigen Boden mit flachem Wurzelraum unterscheiden sich die Ausgangsbedingungen der beiden Vegetationen nicht wesentlich. Berücksichtigt man noch, daß die Wasserkapazität von W 1 mit 78 mm kleiner ist als die von BS mit 116 mm, so erscheint das Ergebnis weniger erstaunlich. Diese geringen Wasserkapazitäten, die hier bis zu einer Tiefe von 50 cm und zwischen  $pF$  4,2 und 0,7 errechnet wurden, bedeuten ohnehin, daß die auf der Weidefläche zu erwartenden Verluste an Oberflächenwasser, das wegen fehlendem Kronendach, vor allem aber wegen beseitigter (durch Vieh zugetretener und zugespülter) Hogwallows recht hoch sein wird, die Bilanz negativ beeinflußt. Natürlich muß berücksichtigt werden, daß der hohe Wasserverbrauch der Weide nur für die nicht gemähte Parzelle gilt.

#### 10.4 Hogwallows

Unter dieser Bezeichnung wurden von BEARD (1946) kleine Bodenmulden beschrieben, die offensichtlich in unmittelbarem Zusammenhang mit Windwurf und der Aufstellung von Wurzeltellern zu sehen sind. Ihre Tiefe beträgt 30-60 cm, ihr Durchmesser 1-4 m, doch ist ihre Gestalt im Durchriß selten rund, sondern vielmehr unregelmäßig und nicht selten länglich. Ihre Entstehung müssen wir - einer

Anregung von RICHARDSON (1963) folgend - etwa so deuten (Abb. 38):

In den kleinen, durch das Aufkippen der Wurzelscheibe entstandenen Depressionen staut sich während der Regenzeit Oberflächenwasser, das in dem dicht gelagerten Boden nur langsam einziehen kann. Die Mulde bildet deshalb einen schlechten Keimungsstandort, Keimlinge können nur an ihrem Rande Fuß fassen, wo das Tellermaterial verspült wird. Soweit Bäume am Muldenrand stehen, sind ihre Wurzelteller einseitig ausgebildet, nicht nur die Standfestigkeit generell reduziert, sondern auch eine bevorzugte Kupprichtung von der Mulde weg festlegt. Hierbei besteht dann die Tendenz zur randlichen Vertiefung und zur Verstärkung der Kanten. Letzteres Phänomen dürfte auch auf eine Verspülung durch das in den Hogwallows stehende Wasser gefördert werden. Die Mulden wachsen mit der Zeit, und da sie wegen der periodischen Wassereinfüllung als Wuchsorte ausscheiden, nimmt damit die gesamte Wuchsfläche ab.

Diese Entwicklung läßt sich im einzelnen anhand der in Abb. 30 aufgezeichneten Einzelphasen in allen Primärwaldstandorten der Terrassenlandschaft nachweisen. Bodenuntersuchungen innerhalb und am Rande der Mulden lassen selbst dort die Aufschüttung am Muldenrand erkennen, wo diese Verspülung der Wurzelteller morphologisch nicht mehr sichtbar in Erscheinung tritt. Hogwallows gibt es natürlich in gleicher Weise auf den untersuchten Standorten mit Sekundärvegetation, obwohl dort die Stadien rezenter Entwicklung fehlen. Nur auf älteren Weiden scheint - gefördert durch die spärliche Grasdecke und den Viehtritt - ein allmählicher Ausgleich dadurch erreicht, daß Material von den Seiten her eingetreten und eingespült wird.

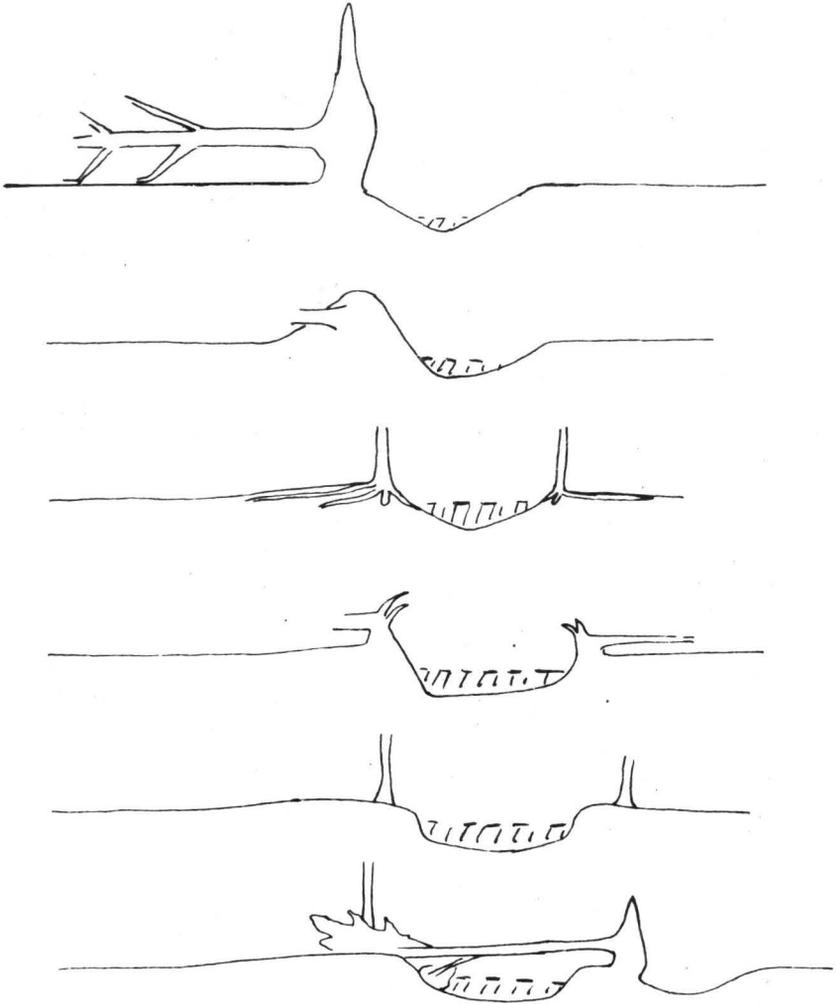


Abb. 38: Entwicklung von Hogwallows

11. Zusammenfassende Diskussion: Eigenschaften  
des Carare-Standortes

11.1 Pseudovergleyung und Wasserversorgung

Das Charakteristische von Pseudogley-Standorten ist der episodisch-periodische Wechsel von Übersättigung und Wassermangel, wobei letzterer durch den zeitweisen Wasserstau bedingt und vielfältig akzentuiert wird.

Der extreme Feuchtewechsel im Boden erschwert die Anpassung der Vegetation an die Standortverhältnisse; das Wurzelsystem bleibt oberflächenkonzentriert und das exploitierbare Bodenvolumen somit klein, was die Bioelementvorräte wie auch die Wasserreserven begrenzt, auf die es gerade in den Perioden und Episoden höchster ET-Leistung ankommt.

Bei der Beurteilung produktionsbestimmender Faktoren im Regenwaldgebiet hat der Faktor Wasser stets eine entscheidende Rolle im Grenzbereich zur klimatischen Wechselfeuchtigkeit hin gespielt, die auch pflanzensoziologisch, vegetationsgeographisch und klimatologisch, kaum dagegen vom Bodenwasserhaushalt her untersucht worden ist. Auch Grundwasser- und Überflutungsstandorte haben von jeher das Interesse auf sich gelenkt. Daß auch episodischer, d.h. zeitlich unregelmäßig auftretender Wassermangel bei sonst als gleichmäßig angesehener Verteilung und ausreichender Höhe der Niederschläge als ein wichtiger edaphischer Faktor im tropischen Regenwald anzusehen ist, darauf haben erst in jüngerer Zeit besonders eindringlich ASHTON und BRÜNIG (BRÜNIG, 1970) hingewiesen. Ein solcher Wassermangel ist an zwei Voraussetzungen gebunden:

- a) Geringer Bodenwasserspeicher: Als solcher gilt gemein-  
hin das Porenvolumen zwischen Welkepunkt und Feld-  
kapazität, im Pseudogley muß der Speicherraum auf  
die Grobporen erweitert werden, da das Wasser in  
ihnen staut. Rechnet man mit einer Standardzone  
von 50 cm Tiefe, so besitzen die Carare-Böden eine  
maximale Speicherkapazität zwischen 60 und 120 mm.
- b) Episodische Trockenphasen: FÜRSTER (1972) hat  
zwischen Oktober 1968 bis Januar 1970 für Capote  
Niederschläge und Temperaturen im Verhältnis  $N = 2T$   
bzw.  $3T$  jeweils in 10 Tages-Perioden zusammengestellt.  
In dieser Darstellungsform nach WALTER und LIETH  
(1964) erschienen 18 von insgesamt 48 Dekaden als  
Dürrezeiten. Potentielle ET und Bodenwasservorräte  
berücksichtigt BRÜNING (1970), der für zum Teil recht  
ähnliche Klimastandorte in Sarawak den Einfluß von  
Standort- und Bestandes-Unterschieden auf den Wasser-  
haushalt zu erfassen sucht. Die potentielle ET  
(class Apan) erreicht mit 1800 mm die gleiche  
Größenordnung wie in Carare (von CHRISTEN, münd-  
liche Mitteilung), das sind Tageswerte zwischen  
4 und 6 mm. Aktuelle ET-Schätzung BRÜNIGS liegen  
bei Jahreswerten, die je nach Waldstruktur und Höhe  
zwischen 2000 und 740 mm variieren (Tagesraten 2-6 mm).  
Unter Zurrundelegung dieser ET-Raten würden die er-  
rechneten Wasservorräte je nach Bestand und Standort  
in 16-38 Tagen aufgebraucht sein. Setzen wir für  
Carare eine Tages-ET-Leistung von 4 mm fest, wären  
aufgefüllte Wasserreservoirs in 15-30 Tagen geleert.  
Regenfreie Perioden von dieser Länge kommen immer  
wieder vor, so bei BRÜNING (10-20 Tage-Perioden) mit  
der Jahresfrequenz 0-1, in Carare mit einer Frequenz

von 2. Die Aufteilung verschieden langer Trockenperioden in dem berücksichtigten Zeitraum von 14 Monaten ergibt folgendes Bild, wobei wegen des kurzen Zeitraumes nur die Existenz langer Trockenepisoden aufgezeigt werden soll.

Trocken- perioden	I - III	IV - VI	VI - IX	X - XII
Tage				
2 - 5	8	17	16	12
6 - 10	3	1	2	1
11 - 15	-	1	1	
> 15	1			

Die Wirklichkeit wird dabei etwas verschleiert. So wird im Juni 1970 eine 16-tägige Trockenperiode nur durch zwei kleine Schauer von 4 und 5 mm unterbrochen, welche zwar die ET etwas drücken, aber kaum den Boden erreichen. Im Dezember/Januar 70/71 waren es 18 Tage und zwei Regenfälle von 4 und 3 mm.

Entscheidend für die Wirkung dürfte sein, ob solche Trockenphasen auf gefüllte oder bereits beanspruchte Wasserspeicher treffen, und insofern spielen doch längere Zeiträume eine Rolle. Z.B. stößt die Wasserbestimmung am 16.5.1971 auf gefüllten Wasserspeicher (110 mm bis 50 cm Tiefe und mindestens pF 1,5) nach 488 mm Niederschlag vom vorausgegangenen Monat. Bis zum nächsten Meßtermin am 16.6. fallen 151 mm und der Speicher entleert sich bis auf 40 mm (pF 2,3), nachdem in den vorausgegangenen 16 Tagen 3 Schauer mit 5, 13 und 41 mm gefallen waren. Bis zum 20.7.71 - nach 93 mm Niederschlag und einer 12-tägigen Trockenperiode - entleert sich der Speicher auf 25 mm. Ob der Speicherzustand (pF 3,5) noch ausreicht, die Vegetation quantitativ zu versorgen, ist fraglich,

zumal unbekannt ist, wann dieser Zustand erreicht wurde und wie lange er anhielt, und weil keine systematische Beobachtung am Bestand angestellt werden konnte. Natürlich bleibt auch unbekannt, mit welchem Anteil sich Sickerwasserverluste an den Gesamtverlusten von 220 mm (16.6.) und 118 mm (20.7.) beteiligen, denn mit dem Terminus Pseudovergleyung wird ja zunächst nur eine Aussage über die Beziehung der Leitfähigkeit im Ober- und Unterboden getroffen. Alle Anzeichen deuten darauf hin, daß gerade in niederschlagsreichen Zeiten, d.h. bei hoher Sättigung des Bodens, die Sickerwasserverluste nicht gering sind. Bei monatlichen Niederschlägen von 400 mm fallen dann Speicheränderungen kaum noch ins Gewicht, während die ET 150 mm kaum übersteigen dürfte, und somit Sickerwasserraten von 250 mm möglich sein müssen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Trockenphasen, welche die Vegetation an die Stressgrenze bringen, sicher mit relativ größerer Häufigkeit, aber nicht regelmäßig, in der niederschlagsarmen Zeit (Januar und Februar) vorkommen, aber nicht auf sie beschränkt sind. Allerdings muß mit regenzeitlichen Trockenphasen schon eine sichtbare Erniedrigung der Monatsniederschläge einhergehen, da sonst die Bodenspeicher zu hoch aufgefüllt vorliegen. Während der meteorologischen Meßperiode in Campo Capote von 1968-1972 hat es nur eine solche extreme (regenzeitliche) Trockenperiode gegeben. Allerdings ist nicht zu übersehen, ob bei Sättigungswerten um und unter  $pF\ 3$  die Versorgung quantitativ sichergestellt ist. Drückt die geringe Biomasse, die niedrige Bestandeshöhe und die einfache Struktur bereits eine Anpassung an einen Standort mit episodisch-periodischem Wassermangel aus, wie eine Umkehrung der Kausalbeziehung in der von HOLDRIDGE (in BRÜNIG, 1970) aufgestellten Beziehung zwischen Bestandeshöhe, Struktur und ET nahelegen würde?

## 11.2 Mangel an Bioelementen?

Natürlich zieht diese Frage gleich die nach der Bioelementversorgung und möglicher determinierender Bioelementmängel nach sich. Diese Alternative liegt um so mehr auf der Hand, als es sich bei den Böden um Sols Ferrallitiques fortement désaturés, also um sehr basenarme Latosole handelt. Ein Vergleich mit anderen verfügbaren Daten zeigt jedoch, daß die Bioelementvorräte sowohl in der Vegetation (Abb. 28) wie im Boden (Tab. 31) zwar im unteren Streuungsbereich liegen, aber doch nicht allgemein so extrem niedrig sind. In der folgenden Gegenüberstellung mit einer sauren Braunerde unter Buche der gemäßigten Breiten (Solling) schneidet der Mineralboden von BP bei N, Ca und Mg nicht so schlecht ab.

	N	P	K	Ca	Mg (kg/ha)
BP	5350	730	-	582	68
Solling	3000	1200	387	268	40

Offensichtlicher Mangel herrscht bei K und P, und zwar bei P unter Berücksichtigung der Tatsache, daß hier occludierte Phosphate vorherrschen (55-70 %). Austauschbares K fehlt in den meisten T II-Böden. Im Vergleich mit anderen Vegetationen (Abb. 28) muß die oberirdische P- und K-Menge ebenfalls als gering bezeichnet werden, und die Sekundärvegetation erreicht die vegetationsgebundenen Bioelement-Vorräte des BP bei N, Ca und Mg erst im 16-jährigen Bestand (bei gleicher bzw. etwas höherer Biomasse), während bei P und K dieser Zustand schon im 5-jährigen Bestand erreicht wird. Der Haushalt dieser beiden Elemente ist offensichtlich sehr viel angespannter.

Die Vergleichsform der bisherigen Aussage läßt das Problem erkennen: da es bislang keinen quantifizierbaren Bezug zwischen Bioelementgehalten und -vorräten einerseits und Vegetationsleistung andererseits gibt, sind wir in unserer Aussage auf Vergleichswerte angewiesen, und methodengleiche Werte aus dem tropischen Raum sind für die Vegetation spärlich und fehlen für den Boden, mit Ausnahme der Vergleichsstandorte aus dem Carare-Hügelland. Hier wurden selektiv Standorte mit relativ großer Biomasse ausgewählt, auf denen teils wegen tiefgründigerer Durchwurzelung, stärkerer Hangneigung und toniger Bodentextur bei gleichzeitiger Oberflächenwasser-Import (T IV<sub>1</sub> und T IV<sub>2</sub>), teils bei starker Hangwasservergleichung wegen ganzjährigem Hangwasserzuzugs (TII/IV<sub>0</sub>) in erster Linie eine günstigere Wasserversorgung zu erwarten war. Die Versorgung mit Bioelementvorräten, die in Tab. 46 noch einmal aufgeteilt nach Vegetation, Streu und Mineralboden sowie als Gesamtvorräte aufgeführt erscheinen, variiert auf diesen Standorten etwas: N und P gleich niedrig, K fehlt - bei überdurchschnittlichen Ca- und Mg-Vorräten - in TII/IV<sub>0</sub>, während die T IV 1 + 2-Böden einen gewissen Bodenvorrat an K besitzen, der etwa die Höhe der Vegetationsvorräte erreicht. Auch wenn man aufgrund der Streuanalysen von TII/IV den Eindruck gewinnt, daß die vom BP-Bestand übernommenen Gehaltswerte u.U. zu klein waren und die Vegetationsvorräte deshalb etwas erhöht werden müßten, so kann doch von einer durchgängigen Besserstellung der TIV-Standorte in bezug auf Bioelement-Vorräte nicht die Rede sein.

Die Versorgungsmängel auf dem Bioelementsektor geringer zu bewerten als auf dem Wassersektor fußt auch auf einer weiteren Überlegung: Obwohl austauschbares K<sup>+</sup> bis in Tiefen von 120-150 cm nur in Spuren nachweisbar ist -

Tab. 46: Gesamt-Bioelementvorräte der Einzelstandorte in kg/ha nach Vegetation (V), Auflage (A) und Mineralboden (M, 0-50 cm) gegliedert

		N	P	K	Ca	Mg
BP	V	724	26	272	430	130
	A	693	19	35	114	31
	M	5350	730	-	582	68
		6757	775	307	1126	229
BS	V	720	56	463	585	163
	A	386	15	32	130	38
	M	6640	520	-	266	27
		7746	591	495	981	228
RG	V	334	22	265	183	36
	A	325	10	84	159	30
	M	7575	916	76	672	119
		8234	948	425	1014	185
R	V	162	16	120	70	26
	A	200	12	27	86	19
	M	4750	570	-	363	57
		5112	598	147	519	102
TII/IV	V	962	32	370	802	222
	A	500	20	35	120	35 <sup>+</sup>
	M	4828	698	-	2380	197
		6290	740	405	3302	454
TIV <sub>1</sub>	M	4130	618	447	418	107
TIV <sub>2</sub>	M	-	566	335	206	56

<sup>+</sup> übernommen von BP

selbst die geringen Vorräte im RG-Boden befinden sich nur in den oberen 20 cm - hält doch die Vegetation um 300-400 kg/ha K, Mengen also, die vergleichbar sind mit Buchen- und Fichtenbeständen im Solling. Wie auch immer der Wald in der Lage gewesen ist, diese Vorräte ursprünglich zu speichern, sicher ist, daß das einmal vorhandene Kapital in einem recht dicht geschlossenen Kreislauf zirkuliert. Wie die folgende Gegenüberstellung mit Werten aus dem Solling zeigt (Tab. 47), wird der Kapitalmangel durch schnellere Zirkulation ersetzt.

Tab. 47: Gesamtumsatz, absolut und in % der Vegetationsvorräte von K, Ca, Mg, sowie Umsatz in der Kronentraufe, im Primärwald Carare, Kade (Ghana) und im Buchenbestand, Solling

Gesamtumsatz	K	Ca	Mg	
BP	87 (37 %)	113 (26 %)	49 (38 %)	kg/ha/Jahr
Kade	283 (32 %)	231 (12 %)	62 (18 %)	
Solling	45 (15 %)	41 (12 %)	5 (8 %)	

**Kronentraufe**

BP	71	23	29	kg/ha/Jahr
Kade	216	29	18	
Solling	23	26	4	

Und zwar ist einmal der jährliche Gesamtumsatz höher, bei K um das 2 1/2-fache, und erreicht mehr als 1/3 der vegetationsgebundenen Vorräte. Darüberhinaus wird bei K - nicht bei Ca und Mg - ein sehr viel größerer Anteil des Umsatzes (ca. 80 %) durch Auswaschung aus dem Kronenraum verlagert und kann deshalb sehr viel schneller zirkulieren. Zur Bestätigung der an sich etwas unsicheren Werte für die Kronenauswaschung von BP (s. Abschn. 8.3) wurden die von NYE (1961) gewonnenen Werte aus Ghana mit

eingefügt. Durch die hohe Kronenauswaschung wird wohl auch der relativ kleine Abbaukoeffizient von 0.3-0.8 ( $k = \frac{A}{L}$ ) kompensiert, um den die Mineralisierung der Streu verzögert wird.

In Erwägung dieser Gesichtspunkte wie insbesondere der regional fehlenden Beziehung zwischen Bioelementvorräten und Bestand scheint es gerechtfertigt, den wichtigsten differenzierenden Standortfaktor tatsächlich im irregulären Wasserregime zu suchen.

### 11.3 Ökologische Relevanz der Biomasse

Hier muß dann die Frage von Abschnitt 11.1 wieder aufgenommen werden, ob die Standort-Ungunst zu einer Produktions-Drosselung führt, oder wie sonst der Bestand beeinträchtigt wird. Zu berücksichtigen ist,

- 1) daß die Biomasse wie aber auch Höhe + Struktur des Bestandes von dessen Holzanteil, d.h. sehr maßgeblich von der Möglichkeit einer stetigen Weiterentwicklung der jeweils größten Bäume abhängt,
- 2) daß der Blattanteil der Biomasse, der eigentliche Ort der Substanzproduktion, sehr viel geringere, auf Gesamtvegetation bezogen sogar keine Veränderung mit der Gesamtbiomasse zeigt (etwa 8 t/ha), und
- 3) daß der Sekundärvegetation auf demselben Standort mit  $17 \text{ m}^3$  (BS) bzw.  $25 \text{ m}^3$  (RG) pro ha und Jahr eine beträchtliche Produktion möglich ist.

Über größere Zuwachsleistungen von Sekundär- gegenüber Primärwaldspezies ist oft berichtet worden. Es handelt

sich um zeitlich befristete speziesgebundene Leistungen der Holzbildung, nicht notwendigerweise der Gesamtproduktion. Der relativ gleichbleibende Blattanteil legt den Schluß nahe, daß die Gesamtproduktion, aber auch die wesentlich von der Blattoberfläche abhängige Evapotranspiration zumindest in weitaus geringerem Rahmen schwankt als durch die Variation der Biomasse vorgegeben. Die Spanne der in Regenwaldzonen gemessenen Biomassen von 180 bis über 1000 t/ha dürfte dagegen hauptsächlich bedingt sein durch

- a) Speziesunterschiede, und
- b) durch überdurchschnittlich häufige Frühschäden mit häufigem Ausfall durch Absterben oder Windwurf.

Als treffendes Beispiel für Speziesunterschiede wird von BEARD (1946) und RICHARDSON (1963) der Mora forest in Trinidad beschrieben, der als quartärer Eindringling (s. BEARD, 1946) auf den älteren Alluvionen (Nordost-Trinidad) einen palmenreichen Carapa-Eschweilere-Wald verdrängt. Der Bodenstandort wird ebenso wie der in Carare durch starke Pseudovergleyung und Hogwallows charakterisiert. Die oben genannte Primärvegetation scheint mit dem Primärwald in Carare gleicherweise große Ähnlichkeit zu haben, während der Mora forest in bezug auf Höhe, Struktur und Holzmasse wesentlich günstiger gestellt ist.

Wenn es stimmt, daß die heutige Verteilung der beiden Vegetationen vorwiegend vegetationsgeschichtlich zu erklären ist, so bleibt immer noch die Frage, ob Mora excelsa sich in erster Linie durch ihre größere Resistenz gegenüber Wassermangelschäden oder auch durch eine größere Zuwachsleistung heraushebt. So aufwendig und

schwierig Zuwachsmessungen im Primärregenwald auch sind, ihre Ergebnisse würden hier eine wichtige Informationslücke füllen. Im Carare-Wald kommt der partiellen Kronenschädigung (schlecht geformte Kronen, partieller Ast- bzw. Zweigabbruch, durch Lianen behinderte Blatt- bzw. Holzproduktion), gefolgt und gefördert wahrscheinlich durch die Lichtkonkurrenz der Lianen sowie dem folgenden oder davon unabhängigen Windwurf, eine sehr große Bedeutung zu, so daß speziesbedingte Unterschiede in Gesamt- oder Holzproduktion daneben zunächst zweitrangig als unbekannte Größen rangieren.

Man kann - zusammenfassend - die Vorstellung vertreten, daß für den immergrünen Regenwald außer der Grenze klimatischer, d.h. (regelmäßiger) periodischer Wechselfeuchtigkeit auch eine nicht oder nur weniger klimatisch bestimmte Grenze (unregelmäßig) episodischer Wechselfeuchtigkeit existiert, an der die Schädigungshäufigkeit zur Nichtausbildung einer Waldvegetation führt. Daß zumindest einige der waldfreien Vegetationsinseln im Klimagebiet des tropischen Regenwaldes auf starke Pseudovergleyung und folglich episodischen Wassermangel zurückgehen, scheint ziemlich sicher. Für die regen-grünen Wälder der Feucht- und Trockensavannen besteht dieselbe Beziehung, nur scheint hier das betroffene Flächenareal noch weit größer zu sein. Fragt man nach der landschaftsmorphologischen Lokalisierung solcher Standorte, so handelt es sich - von kleinräumigen Flächen über oberflächennahen Eisenkrusten oder in kleinen Muldentälern abgesehen - hauptsächlich um größere Alluvialgebiete, in denen wasserstauende Schichtgrenzen großflächig auftreten. Wegen der jüngeren Orogenese sind solche Konstellationen in Südamerika häufiger als in Afrika.

#### 11.4 Der menschliche Eingriff

Die relative Unabhängigkeit der geschlossenen Waldvegetation von den Bioelementvorräten des Bodens wird natürlich durch jeden Eingriff des Menschen in Frage gestellt, der den Elementkreislauf öffnet. Im gegenwärtigen Nutzungssystem gestaltet sich dieser Eingriff sehr einschneidend, indem ein Teil der Vegetation und Streu verbrennt, wobei gasförmige Verluste auftreten und die Asche aus dem Wurzelraum ausgewaschen wird. Die Höhe der Gesamtverluste bis 5 Monate nach Brand beträgt:

C	N	P	K	Ca	Mg
53 t/ha	1340	92	91	299	36 kg/ha

Ohne Brand, aber nach Kahlschlag und einjähriger Abbaufrist, sind die Verluste geringer, nämlich:

C	N	P	K	Ca	Mg
25 t/ha	1200	-	53	62	28 kg/ha

Es handelt sich hierbei um Ergebnisse aus drei Parzellen-Bilanzen. Ihre Zahl ist für eine statistische Absicherung zu klein, und der Bestimmungsfehler wohl relativ groß. Die Unterschiede zwischen beiden Behandlungen sind nicht immer deutbar, so die großen Verluste von P nach Brand, die hauptsächlich im Boden auftreten, während die höheren Ca-Verluste nach Brand möglicherweise durch die Veraschung der Rindensubstanz zu erklären sind, da in ihr eine erhebliche Anreicherung von Ca erfolgt.

Immerhin erreichen diese Verluste bei Brand, was in diesem Gebiet die Regel ist, 33 bis über 100 % der vegetationsgebundenen Bioelementvorräte, bzw. 20 % (N),

10 % (P) bis um 30 % (K, Ca, Mg) der Gesamtvorräte bis 50 cm Tiefe. Wenn in feuchten Monaten mit einer Versickerung bis zu 250 mm gerechnet werden muß, dann erscheinen diese Verluste verständlich. Man fragt sich allerdings, wie die Verluste von den Sekundärvegetationen kompensiert werden. Ein Vergleich der Gesamtvorräte von R, BS und BP (RG kann nur unter Berücksichtigung der etwas höheren Bodenvorräte einbezogen werden) zeigt eine allmähliche Aufstockung der Vorräte, die bei N verständlich ist (und bei Mg fehlt). Abgesehen von dem notwendigen Vorbehalt gegenüber solchen Flächenvergleichen käme bei den anderen Bioelementen auf R als mögliche Quelle noch nicht abgebrannter Stammholzvorrat in Frage, der nicht voll erfaßt wurde (unregelmäßige Verteilung), so wie der jährliche Zugang mit dem Regenwasser. Die Bioelementvorräte im Niederschlagszugang von BP, die in der folgenden Aufstellung von Tab. 48 wieder mit entsprechenden Werten aus Ghana und dem Solling verglichen werden, sind vorläufig mit Skepsis zu betrachten. Immerhin läßt sich feststellen, daß Zugänge von der Höhe, wie sie im Solling gemessen wurden, für so bioelementarme aber geschlossene Kreisläufe wie im Primärwald sehr bedeutsam wären, aber kaum den Umfang der Aufstockung in der Sekundärvegetation erklären können. Die in Tab. 48 für BP angegebenen Werte können dies ohne weiteres, erscheinen jedoch zunächst etwas hoch.

Tab. 48: Bioelementzugang mit dem Niederschlagswasser in kg/ha/Jahr

	K	Ca	Mg
BP	12	45	27
Kade	18	12	11
Solling	2	6	1

Um auch aus anderer Sicht noch Zahlen zu nennen: Die praktisch auf gleicher Fläche bestimmten Vorräte von BP und R ergeben Differenzen von etwa 150 kg K, 600 kg Ca und 30 kg Mg neben 1650 kg N und 175 kg P. Das übersteigt die oben genannten Brandverluste um 30-100 %, ein durchaus plausibler Anstieg, da R eine zweijährige Brachvegetation mit noch weitaus geringerem Kreislaufschluß als im Wald ist, und da die Brandeinwirkung noch intensiver gewesen war. Da die nicht austauschbaren mineralischen (fixierten) Vorräte an K, Ca und Mg zumindest in den TII-Böden als unerheblich zu bezeichnen sind, stellt der Ersatz dieser Bioelementverluste ein definitives Problem und zugleich ein Programm jeder intensiveren Landnutzung dar. Soweit man sich in der Auswahl der Nutzungsweise (Wahl der Anbaufrucht) den Gegebenheiten des Wasserhaushaltes anpassen kann, dürfte die Bioelementversorgung einschließlich der Sorge um eine Minimalisierung der Auswaschungsverluste zunächst die gewichtigere Aufgabe sein.

## 12. Zusammenfassung

Ein Grenzstandort des saisonalen immergrünen Regenwaldes im Mittleren Magdalena-Tal (Carare, Kolumbien) wurde auf folgende Standortparameter hin untersucht:

1. Struktur und floristische Zusammensetzung des Primärwaldes sowie der Vegetation verschiedener Altersstadien.
2. Biomasse.
3. Bioelementvorrat der oberirdischen Vegetation sowie der organischen Auflage und des Mineralbodens.
4. Umsatz der organischen Substanz und Bioelemente im Primärwald.
5. Veränderungen des Bodens und organische Auflage durch menschlichen Eingriff: Kahlschlag mit und ohne Brand sowie unbewirtschaftete Beweidung nach Abholzung des Waldes.
6. Wasserdynamik der Standorte.

Der durch schwach saisonalen Laubfall, einfache Struktur (zwei Stockwerke), geringe Höhe (20-25 m) und hohen Palmenanteil (20 %) charakterisierte Wald ist artenreich (79 Spezies/ha) und hat eine geringe Holzmasse (18 m<sup>2</sup>/ha Basisfläche ab 10 cm DBH). Biomasse (180 t/ha) und teilweise Bioelementvorräte wurden mittels allometrischer Funktionen zwischen Form- und Massenparametern ausgewählter Erntebäume errechnet. Im Vergleich mit bisher untersuchten Regenwaldstandorten liegen beide Massenwerte im unteren Grenzbereich. Dabei erweist sich die Biomasse als Funktion der Stammmasse, während die Blattbiomasse der Gesamtvegetation um 8 t/ha streut. Hieraus wie aus der Produktivität (bis 17 m<sup>3</sup>/Jahr) der untersuchten Sekundärvegetationen (2, 5 und 16 Jahre), deren älteste mit 220 t/ha die Biomasse des Primärwaldes übersteigt, wurde der Schluß

gezogen, daß nicht Flächengesamtproduktion organischer Substanz sondern speziegebundene Holzleistung und Schädigung durch Absterben und Windwurf die bestimmenden Faktoren der Biomassenbildung sind, welche auch die Bioelementvorrätebildung beeinflussen.

Als nicht nur limitierende, sondern wahrscheinlich auch schädigende Ursachen stehen an:

- Pseudovergleyung, flachgründige Durchwurzelung (20-30 cm), kleiner Wasserspeicher (60-120 mm, pF 4,2-0,7), Streusituationen in unregelmäßigen Zeitintervallen.
- Geringe Bioelementbevorratung im Boden, Mangel insbesondere bei K (Null) und P (500-700 kg/ha bei 70 % occludierten Phosphaten).

Regionaler Vergleich mit Standorten gleich ungünstiger Bioelementversorgung aber gleichmäßiger Wassernachlieferung (Biomasse 320 t/ha, 31 m<sup>2</sup>/ha Basisfläche) weisen die irreguläre Wechselfeuchtigkeit des Bodenstandortes als wichtigste Ursache aus, während der Wald in der Lage ist, den Bioelementmangel durch z.T. schnellere Zirkulation und durch Mineralisierung der Kreislaufverluste zu kompensieren. Beim Kalium überstieg die Kronenauswaschung die Streuwerte um das vierfache. Der Jahresumsatz von K, Ca und Mg beträgt 26 % (Ca bis 37 %  $\frac{1}{2}$  K der vegetationsgebundenen Vorräte.

Eine Störung dieses Kreislaufes durch Kahlschlag mit und ohne Brand führt erwartungsgemäß zu Verlusten von Bioelementvorräten, die im Durchschnitt bei 1300 kg N (40 t/ha organische Substanz), 62 kg P, 78 kg K, 220 kg Ca und 33 kg Mg/ha liegen. Die Werte stammen aus Bilanzierungen von drei Einzelparzellen. Die nicht gasförmigen Verluste verstehen sich als Auswaschung unterhalb der 50 cm-Tiefengrenze, die durch 1375 mm Niederschlag in fünf Monaten bewirkt wurde.

13. Literaturverzeichnis

- Agrar und Hydrotechnik. 1971: Studie im Bereich der landwirtschaftlichen Nutzung im Gebiet Carare-Opón, Kolumbien. Band I. Bundesamt für Ernährung und Forstwirtschaft. 152 p.
- Arbeitsgemeinschaft Bodenkunde BRD 1971: Kartieranleitung; Anleitung und Richtlinien zur Herstellung der Bodenkarte 1:25000. 2. Auflage, 169 p.
- Austin, M.P., Ashton, P.S. and Greig-Smith, P., 1972: The application of quantitative methods to vegetation survey III. Jour. Ecol. 60(2): 305-324.
- Bartholomew, W.V., Meyer, J. and Laudelout, H., 1953: Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region. Brussels. INEAC, Serie Sci. No 57. 27 p.
- Beard, G.S., 1946: The Mora forest of Trinidad. Jour. Ecol. 33: 173-192.
- Bernhard, F., 1970: Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Cote-d'Ivoire. Oecologia Plantarum 5 (1): 247-266.
- Bray, J.R. and Gorham, E., 1964: Litter production in forests of the world. Adv. in Ecol. Res. 2. London-New York Acad. Press. 101-157 p.
- Briscoe, C.B. and Wadsworth, F.H., 1970: Stand, structure and yield in the Tabonuco Forest of Puerto Rico. In: H.T. Odum (Hrsg). A Tropical Rain Forest. Vol. 1, Section B-6. Springfield, Virginia. U.S. Atomic Energy Commission. 79-91 p.

- Brünig, E.F., 1968: Der Heidewald von Sarawak und Brunei. Mittl. d. Bundesforschungsanst.f.F.und Holzw. Reinbek. No 68. 151 p.
- Brünig, E.F., 1969: On the seasonality of droughts in the lowlands of Sarawak (Borneo). Erdkunde XXIII (2): 127-133.
- Brünig, E.F., 1970: On the ecological significance of drought in the equatorial wet evergreen (rain) forest of Sarawak, Borneo. In: J.R. Flenley (Hrsg). The water relations of malesian forests. First Aberdeen-Hull Symposium on Malesian Ecology. Hull, 1970. 66-96 p.
- Brünig, E.F., 1971: Forstliche Produktionslehre. Europäische Hochschulschriften. Frankfurt/M. Peter Lang. 318 p.
- Cabrera, R.I., 1970: Nombres científicos y vulgares de algunos árboles de la región del Carare. In: I Seminario Nacional de Investigaciones Forestales. Bogotá, Ministerio de Agricultura-Inderena. 59-63 p.
- Cain, S.A. and Castro, G.M., 1959: Manual of vegetation analysis. New York. Harper. 325 p.
- Chang, S.G. and Jackson, M.L., 1957: Fractionation of soil phosphorus. Soil.Sci. 84(2): 133-144.
- Christen, H. von, 1965: Los suelos de la region Carare-Opón; informe preliminar. (unveröffl.) 33 p.
- Christen, H. von, 1969: Algunas consideraciones sobre las bases y posibilidades de la regeneración en el bosque higrofitico tropical del Carare. Bogotá, Proyecto Forestal Carare-Opón (vervielfältigtes Manuskript) 47 p.

- Cuervo, L.E. y Camacho, M., 1971: Similaridad fitosociológica de cinco paisajes del bosque humedo tropical del Carare-Opón. Bogotá, Universidad Distrital "F.J.C." Tesis Ing. For. (unveröffl). 180 p.
- Dawkins, H.C., 1958: The management of Natural Tropical High-Forest with especial reference to Uganda. Oxford, Imp. For. Inst. Paper No. 34. 155 p.
- Dommergues, Y., 1963: Les cycles biogeochimiques des éléments minéraux dans les formations tropicaux. Bois et Forêts des Tropiques. 87: 9-25 p.
- Droste, B. von., 1969: Struktur und Biomasse eines Fichtenbestandes aufgrund einer Dimensionsanalyse an oberirdischen Baumorganen. Diss. Staatswirtsch. Fakultät, München. 223 p.
- Ewel, J., 1971: Biomass changes in early tropical succession. Comunicaciones. Turrialba 21(1): 110-112.
- FAO, 1962: La influencia de los montes. Roma, Estudios de silvicultura y productos forestales No. 15, 335 p.
- Fassbender, H.W., 1971: Auswaschung von Nährstoffen in tropischen Gebieten Lateinamerikas. In: Beiträge zur tropenforstlichen Forschung. Vortragsreihe der forstlichen Hochschulwoche, Göttingen. 19-31 p.
- Fassbender, H.W., 1972: Chemisches Verhalten der Hauptnährstoffe in Böden der Tropen, insbesondere in Lateinamerika. Habilschrift. Forstl. Fakultät Univ. Göttingen, 182 p.
- Fawcett, R.G. and Collis-George, N., 1967: A filter-paper method for determining the moisture characteristics of soil. Australian Jour. of Expt. Agric. Animal Husbandry. 7: 162-167.

- Fölster, H. und De las Salas, G., 1971: Beobachtungen zur ökologischen Bedeutung des Jahresfeuchteganges im immergrünen Regenwald. In: Beiträge zur tropenforstlichen Forschung. Vortragsreihe der Forstl. Hochschulwoche, Göttingen, 11-18 p.
- Förster, M., 1972: Einige Beobachtungen über die Zusammenhänge zwischen Standort und Vegetation in einem tropischen Regenwaldgebiet Kolumbiens. Allg. Forst- und Jagdzeitung 143(5): 99-108.
- Förster, M., 1973: Strukturanalyse eines tropischen Regenwaldes in Kolumbien. Allg. Forst- und Jagdzeitung 144(1): 1-8.
- Gardner, R., 1937: A method of measuring the capillary tension of soil moisture over a wide moisture range. Soil. Sci. 43: 277-283.
- Golley, F.B. et al., 1969: The structure of tropical forests in Panamá and Colombia. Bio Science 19 (8): 693-696.
- Golley, F.B. et al., 1971: La biomasa y la estructura mineral de algunos bosques de Darien, Panamá. Turrialba 21 (2): 189-196.
- Goosen, D., 1961: A study of geomorphology and soils in the Middle Magdalena Valley, Colombia. Publ. I.T.C. Delft, Holland. Series B, No.9, Vol.1, 24 p.
- Greig-Smith, P.Q., 1964: Quantitative plant Ecology. 2nd.Ed., London, Butterworths, 326 p.
- Greenland, D.J. and Kowal, J.M.L., 1960: Nutrient content of moist tropical forest of Ghana. Plant and Soil, 12: 154-174.

- Herrmann, R., 1970: Vertically differentiated water balance in tropical highmountains with special reference to the Sierra Nevada de Santa Marta/ Colombia. Proc.Int.Assoc.Sci.Hydrol. July 1970, 263-273 p.
- Herrmann, R., 1971: Die zeitliche Änderung der Wasserbindung im Boden unter verschiedenen Vegetationsformationen der Höhenstufen eines tropischen Hochgebirges (Sierra Nevada de Santa Marta, Kolumbien). Erdkunde XXV(2): 91-102.
- Holdridge, L.R., 1947: Determination of plant formations from simple climatic data. Science 105 (2727): 367-368.
- Holmes, J.W. and Colville, J.S., 1968: On the water balance of grassland and forest. Trans. 9th. Int.Congr.Soil.Sci., Adelaide. Vol.1:39-46 p.
- Hozumi, K. et al., 1969: Production ecology of tropical rain forests in southwestern Cambodia. I: Plant biomass. Nature & Life in SE-Asia Vol.VI: 1-51 p.
- HSU, F.H., 1963: Effect of initial pH, phosphate and silicate on the determination of aluminium with aluminon. Soil Sci. 96: 230-238.
- Jenny, H. et al., 1949: Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sci. 68: 419-432.
- Jimenez, S.H., 1968: Algunos árboles de la región Carare-Opón, Santander. Bogotá. Univ. Distrital "F.J.C." (Instituto de Investigaciones Forestales y Madereras) y Proyecto de demostración y enseñanza forestal Carare-Opón. (vervielfältigt) 52 p.

- Jordan, C.F., 1970: Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *Jour. Ecol.* 55(1): 127-141
- Kira, T. et al., 1967: Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV: dry matter production with special reference to the Khao Chong rain forest. *Nature & Life in SE-Asia Vol. V*: 150-174 p.
- Kira, T. and Shidei, T., 1967: Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific. *Jap. Jour. Ecol. Vol. 17(2)*: 70-87
- Kira, T. and Ogawa, H., 1969: Assessment of primary production in Tropical and Equatorial Forests. Osaka City Univ., Dept. Biol. (mimeographed) 13 p.
- Kittredge, J., 1944: Estimation of amount of foliage of trees and stands. *Jour.For.* 42: 905-912
- Klinge, H. and Rodrigues, W.A., 1968: Litter production in an area of amazonian Terra Firme Forest. Part I; litter-fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. Part II; mineral nutrient content of the litter. *Amazoniana I(4)*: 287-310.
- Klinge, H., 1972: Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva Centro-Amazónica. IV Congr. Lat.Cienc.Suelo.Caracas, Feb.1973. (mimeografiado) 22 p.
- Köppen, W., 1936: *Handbuch der Klimatologie. I; das geographische System der Klimate.* Berlin, v. Gebrüder Borntraeger Verlag. 44 p.

- Lamprecht, H., 1964a: Über Waldbau in tropischen Entwicklungsländern. Schweiz. Zeitschr.f.Forstwesen. 4: 211-227.
- Lamprecht, H., 1964b: Europäischer Waldbau und Waldbau in den Tropen. Der Forst- und Holzwirt. 19(20):1-4.
- Lamprecht, H., 1971: Zur wissenschaftlichen und praktischen Bedeutung der tropenforstlichen Forschung. Forstarchiv 42(12): 237-239.
- Lamprecht, H., 1973: Zur ökologischen Bedeutung des Waldes im Tropenraum. Forstarchiv (im Druck).
- Laudelout, H., 1954: Étude sur l'apport d'éléments minéraux résultant de l'incinération de la jachère Forestière. Leopoldville. 2nd. Interafrican Soils Conf.1:383-388.
- Laudelout, H. and Meyer, 1954: Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. In: Trans. 5th Congr.SoilSci., Leopoldville, Vol. 2: 267-272 p.
- Laudelout, H., 1960: Dynamics of tropical soils in relation to their fallowing techniques. Rome, FAO-Report, 111 p.
- Lossaint, P. et Rapp, M., 1969: Répartition de la matière organique et cycle du Carbone dans les groupements forestiers et arbustifs méditerranéens sempervirens: Quercus ilex et Quercus coccifera. Symposium on productivity of Forest Ecosystems of the world. IBP/UNESCO, Brussels, 27-31 Oct. 1969, 19 p.
- Madge, D.S., 1965: Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. Pedobiologie 5: 273-288.
- Madgwick, H.A.I., 1970: Biomass and Productivity Models of Forest Canopies. In: D.E. Reichle (Hrsg). Ecological Studies I; temperate forest ecosystems. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York. 48-54 p.

- McGinnis, J.J. et al., 1969: Elemental and hydrologic budgets of the panamanian tropical moist forest. *Bio Science* 19: 697-700.
- McQueen, I.S. and Miller, R.F., 1966: Calibration and Evaluation of a wide range method for measuring moisture stress in field soil samples. Symposium on water in the unsaturated zone, Wageningen. 19-25 June, 1966. 12 p.
- Metz, L.J., 1952: Weight and nitrogen and calcium content of the annual litter fall of forest in the South Carolina piedmont. *Proc. Soil. Sci. Soc. Am.* 16: 38-41.
- Müller, D. and Nielsen, J., 1965: Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. *Forstl. Forsøgsvaesen I*, Vol. 29: 69-160.
- Nye, P.H., 1961: Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil* 13(4):333-346.
- Nye, P.H. and Greenland, D.J., 1960: The soil under shifting cultivation. Technical Comm. No. 51. *Commonw. Bur. Soils.*, Harpenden. 156 p.
- Nye, P.H. and Greenland, D.J., 1964: Changes in the soil after clearing a tropical forest. *Plant and Soil* 21 (1): 101-112.
- Odum, H.T. et al., 1970: Estimation of chlorophyll and biomass of the Tabonuco Forest of Puerto Rico. In: H.T. Odum (Hrsg). *A Tropical Rain Forest*. Vol3, Section 1-1. Springfield, Virginia. U.S. Atomic Energy Commission. 1-19 p.
- Ogawa, H. et al., 1965: Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand II. Plant biomass. *Nature and Life in SE-Asia*, Vol.IV: 50-80 p.

- Olson, J.S., 1963: Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Ovington, J.D. and Olson, J.S., 1970: Biomass and chemical content of El Verde Lower Montane Rain Forest Plants. In: H.T. Odum (Hrsg). A Tropical Rain Forest. Vol. 3, Section H-2. Springfield, Virginia. U.S. Atomic Energy Commission. 53-79 p.
- Papadakis, J., 1961: Climatic tables for the world. Buenos Aires, 220 p.
- Pavlov, M.B., 1972: Bioelement-Inventur von Buchen- und Fichtenbeständen im Solling. Diss. Forstl. Fakultät Univ. Göttingen. In: Göttinger Bodenkundliche Berichte 25: 1-174 p.
- Richards, L.A., 1965: Physical condition of water in soil. In: C.A. Black (Hrsg). Methods in Soil Analysis, Madison. I: 128-152 p.
- Richards, P.W., 1966: The tropical rain forest. 4th Edition. Cambridge University Press. 450 p.
- Richardson, W.D., 1963: Observations on the vegetation and ecology of the Aripo Savannas; Trinidad. *Jour. Ecol.* 51(2): 295-313.
- Riehm, h., Ulrich, B. und Ulrich, M., 1954: Schnelle Bestimmung der Kationensorptionskapazität. *Landw.Forschung.* VI: 95-105.
- Rodin, L.E. and Bazilevich, N.I., 1967: Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. (transl. by Scripta Technica Ltd). Oliver and Boyd. Edinburgh and London. 288
- Satou, T., 1970: A Synthesis of Studies by the Harvest Method: Primary production relations in temperate deciduous forest ecosystems, (Springer) of Japan. In: D.E. Reichle (Hrsg). *Ecol.Studies I; temperate forest ecosystems.* Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York. 55-72 p.

- Schulz, J.P., 1960: Ecological Studies on Rain Forest in Northern Suriname, North Holland Publishing Co., Amsterdam. 267 p.
- Schulz, J.P., 1967: La regeneración natural de la Selva Mesofítica Tropical de Surinam después de su aprovechamiento. Mérida, Venezuela. IFLA, Bol. 23: 3-26
- Smit, G., 1962: Inventario de bosques con fotografías aéreas de la región Río Carare-Río Opón, Santander (Colombia). Bogotá, Univ. Distrital "F.J.C." (vervielfältigt) 49 p.
- Snedaker, C.S. and Gamble, J.F., 1969: Compositional analysis of selected second-growth species from Lowland Guatemala and Panamá. Bio Science 19(6): 536-538.
- Tschinkel, H.M., 1972: Growth, site factors and nutritional status of Cupressus lusitanica plantations in the highlands of Colombia. Diss. Univ. Hamburg. 165 p.
- Ulrich, B., Mayer, R. und Pavlov, M., 1971: Investigations on Bioelements Stores and Bioelement Cycling in Beech and Spruce Stands including Input-Output Analysis. In: Systems Analysis in Northern Coniferous Forests. IBP Workshop, Bull. 14: 87-113.
- Ulrich, B., 1972: Vorlesungskriptum über Forstliche Bodenkunde und Waldernährung: Bioelementinventur, 6, 7, 8 p. (vervielfältigt)
- Vega, C.L., 1968: La estructura y composición de los bosques húmedos tropicales del Carare, Colombia. Turrialba 18(4): 416-436.
- Walter, H. und Lieht, H., 1964: Klimadiagrammweltais. Jena, VEB Fischer Verlag.
- Webb, L.J., 1958: Note on the studies on Rain Forest Vegetation in Australia. UNESCO, Proc. Randy Symposium, Humid Tropics. Res. 1956, 171-174 p.

Will, G.M., 1955: Removal of mineral nutrients from tree crowns by rain. *Nature*, 176 (17)

Will, G.M., 1959: Nutrient return in litter and rainfall under some exotic conifers stands in New Zealand. *Jour. Agric. Res.* 2: 719-724.

A N H A N G   A

Beschreibung der repräsentativen  
Bodenprofile des Untersuchungsgebietes.

( Symbole nach der Kartieranleitung,  
Arbeitsgemeinschaft Bodenkunde, 1971 )

BS	Pseudogley - Latosol			Textur		%	% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> im Boden
				µm			
				<2	2-60	60-1000	
	Cm						
1	0-10	Ah	feinwurzelreicher Ah, $\bar{s}$ L (7,5YR 5/3)	17,2	24,1	57,9	1,2
2	10-20	Ah/SW Bv	übergehend in prägelben Bv (10 YR)	19,4	23,0	56,8	1,1
3	30		7/3-6/3) mit Kohärentgefüge, nach	20,7	23,6	55,2	1,2
4	-	Sw Bv	unten hin zunehmend an Chroma (7,5 YR	23,2	25,1	50,9	1,6
5			7/3-6/4)	24,1	23,4	51,6	2,6
				31,2	18,7	48,5	2,4
6	-70-----		Übergang-----				
			braunroter (5YR 6/6) s T, schwach	38,0	18,5	40,9	2,8
	70						
7	-	II SdC	feinfleckig (Tertiärsediment?)	44,1	16,5	36,0	3,7
8	130						

	%		pH		Austauschbare Kationen					% Basen- sättigung	AK <sub>t</sub> mval/100g	P <sub>t</sub> mg/100g
	C	N	(CaCl <sub>2</sub> )	H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	mval/100g Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>	AKe			
1	2,14	0,150	3,40	0,38	Sp	0,24	0,09	2,80	3,80	8	13,0	8,5
2	1,30	0,101	3,60	0,17		0,15	0,05	2,30	2,85	7	10,1	7,4
3	0,87	0,079	3,80	0,13		0,13	0,03	2,10	2,49	6	8,8	6,5
5	0,56	0,051	3,80	0,03		0,16	Sp	1,95	2,31	6	10,6	5,7
7	0,42	0,045	3,90			0,16	"	2,40	2,74	5	7,1	5,5

BP 1 (wie BP2)		Pseudogley - Latosol		Textur	%	% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	
(und R)				µm		im Boden	
cm				<2	2-60	60-1000	
1	0-10	Ah	feinwurzelreicher Ah, IS (7,5YR 5/5),	12,9	18,8	65,9	0,9
2	10-20	Sw/Bv	übergehend in graugelbes Kohärentge-	15,0	20,7	62,9	1,1
3	20-40	SwBw	fuge (10YR 7/3), oben mit dunklen	17,5	19,5	61,4	1,1
4			Vorfärbungen auf Ribflächen.	18,2	19,0	61,5	1,2
----- (Grenze zwischen 2 Mangsedimenten)				-----			
5	40-70	IISw/Bv	Nach unten hin aufhellend auf	19,0	19,9	60,2	1,1
6	70-	IISd/Bv	7,5 YR 7/4, bei zunehmendem	22,6	18,9	56,6	1,4
7	130		Ton- (sL bis stL) und Kiesgehalt	24,0	17,9	55,1	1,5
8				25,6	16,9	51,8	1,6
-----				-----			
9	>130	III Sd	graubrauner (7,5YR 6/4), fein-	39,4	15,5	40,0	2,4
				fleckiger, kieshaltiger sT (Basis-			
				schutt oder Tertärsediment)			

	%		pH		Austauschbare Kationen mval/100g					% Basen-	AKt	P <sub>t</sub>
	C	N	(CaCl <sub>2</sub> )	H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>	AKe			
1	1,80	0,130	3,30	0,60	Sp.	0,30	0,23	2,20	4,19	24	13,5	10,0
2	1,00	0,060	3,65	1,70		0,52	0,10	1,53	4,10	15	13,5	
3	0,60	0,060	3,78	1,35		0,36	0,05	1,34	3,26	12	13,5	
5	-	-	3,84	-		0,34	0,05	1,25	1,72	22	13,5	
7	-	-	3,94	-		0,30	0,05	1,25	1,78	19	13,5	
9	-	-	3,94	-		0,20	0,05	2,10	2,62	12	8,6	7,0

W <sub>1</sub>	Pseudogley - Latosol			Textur			% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> im Boden
				< 2	2 - 60	um 60 - 1000	
	Cm						
1	0-10	Ah	Braungrauer heterogener (Grasnarbe)	19,6	30,3	47,7	1,2
2	10-20	Ah Bv	Humushorizont, $\bar{s}$ L, mit porösem	19,6	28,4	49,3	1,2
3	30-		Kohärentgefüge, übergehend in grau-	21,2	29,6	47,6	1,4
4		Bv	gelbes (10YR 7/4), schwach poröses	23,2	30,4	44,9	1,6
5	60		Kohärenzgefüge mit sehr schwacher Feinfleckung, über	27,4	29,2	42,3	1,6
6	60-90	IIC	tonreichem (stL) Basisschutt oder anstehendem Tertiär, fest, grau-	36,8	17,2	35,8	2,8
7			braun (7,5 YR 6/4)	39,6	24,9	32,7	4,0

C	%		PH (CaCl <sub>2</sub> )	Austauschbare Kationen mval/100g						% Basen- sättigung	AK <sub>t</sub> mval/100g	P <sub>t</sub> mg/100g
	N			H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>	AKe			
1	2,03	0,135	4,1	0,03	Sp	1,30	0,52	1,70	3,91	46	13,5	15,0
2	1,08	0,079	3,9	0,01		0,70	0,28	1,70	2,90	33	9,2	9,5
3	0,75	0,063	3,9	0,01		0,40	0,14	1,85	2,61	20	7,3	9,9
4	0,65	0,061	3,9		Sp	0,40	0,11	1,80	2,52	20	6,0	9,1
5	0,51	0,052	3,9		"	0,37	0,07	1,90	2,55	17	7,5	9,0
6	0,51	0,054	4,0		"	0,22	0,06	2,69	2,69	10	10,0	9,7
7	0,55	0,054	4,0		"	0,18	0,05	2,40	2,84	8	3,8	9,1

W <sub>2</sub>	Cm	Pseudogley	Textur	%		Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> %	
				<2	2-60		60-1000
			µm			im Boden	
1	0-10	Ah/Sw	grauer (7,5YR 6/2) massiver Ah mit feinen Rostflecken um Wurzelröhrchen (1S),	9,7	37,2	53,1	0,45
2	10-30			11,8	36,4	51,8	0,20
3		SW 1	übergehend in hellgrauen (10YR 7/1)	11,8	36,4	51,0	0,24
4			und	15,0	37,8	49,7	0,24
5	30-60	SW 2	weißgrauen (10YR 8/2) mit Einzelporen				
-----							
6	60-90	II Sd	Prägnant rotbraun (2,5YR 5/6) - weiß-	32,0	29,8	46,5	2,20
7			grau (wie SW 2) gefleckter stL	38,6	28,1	31,7	2,90

	Austauschbare Kationen										
	C	% N	pH (CaCl <sub>2</sub> )	H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	mval/100g		% Basensättigung		Ak <sub>t</sub> mval/100g	P <sub>t</sub> mg/100g
					Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>	Ake			
1	2,05	0,158	3,90	0,04	0,44	0,06	2,10	2,88	17	24,0	15,6
2	1,00	0,070	3,90		0,24		1,60	2,05	11	18,4	9,0
3	0,75	0,064	3,90		Sp.	Sp.	1,55	1,97	10	9,2	9,3
4	0,40	0,039	3,75		0,23		1,50	1,94	11		5,2
5	0,20	0,024	3,75		0,23		1,65	2,08	11	4,8	7,6
6	0,30	0,045	3,75		0,20		2,25	2,64	7	6,4	11,2
7	0,34	0,045	3,84		0,26	0,10	2,42	2,93	12	7,2	13,9

T IVO		Hangwasser - Pseudogley		Textur	% $\mu\text{m}$		% $\text{Fe}_2\text{O}_3$ im Boden
Cm				<2	2-60	60-1000	
1	0-10	Ah	grauer (7,5 YR 6/2) Ah, porös, fest über	15,4	14,4	68,2	0,8
2	10-30		hellgrauem (10 YR 7/1) $\bar{\text{S}}$ mit schwacher Rostfleckung	18,0	13,8	66,3	0,9
3				25,0	10,7	63,6	0,9
4	30	IISW	kiesreicher Schutt, im Feinboden	22,4	14,2	64,3	1,2
5			(um 40% >2mm)	21,6	13,5	53,8	1,5
6	-		$\bar{\text{S}}$ L, hellgelbgrau (7,5YR 8/2), mit ganz schwacher Fernfleckung	19,6	13,1	64,8	1,0
7				25,8	22,9	49,5	1,6
8	120			17,8	16,6	63,6	1,3

C	%	pH ( $\text{CaCl}_2$ )	Austauschbare Kationen mval/100g						Akt mval/100g	P <sub>t</sub> mg/100g		
			H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>	AKe				
1	1,34	0,120	4,40	-	Sp	3,10	0,44	0,33	4,05	87	18,0	11,8
2	0,63	0,070	4,20	-	Sp	2,00	0,26	0,34	2,73	82	9,2	10,1
3	0,22	0,054	3,90	-	Sp	1,60	0,26	0,58	2,51	74		8,4
4	0,17	0,050	3,80	-	Sp	1,08	0,13	1,38	2,67	45	12,0	9,2
5	0,15	0,045	3,65	0,02	Sp	0,64	0,07	1,60	2,38	29	12,8	7,7
6	0,13	0,041	3,70	0,02	Sp	0,42	0,07	1,45	1,99	24	4,0	7,6
7	0,12	0,070	3,65	0,01	Sp	0,56	0,07	2,90	3,56	17	8,8	9,0
8	0,09	0,046	3,80	-	Sp	0,40	0,03	1,83	2,27	18	2,9	6,9

T IV1			Latosol	Textur %			% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> im Boden
Cm				<2	2-60	60 - 1000 um	
1	0-10	Ah	Dunkelgraubrauner (7,5YR 5/4)StL.	39,6	24,8	31,4	2,4
2	10-30	Bv	heterogener, brauner (5YR 6/4- 6/8)tL, subpolyedrisch bis ko-	42,4	29,3	25,7	3,0
3	30-60		härent, über braunem (5YR 6/8)lT ----- (Hangsediment über II Tertiär- sediment)	47,2	29,6	22,2	3,3
4	60-85	II Bv	unvollständig verbraunter fossiler Fleckenhorizont (1 <sup>st</sup> )	61,6	28,1	9,5	4,7
5	85-120	II C	Fossiler Fleckenhorizont syn- oder postsedimentär im an- stehenden Tertiärsediment (1 <sup>st</sup> )	55,6	38,8	5,6	5,1

	Austauschbare Kationen mval/100g					Σ Basen- sättigung	P <sub>t</sub> mg/100g	
	H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>			AKe
1	1,43	0,31	1,19	0,44	4,40	7,77	25	13,8
2	0,91	0,16	0,20	0,10	4,70	6,07	7	9,4
4		0,14	0,05	0,05	6,10	6,32	3	10,3
5		0,21	0,06	0,02	7,20	7,49	3	

T IV 2	Latosol	Textur %			% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> im Boden		
		<2	2-60	60-1000			
	cm						
1	0-15	Ah Sw	Grauer Ah mit rostbrauner Fleckung (stL)	28,4	21,5	43,4	1,7
2	15-40	Bv Sw	graubrauner (2,5YR 6/4) stL, mit rotbrauner und grauer Fleckung (wahrscheinlich Überlappung rezenter und fossiler Fleckung)	44,0	25,5	27,9	3,0
3	40-55	Bv/C	Übergang	58,4	27,1	14,2	4,2
4	55-90	C	Fossiler Reduktionshorizont im Tertihärsediment (LT), vorwiegend grau mit kleinen rotbraunen Flecken.	62,0	30,1	7,8	6,0
-----							
5	100-150	IIC	rotbraun-graue feinfleckige, glimmerhaltige Sedimentschicht, LT.	48,4	33,8	17,9	5,7
6				45,6	45,3	9,1	6,9

	Austauschbare Kationen mval/100g					% Basen- sättigung	P <sub>t</sub> mg/100 g	
	H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>			
1	0,86	0,14	0,30	0,13	2,10	3,26	17	8,5
2	0,57	0,12	0,13	0,06	4,50	5,38	5	8,8
4		0,22	0,05	0,02	8,80	9,09	3	11,4
6		0,16	0,05	0,02	6,60	6,83	3	

## T II/IV

Bäume:												
Blatt	7,0	38,33	134,84	0,95	92,03	0,050	31,51*	34,67	15,09	0,89	0,48	0,31
Zweige	17,2	36,28	130,77	4,76	44,43	0,62	44,20	61,80	16,98	1,19	0,75	0,74
Aeste	49,6	76,58	181,93	6,69	103,00	1,73	86,54*	158,05*	38,08	1,91	1,89	2,00*
Stamm	248,0	297,20	514,21*	19,27*	241,04	6,82	207,96*	547,06	151,53	7,91	8,08	15,38
Total	322,0	448,39	962,00	32,00	481,00	9,22	370,00	802,00	222,00	12,00	11,00	18,00
<hr/>												
Unterwuchs	1,00											
<hr/>												
BS-Bäume:												
Blatt	5,0	17,32	97,61	5,42	15,82	0,17	23,73	26,20	9,59	0,83	0,39	4,85
Zweige	16,0	31,78	96,34	10,07	9,37	0,89	3,74	61,18	14,22	3,05	0,92	9,20
Stamm	189,5	281,22	484,00	37,07	132,07	4,85	415,54	482,19	133,46	21,72	10,80	115,70
Total	210,0	330,32	677,95	52,56	157,26	5,91	443,01	569,87	157,27	25,60	12,11	129,75
<hr/>												
Unterwuchs 2)	3,75		41,54	3,72	63,46	0,216	20,26	14,81	5,53	0,669	0,498	1,78
Gesamtbestand	214,25		719,49	56,28	220,72	6,126	463,27	584,68	162,80	26,269	12,608	131,53
<hr/>												
R Vegetation 2)	18,7		161,82	15,69	219,77	0,900	120,00	70,21	26,00	1,55	2,13	18,28
RG Vegetation 2)												
< 3.5 cm ø	4,6		41,00	2,17	3,98	0,195	36,35	20,13	4,22	0,155	0,156	4,93
> 3.5 cm ø	63,4		293,00	19,93	79,92	2,145	229,54	163,36	32,23	2,005	3,954	4,99
Total	68,0		334,00	22,10	83,90	2,340	265,89	183,49	36,45	2,16	4,110	54,87
<hr/>												
W Grass	24,11 <sup>+</sup>		228,00	12,78		1,72	70,68	67,18	37,97	4,77	95,58	112,48

1) Geschätzt (zur Erklärung siehe Text)

2) Mittelwert aus jeweils 3 Parzellen (siehe Tabellen 21 und 22)

\* Nach Regressionsgleichungen gerechnete Werte (näheres darüber siehe Text)

+ Produktionswerte: Biomasse in t/ha/Jahr, Bioelemente in kg/ha/Jahr

RG	Latosol - Gley		Textur	%		% $e_2O_3$ im Boden	
				$\mu m$			
			<2	2-60	60-1000		
1	0-7	Ah	Ausgeprägter Ah (Krümel-Kohärent-	31,4	45,0	35,3	0,9
2	7-14	Ah/Bv	gefüge) mit Übergang zu	31,2	34,9	33,9	1,1
3	14-34	Bw	gelbbraunen Bv (10YR 7/2), tL,	30,2	36,3	33,5	1,1
4	34-58	Bv	nach unten mit zunehmender Fleck- ung	32,6	35,5	31,9	1,2
5	58-82	BvGo	graugelber (7,5YR 7/3), kohären-	37,4	35,9	26,8	1,5
6	82-128	Go	ter tL mit grauen und rotbraunen Flecken, die im Co-Horizont allein noch vorhanden sind.	34,8	32,3	32,9	1,4
-----							
7	128-155	IIGr	Reduktionshorizont mit schwacher, braungelber Fleckung (sL).	22,2	23,3	54,9	1,1

	%		pH (CaCl <sub>2</sub> )	Austauschbare Kationen mval/100g					% Basen- sättigung	AKt mval/100g	P <sub>t</sub> mg/100g
	C	N		H <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Al <sup>+++</sup>			
1	3,90	0,304		0,57	0,13	0,77	0,29	6,54	0,55	13	22,9
2	1,65	0,164		0,15	0,02	0,10	0,11	5,31	6,05	3	17,4
3	1,03	0,100		0,02		0,51	0,17	4,70	11,61	5	15,0
4	0,78	0,078		0,05	Sp	0,35	0,08	4,51	5,67	7	12,5
5	0,58	0,081				0,62	0,08	4,75	6,85	10	12,5
6	0,52	0,062				0,50	0,09	3,91	4,52	13	11,2
7	0,41	0,046				0,27	0,06	1,76	2,13	15	10,8

A N H A N G B

Baumarten des Primärwaldes  
im Untersuchungsgebiet (BP)

Lokalnamen durch Eduardo Rodriguez,  
Cosme Vidales,  
Polo Vidales.

Wissenschaftliche Namen durch Vorveröffent-  
lichungen (JINENEZ, 1968; VEGA, 1968;  
CABRERA, 1970).

Ortsüblicher Name	wissenschaftlicher Name	Familie
Aceituno	<i>Humiriastrum colombianum</i> Cuatr.	Humiriaceae
Algodoncillo	<i>Alchornea triplinervia</i> var. <i>meridensis</i>	Euphorbiaceae
Achiote	<i>Sloanea tuerckherminii</i> Donn.SM.	Eleocarpaceae
Almendrillo	<i>Caryocar</i> sp.	Caryocaviaceae
Anime	<i>Protium heptaphyllum</i> Swart (P. <i>neglectum</i> )	Burseraceae
Anón	<i>Guatteria</i> sp.	Amonaceae
Arenillo	<i>Catostema alstoni</i>	Bombacaceae
Arrayán	<i>Eugenia</i> sp.	Myrtaceae
Bálsamo	<i>Cordia</i> sp.	Horraginaceae
Berraquillo	<i>Rinorea</i> sp.	Violaceae
Cagüi	<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl) Pers	Caryocariaceae
Cacahuillo	<i>Sterculia pilosa</i> Ducke	Sterculiaceae
Caimo amarillo	<i>Pouteria</i> sp.	Sapotaceae
Caimo dulce	<i>Pouteria</i> sp.	Sapotaceae
Caimo piedra	<i>Licania platypus</i> (Helms) Fritsch	Rosaceae
Caimo rosado	<i>Sideroxylon guianense</i> A.D.C	Sapotaceae
Cafetillo	?	Rubiaceae
Canelo	<i>Nectandra</i> sp.	Lauraceae
Carnegallina	<i>Pera arborea</i> Mutis	Euphorbiaceae
Carbonero	<i>Parkia multijuga</i> Benth ( <i>Enterolobium</i> sp.)	Mimosaceae
Carretillo	<i>Aspidosperma curranii</i> Standl	Apocynaceae
Carate	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Tr.	Guttiferae
Casaco	<i>Alchornea</i> sp.	Euphorbiaceae
Cáscara yuca	<i>Alchornea triplinervia</i> Muell	Euphorbiaceae
Cedrón	<i>Simaba cedron</i> Planch	Simarubaceae
Cirpo	<i>Pourouma hirsutipetiolata</i> Mildbr	Moraceae
Coco cabuyo	<i>Coratari guianense</i> Aublet	Lecythidaceae
Coco manteco	<i>Eschweilera pittieri</i>	Lecythidaceae

Coco Cristal	<i>Lecythis magdalenica</i> Dugand	Lecythidaceae
Coco muerto	<i>Gustavia brasiliense</i> Morr	Lecythidaceae
Chingalé	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl) D. Don	Bignoniaceae
Chocho	<i>Ormosia paraense</i> Ducke	Fabaceae
Escobillo	<i>Xylopia discreta</i> (L.F) Sprangue & Hutchins	Amonaceae
Escobo	<i>Vochysia</i> sp.	Vochysiaceae
Fresno	<i>Tapirira guianense</i> Aubl.	Anacardiaceae
Frisolillo	<i>Swartzia santanderensis</i> Cowan	Caesalpiniaceae
Garrapato	<i>Gutteria</i> sp.	Amonaceae
Guacharaco	<i>Cupania americana</i> L	Sapindaceae
Guáimaro	<i>Castilla</i> sp.	Moraceae
Guáimaro	<i>Quararibea guianensis</i> Aublet	Bombacaceae
Guamo	<i>Inga</i> sp.	Mimosaceae
Guarumo	<i>Cecropia</i> sp.	Moraceae
Guayabo	<i>Calicophyllum candidissimum</i>	Rubiaceae
Guayabo de pava	<i>Bellucia glossularioides</i> (L) Tr.	Melastomaceae
Guayacán polvillo	<i>Tabebuia penthaphylla</i> Helms	Bignoniaceae
Látigo (Swartzia sp.)	<i>Swartzia</i> sp.	Caesalpiniaceae
Laurel	<i>Aniba paraensis</i> (Meissner) Mel	Lauraceae
Laurel amarillo	<i>Nectandra</i> sp.	Lauraceae
Laurel comino	<i>Aniba</i> sp.	Lauraceae
Leche perra	<i>Pseudolmedia virgida</i>	Moraceae
Macanillo	?	?
Madrono	<i>Rhedia madrunno</i> (H.B.K) Flanch	Guttiferae
Marfil	<i>Homalium</i> sp.	Flacourtiaceae
Mataganado	<i>Memora Schromburgkii</i> (DC) Miers.	Melastomaceae
Mil pesos	<i>Jessenia policarpa</i>	Palmaceae
Maquenque	<i>Oenocarpus</i> sp.	Palmaceae
Mortino	<i>Miconia</i> sp.	Melastomaceae
Mula Muerta	<i>Gustavia brasiliensis</i>	Lecythidaceae
Nigüito	<i>Miconia</i> sp.	Melastomaceae
Nisperillo	<i>Manilkara bidentata</i> (A.D.C) Chev.	Sapotaceae
Noro	<i>Birsonima spicata</i> (Cav) H.B.K	Malphigiaceae

Peine mico	<i>Apeiba aspera</i> Aubl.	Tiliaceae
Perillo blanco	<i>Himathanthus articulata</i> (Vahl) Woodson	Apocynaceae
Perillo negro	<i>Couma macrocarpa</i> Barb.Rodr.	Apocynaceae
Punte amarillo	<i>Pouteria pomifera</i> (Eyma) Baeheni	Sapotaceae
Punte candado	<i>Mincuartia guianensis</i> (Aubl)	Olacaceae
Rayo	<i>Abarema jupumba</i> (Wild) Britton & Kill	Mimosaceae
Saino	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Celastraceae
Sande	<i>Brosimum paraense</i> Huber	Moraceae
Sangre toro	<i>Virola sebifera</i> Aubl.	Myristicaceae
Sapotillo	<i>Leonia triandra</i> Cuatr.	Violaceae
Sapán	<i>Clathrotropis brachipetala</i> (Tul) Kleinh.	Fabaceae
Soquete	<i>Iryanthera ulei</i> Warb.	Myristicaceae
Soto	<i>Virola flexuosa</i> A.C.Sm.	Myristicaceae
Tabaquillo	<i>Miconia escorpicides</i> (Cham & Schlecht)	Melastomaceae
Tabla mina	<i>Socratea</i> sp.	Palmaceae
Tachuelo	<i>Lacmellea floribunda</i> Benth & Hock.F.	Apocynaceae
Tamarindo	<i>Dialium guianense</i> (Aubl) Sandwith	Caesalpiniaceae
Tananeo	<i>Peltogine pubescens</i> Benth	Caesalpiniaceae
Tefidor	<i>Miconia minutiflora</i> D.C	Melastomaceae
Yayaanón	<i>Gutteria</i> sp.	Annonaceae
Yaya fino	<i>Xylopia</i> sp.	Annonaceae

A N H A N G C

Modell der Lochkarten mit

Ausgangsdaten

MODELL DER LOCHKARTEN FÜR DAS NADEL-PROGRAMM

Anhang C 1.

P A - K A R T E

Angaben in mg/g

A%	N	P	Si	S	Na	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al	Kennung		
35	815	34	03	94	371	2	0063	2187	5400	1655	0131	0174	1351	PA169570

P C - K A R T E

Projekt- name	Stand- ort	Entnahme- termin	Baum Nr	Baum teil	Anzahl d. Mischprob	Höhe in m.	DBH in cm.	Trockengew. kg/Baum bzw. /ha	Analysen- parallel	Kennung
SALAS	BS	260570101	80	B	6	20	15	37186		1PC169570

194

MODELL DER LOCHKARTEN FÜR DAS "BOD-ULRICH" PROGRAMM

ANHANG C 2

A B- KARTE

TRG g/cm <sup>3</sup>	pH	CaCO <sub>3</sub> %	C %	N %	Pt	PAI	PFe mg/100g	PCa	Poccl.	Tiefe cm von bis	Kennung
1,413	3,45		2,04	0,147	8,65					0 10	78970AB

B B-KARTE

Angaben in  $\mu\text{mol/g}$

H	Na	K	Ca	Mg	Al	Fe	Mn	Akt	Kennung
0,103	1,39	0,36	1,50	0,32	24,25	0,054	0,28	56,0	78970BB



A N H A N G D

Tabellen

Tab. D1: Elementkonzentration in dem Unterwuchs sowie in dem Jungwuchs 2 bzw. 5 Jahre alt

Bestand	Pflanzen- teil	Par- zelle	chemische Elemente in								Trockenmasse		
			N	P	Si	Na	K	Ca	Mg / Mg	Mn	Fe	Al	
BP	Palmen	1	14.230	.700	6.520	.046	8.970	1.828	1.532	.085	.132	.118	
			Blatt	21.870	.780	16.313	.036	7.450	5.906	3.330	.188	.094	.162
			Zweige	5.890	.133	.208	.031	1.922	1.361	.542	.106	.033	.109
	Palmen	2	12.665	.666	5.965	.078	7.700	2.316	4.535	.092	.093	.065	
			Blatt	20.900	.749	16.802	.037	7.278	4.699	2.278	.083	.080	.242
			Zweige	4.285	.141	.608	.028	1.396	1.207	.489	.031	.033	.026
		U	14.435	.588	22.194	.057	9.549	.918	1.011	.044	.081	.061	
	Palmen	4	15.275	.958	5.196	.056	7.287	3.706	2.157	.133	.105	.092	
			Blatt	21.485	.790	24.910	.035	7.051	4.104	2.027	.013	.078	.113
			Zweige	4.560	.198	.500	.016	1.237	1.163	.443	.029	.030	.024
	BS	Blatt	1	20.105	1.475	11.115	.038	6.255	5.545	2.565	.259	.111	.177
				Zweige	8.140	.814	1.750	.054	5.545	3.355	1.245	.151	.109
M-Blatt		2	16.670	1.540	46.800	.041	7.690	2.270	2.540	.569	.141	.129	
			Stange	6.050	1.210	23.800	.062	10.100	1.350	.870	.428	.166	.192
Blatt		25.000	1.930	15.600	.046	8.025	7.925	2.610	.218	.259	7.215		
Zweige		6.590	.733	2.275	.048	5.755	3.020	.870	.073	.081	.473		
Palmen		12.710	1.320	35.200	.077	3.000	6.620	2.520	.238	.212	.383		
Palmen		3	12.710	1.320	35.200	.077	3.000	6.620	2.520	.238	.212	.383	
M-Blatt		3	16.670	1.490	55.400	.050	5.540	2.540	1.430	.315	.184	.107	
			Stange	4.080	.501	19.600	.040	6.130	.880	.660	.109	.114	.221
Blatt		20.545	1.545	9.445	.038	5.915	5.590	2.900	.300	.125	.149		
Zweige		10.415	1.011	65.300	.041	3.345	4.325	1.355	.198	.200	.197		
Rg	< 3,5 cm ø	Palmen P11	16.185	.685	4.969	.061	17.713	6.305	2.598	.151	.084	.092	
			Blatt	24.625	.955	3.029	.044	12.504	10.441	2.724	.097	.124	7.159
			Zweige	7.770	.342	.236	.027	5.275	4.166	.609	.022	.026	.120
	> 3,5 cm ø	Blatt	19.810	.873	.888	.035	7.347	5.977	1.545	.068	.051	4.870	
			Zweige	3.390	.172	.379	.023	.525	1.510	.532	.067	.033	.316
			Stamm	3.595	.269	1.547	.025	3.599	2.065	.610	.038	.093	.495

R	< 3,5 cm Ø	Palmen Pl. 2	18.820	1.124	.979	.048	15.671	7.183	2.405	.060	.064	.065	
		Blatt	24.750	1.200	5.755	.040	9.794	7.175	2.033	.141	.076	3.710	
		Zweige	6.070	.459	.222	.055	10.451	2.958	.861	.042	.026	2.027	
	> 3,5 cm Ø	Blatt	21.570	.868	4.109	.033	8.060	8.215	1.476	.141	.056	4.384	
		Zweige	3.960	.146	.224	.017	2.399	2.123	.140	.018	.025	.037	
		Stamm	3.625	.277	.222	.036	3.268	2.308	.355	.013	.030	.701	
	< 3,5 cm Ø	Palmen Pl. 3	16.245	.775	2.461	.064	15.203	6.536	2.357	.104	.067	.064	
		Blatt	21.700	.973	4.000	.042	13.357	11.020	2.578	.075	.076	7.140	
		Zweige	4.415	.318	.245	.053	.627	1.297	.279	.013	.023	.039	
	> 3,5 cm Ø	Blatt	27.110	1.113	5.771	.048	12.359	10.500	2.216	.105	.075	2.216	
		Zweige	6.240	.565	.932	.045	10.184	2.782	.809	.036	.031	2.732	
		Stamm	4.315	.321	2.230	.046	5.596	2.646	.454	.023	.087	.471	
	R	Gras	1	8.800	.879	58.000	.048	3.375	1.970	1.065	.108	.159	.301
			Blatt	16.995	1.685	5.040	.035	7.160	5.900	2.125	.060	.079	2.065
			Zweige	4.250	.591	1.110	.041	5.780	2.325	1.165	.121	.049	1.200
			Palmen	11.440	.694	-	.046	2.515	3.610	1.855	.153	.612	2.451
		Gras	2	6.810	1.094	25.050	.046	5.030	2.855	1.485	.143	.490	.990
			Blatt	17.330	1.520	18.100	.047	6.835	6.380	2.090	.145	.090	1.118
			Zweige	8.670	1.180	3.780	.067	6.840	4.300	1.230	.068	.117	.321
		Gras	3	6.735	.494	30.483	.068	8.195	1.362	.759	.062	.323	.710
Blatt			12.310	.763	2.726	.057	7.449	5.506	1.911	.056	.053	3.228	
Zweige			4.815	.326	.341	.038	6.714	8.372	1.127	.039	.037	.147	

M = Maranthaceae; Pl = Platanillo (*Heliconia* sp.); U: nicht identifizierte Pflanze

Tabelle: D2 Bioelementvorrat für die untersuchten Standorte

		Bioelemente kg/ha TS											
		t/ha	Asche	N	P	Si	Na	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al
Bestand													
Bäume:													
BP <sub>71</sub>	Blatt	5,0	27,38	96,31	3,66	65,74	0,20	28,42*	24,77	10,78	0,63	0,35	0,22
	Zweige	13,3	28,05	101,12	3,68	34,36	0,48	34,18	47,79	13,13	0,92	0,58	0,57
	Aeste	24,2	37,36	88,76	3,26	50,26	0,84	35,11*	48,86*	18,58	0,93	0,92	0,54*
	Stamm	125,0	149,80	332,36*	10,73*	121,68	3,44	128,96*	275,74	76,38	3,99	4,07	7,75
	Total	170,9	242,59	618,55	21,33	272,04	4,96	226,67	397,00	118,87	6,47	5,92	13,98
mangelhaft ge-													
formte Bäume													
	Palmen:	3,4 <sup>1)</sup>	4,99	16,64	0,34	5,61	0,10	5,01	8,51	2,44	0,13	0,12	0,20
Mil Pesos													
	Blatt	2,0	6,00	31,06	1,77	11,76	0,070	12,40*	4,20	2,78	0,178	0,246	0,090
	Mantel	1,2	4,43	8,20	0,290*	12,32	0,055	3,70	3,60*	1,65*	0,098	0,265	0,053
	Stamm	3,9	5,90	13,18	0,196	15,44	0,098	7,50*	6,70*	1,80*	0,320	0,862	0,172
	Total	7,1	16,33	52,44	2,856	39,52	0,223	23,60	14,50	6,23	0,596	1,323	0,315
Maquenque													
	Blatt	0,39	1,31	7,45	0,377	3,10	0,028	1,22*	0,793	0,585	0,023	0,048	0,003
	Stamm	1,20	1,79	5,17	0,180*	1,83	0,044	3,99	1,59	0,559	0,061	0,078	0,045
	Total	1,59	3,10	12,62	0,557	4,93	0,072	5,21	9,52	1,144	0,084	0,126	0,048
P. ohne Stamm													
	Blatt	1,218		14,62	0,865	28,99	0,046	4,75	3,14	1,34	0,91	0,18	0,141
	Stange	0,362		1,71	0,091	1,40	0,011	2,90	0,18	0,09	0,02	0,02	0,008
	Total	1,580		16,30	0,956	30,39	0,056	7,65	3,32	1,44	0,93	0,20	0,149
Bäume u. Palmen													
	181,17		699,91	24,74	346,88	5,31	263,13	424,34	127,68	8,08	7,62	14,49	
Unterwuchs 2)													
	3,30		23,94	0,808	9,92	0,092	8,37	5,69	2,58	0,206	0,131	0,231	
Gesamtbestand													
	184,47		723,85	25,55	356,80	5,40	271,50	430,00	130,26	8,29	7,75	14,72	

Tabelle D 3 : Genauigkeit der Streu-Messungen (1970-71)

Monat	Zahl der Sammler	Trockenmasse kg/ha/Monat	BLÄTTER		S(±)1	Sx 2) %	Trockenmasse kg/ha/Monat	ZWEIGE		S(±)	Sx%	
			Schwankung					Schwankung				
BP	V	6	758,77	331,8-1043	274,0	15	189,81	66,9-396,0	123,7	26,6		
	VI	6	416,12	309,4- 609,3	105,7	10	204,16	28,5-603,9	209,4	42,0		
	VII	6	500,34	289,3-1310	404,2	33	439,78	34,5-2009	773,4	72,0		
	VIII	6	593,10	151,4-805,8	262,3	18	225,33	10,8-486,7	173,9	31,5		
	IX	6	692,10	345,5-1045,8	352,2	21	154,25	4,6-365,7	140,1	37,0		
	X	6	531,60	195,8- 873,4	235,4	18	126,23	0,--324,5	139,3	44,0		
	XI	6	529,98	346,1- 876,1	208,4	16	115,55	0,--335,3	129,1	45,6		
	XII	6	254,02	154,0- 352,1	92,4	15	86,06	30,8-209,8	68,9	33,0		
	I	6	350,18	45,2- 699,5	290,3	34	245,12	45,6-609,3	207,4	34,5		
	II	6	885,60	532,5-1367,2	374,0	17	1048,34	46,9-962,3	1191,6	46,4		
	III	6	469,37	151,7-887,8	242,2	21	129,90	39,0-303,3	105,7	33,0		
	IV	6	526,01	289,0-731,6	177,6	14	117,12	31,9-305,7	103,7	36,0		
	TII/IV											
	V	5	444,39	269,7-629,4	148,2	15	163,38	50,1-232,5	73,4	20,0		
VI	5	609,74	408,4-854,3	199,8	15	255,12	105,6-386,1	101,8	18,0			
VII	5	434,34	263,0-600,1	136,5	14	68,72	13,2-148,0	59,9	39,0			
VIII	5	532,92	358,1-758,3	158,8	13	92,68	0,--200,0	86,7	42,0			
IX	5	449,46	322,7-671,8	142,8	14	136,42	7,3-271,4	111,1	36,0			
X	5	404,95	248,0-538,4	130,0	14	162,38	48,2-297,5	118,5	33,0			
XI	5	637,62	410,7-1091	268,3	19	334,68	72,8-448,3	155,6	21,0			
XII	5	501,28	273,9-835,5	245,3	22	30,68	0,--68,5	30,5	45,0			
I	5	375,62	195,4-536,1	130,7	16	132,98	0,--349,7	133,6	45,0			
II	5	476,31	228,1-626,8	169,2	16	45,25	20,6-102,8	37,3	31,0			
III	5	785,26	284,4-1158,5	318,8	18	179,25	46,3-292,8	103,5	28,0			
IV	5	995,34	169,6-1337	477,1	21	363,32	19,9-675,8	287,5	35,0			
BS												
V	6	371,86	236,2-491,4	105,9	12	203,90	0,--758,4	295,7	59,0			
VI	6	496,35	349,7-593,9	84,8	7	681,54	112,1-3286	1278,9	77,0			
VII	6	378,00	237,1-559,5	103,8	11	145,10	0,--600,6	228,0	60,0			
VIII	6	467,79	0,--709,6	241,5	21	98,30	0,--368,6	140,5	58,0			
IX	6	623,36	486,7-710,3	91,3	6	41,32	4,6-157,3	64,7	64,0			
X	6	627,96	479,4-728,6	112,7	7	114,43	9,6-385	154,3	53,0			
XI	6	518,89	443,9-625,5	65,6	5	30,32	0,--99,8	47,3	64,0			
XII	6	592,27	466,4-821,5	139,2	10	147,96	10,6-681	263,1	73,0			
I	6	1153,00	1040, -1239,8	82,0	3	21,96	0, -56,7	23,7	44,0			
II	6	1328,20	1198, -1549	133,1	4	150,99	47, -333	124,2	34,0			
III	6	400,37	69,2-618,7	192,2	20	51,02	0, -107	41,5	33,0			
IV	6	450,47	295,1-623,6	112,6	10	134,66	19,8-424,4	169,8	51,0			

1): Standardabweichung

2): Standardfehler

Tab. D4: Jährliche Bioelementzufuhr zum Boden durch die Streu in einigen tropischen Standorten (kg/ha)

Autor	Standort	Trocken-					
		masse t/ha	N	P	K	Ca	Mg
Laudelout-Meyer (1954)	Mischwald Congo	12,4	224	7	48	105	53
Laudelout-Meyer (1954)	Brachystegia-Wald Congo	12,3	223	9	62	91	44
Laudelout-Meyer (1954)	Macrobiumwald Congo	15,3	154	9	87	84	49
	Sekundärwald Congo	14,9	140	4	104	124	43
Bernhard, F. (1970)	Regenwald Elfenbeinküste	8,0	109	4	31	104	22
Bernhard, F. (1970)	Regenwald Elfenbeinküste	11,0	164	11	54	73	43
Nye, P.H. (1961)	Feuchtwald Kade, Ghana	12,5	199	7,3	68	206	45
Webb, L.J. (1958)	Regenwald Queensland (nur Blätter)	6,7	108	5,6	37	75	-
Maheut-Dommergues (1960)	Teak-Anbau, Casamance	5,8	38	6	39	132	15
(zitiert von Klinge und Rodrigues, 1968)	(nur Blätter)	4,7	44	3	31	55	18
<u>Diese Arbeit</u> (1973)	<u>Regenwald Carare, Kolumbien, BP</u>	12,0	140,7	4,2	16,6	90	20,5
	T II/IV	8,7	102,6	3,4	29,4	124	11,7
	BS	9,5	108,5	2,4	19	53	18
Klinge und Rodrigues (1968)	Regenwald Amazonien, Brasilien	7,3	105,6	2,1	12,7	18,3	12,6
Zonn und Li Cheng Kwei (zitiert von Rodin und Bazilevich, 1967)	Gironnierwald, SO-China	5,8	170	10	25	110	50
Rodin, L.E. und Bazilevich, N.I. (1967)	Durchschnitt aus 8 Standorten	25,0	260	12-18	53-84	181-307	72

ANHANG E

Modell der Varianzanalyse

(Zweiwegklassifikation mit Doppelbestimmung) für das  
Computer-Programm BMD 02 V.

Faktor A (Standorte)

- $a_1$  = Primärwald  
 $a_2$  = 16 jähr. Sek.-Vegetation  
 $a_3$  = 5 " " "  
 $a_4$  = 2 " " "

Faktor B (Tiefen)

- $b_1$  = 0-10 cm  
 $b_2$  = 10-20 cm  
 $b_3$  = 20-30 cm  
 $b_4$  = 30-40 cm  
 $b_5$  = 40-50 cm

Modell:  $X_{ijr} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + E_{ijr}$

Streuungszerlegung:

Ursache	Nr. d. Faktors	Index f. Faktors	Anzahl Stufen	SQ	FG	E(MQ)
A	1	I	4	$(i) - (1)$	I-1	$\sigma_E^2 + JR \frac{\Sigma \alpha_i^2}{I-1}$
B	2	J	5	$(j) - (1)$	J-1	$\sigma_E^2 + IR \frac{\Sigma \beta_j^2}{J-1}$
AxB		R	2	$(ij)-(i)-(j)+(1)$	$(I-1)(J-1)$	$\sigma_E^2 + R \frac{\Sigma (\alpha\beta)_{ij}^2}{(I-1)(J-1)}$
E(AB)			N=40	$(ijk)-(ij)$		$\sigma_E^2$
Gesamt						

Erläuterung zu SQ Symbolen:

$$\frac{Y^2 \dots}{IJR} = (1) \quad \frac{EY^2_{i..}}{JR} = (i) \quad \frac{EY^2_{.j.}}{IR} = (j) \quad \frac{EY^2_{ij.}}{K} = (ij) \quad \Sigma Y^2_{ijk} = (ijk)$$

A N H A N G F

Jährlicher Verlauf der Bioelementkonzentration  
in den Blättern. (Mai 1970-April 1971)

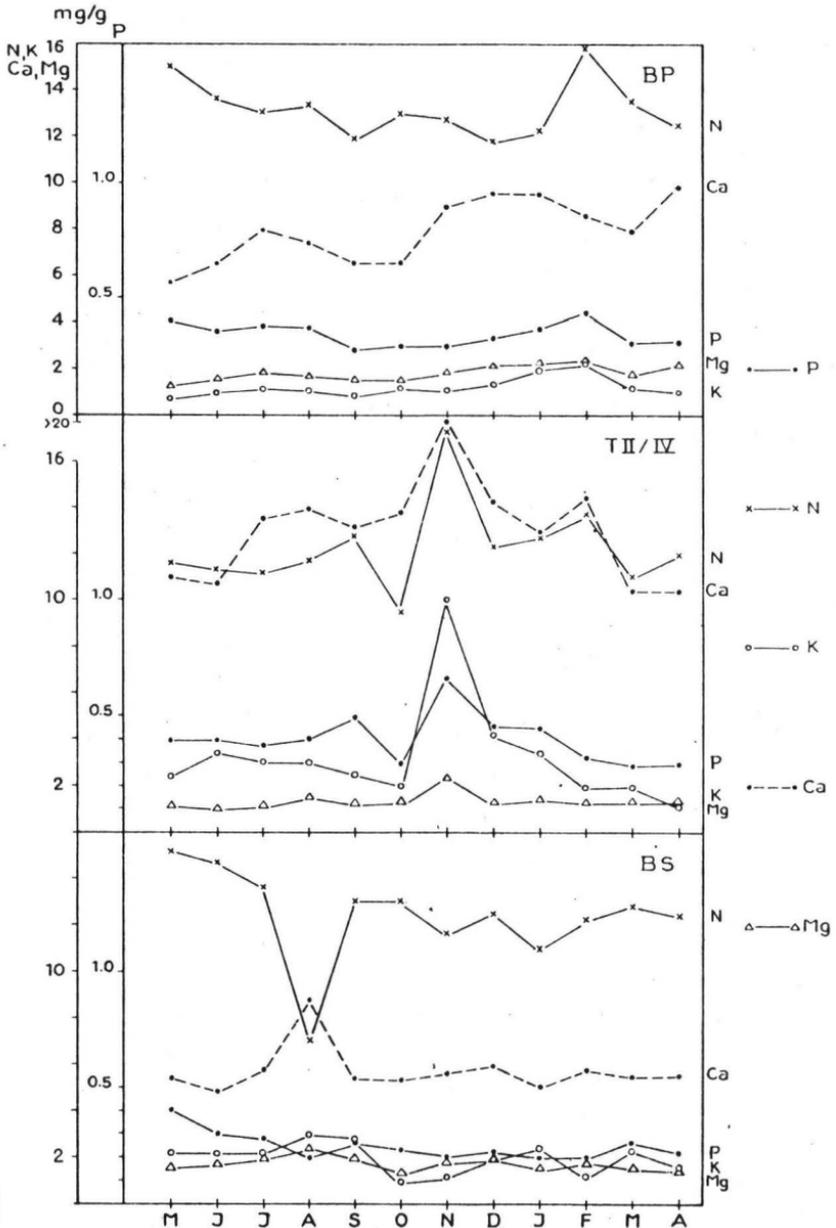


Abb. F: Jährlicher Verlauf der Bioelementkonzentration in den Blättern. (Mai 1970-April 1971)

